

中国科学院遗传研究所編輯

遺 傳 學 集 刊

GENETICA SINICA

7

科 学 出 版 社

1965 年 12 月

遗传学集刊 第7集(总第13集)

(1965年12月)

目 录

- 小麦(*Triticum*)和冰草(*Agropyron*)属间杂交育种 I. 三种提高杂交可孕性方法的比较研究……………蔡奇生(1)
- 关于小麦×天蓝鹅冠草杂种成活性和结实性的研究……………许耀奎、母文玉(19)
- 几个黑麦品种在不同光照条件影响下的生长发育特征……………
……………余彦波、蒋一华、李立容(35)
- 小麦“鸡爪根”细胞和农药诱发的根尖畸形细胞的比较观察……………段续川(47)
- 枯草杆菌(*Bacillus subtilis*)转化的研究 II. 乙二胺四乙酸钠对转化频率的影响……………汤懋竑、金振华(58)
- 放射医务工作者的体细胞染色体畸变……………汪安琦、周宪庭、宁益华(64)
- 电离辐射对金鱼性腺发育影响的研究 I. 对未成年精巢发育的影响……………
……………王春元、应百才(74)
- 电离辐射对金鱼性腺发育影响的研究 II. 对未成年卵巢发育的影响……………
……………王春元、林锦湖(88)
- P^{32} 对雄性小鼠生殖细胞染色体畸变率的影响……………陈秀兰、杨炳章(99)
- Co^{60} γ 射线急性照射及低剂量长期照射诱发家兔染色体畸变的比较研究……………周宪庭、宁益华、汪安琦(103)
- 试论孟德尔-摩尔根遗传学中的矛盾、糟粕与精华 I. 细胞学基础……………颜 济(112)

小麦(*Triticum*)和冰草(*Agropyron*) 属間杂交育种

I. 三种提高杂交可孕性方法的比較研究

蔡 奇 生

(黑龙江八一农垦大学农学系遗传育种教研组)

不同春小麦品种做母本与天蓝冰草杂交,可孕性各异。从极高到极低之间各组合的结实率呈连续性分布。重复授粉可以提高部分组合的杂交可孕性。授粉受精时,人工创造出一种新的比较缓和的生物学条件,它介于小麦和冰草开花受精所必需的生理生态条件之间,则可以普遍提高供试组合的杂交可孕性,其效果大于品种间和重复授粉的作用。设备经济简便,有益于远缘杂交育种工作。

一、引 言

在提高禾谷类植物远缘杂交可孕性的研究中,很多学者曾提出多种方法和探索不孕机制,以寻求经济有效的方法用于育种工作。近年来,对小麦和黑麦、小麦和冰草的研究尤多,其中在有性杂交方面主要途径有四。

一是选配不同亲本。一般认为,不同的小麦种或品种与冰草或黑麦的杂交可孕性不同。在小麦和冰草的杂交中,常以天蓝冰草(*A. glaucum* Desf.)和长稈冰草(*A. elongatum* P. B.)做父本能得到较高的结实率和优良性状较多的后代;而且不同的小麦种或品种与这两个冰草种杂交可孕性差异甚大^[1-5]。普通小麦(*T. aestivum* L.)和天蓝冰草杂交,采用不同的小麦品种,Цицин (1954)^[2]、Лапченко (1953)^[1]、Рагулин (1958)^[5]、朱光煥等(1958)^[3]、李振声等(1960)^[4]、孙善澄(1962)^[6]所得的结果,结实率最低的组合有完全不实者,最高达 90% 以上,都认为选择适宜的亲本是提高杂交可孕性的根本途径。对于亲本遗传性的影响,有提出母本为遗传性动摇的杂种较纯种易于杂交^[4,4]。但有的研究者颇持不同见解^[3],认为杂交可孕性的高低与纯种或杂种以及品种来源关连不大。在小麦(*Triticum*)和黑麦(*Secale*)的属间杂交中,证明父本黑麦品种的不同,对杂交可孕性高低影响很小,而取决于作为母本的小麦种或品种间的差异^[7-11]。至于普通小麦和黑麦杂交时,小麦品种来源、生育期的长短、穗部结构等因素对可孕性的影响,结论各异。近年国外在小麦和野麦属(*Elymus*)的杂交中,由于父母本选配不同,结实率由 0—54.1% 不等^[15,16]。鉴于不同亲本是影响杂交可孕性的重要因素,为了获得杂交种子,有时不得不采用不良农艺性状较多的小麦品种做亲本。

二是亲本个体发育年龄大小影响杂交结实率;特别是生殖器官部分的研究较多。在小麦与冰草、小麦与黑麦、小麦与野麦属的杂交中,以新鲜的父本花粉授粉,能获得较高的结实率,也由于禾本科植物花粉生命力短,一般均以新鲜花粉授粉^[4,6,9,14,15,17,18]。对于雌蕊年龄,在小麦与黑麦杂交中,有提出稍嫩时结实率高者^[17],也有提出去雄后2天或3天、或2—7天内均能获得较高结实率者^[9,11,13,14]。

三是授粉次数。在小麦与冰草^[3,4,18]以及小麦与野麦属^[15]的杂交中,证实二次授粉较一次授粉能大大提高杂交可孕性。对于三次授粉的效果,有认为较二次授粉更好者^[3],亦有的提出人为的机械损伤,可孕性有所降低^[4]。

四是杂交时的环境条件。气候土壤因子对小麦与冰草或黑麦杂交可孕性的影响,不同学者有着根本不同的论点。一种认为克服杂交不孕性和提高杂交可孕性取决于双亲的选配,与杂交时土壤气候条件无关^[1,3],或受制于一对隐性基因的作用^[8]。而另一种则提出杂交时的土壤气候条件或大或小地影响杂交结实率高低。在小麦与冰草杂交方面,提出不同的田间气候条件或室内温度、湿度,或不同隔离袋的适时使用,均能影响杂交可孕性的高低^[3,6,18]。Рагулин (1958)^[5] 在小麦——天蓝冰草第一代杂种与小麦的回交中,发现各个年份结实率差异很大,并指出是由于气候因子的影响。Любимова^[19-21] 的研究证明,小麦——冰草杂种 F_1 在适宜的温度和大气、土壤湿度充足的条件下,减数分裂、开花和受精能正常进行,而提高了杂种的孕性。李振声等(1962)^[22]得到同样结果,并且提出氮肥可提高小麦与冰草、以及小麦——冰草杂种 F_1 再与小麦杂交的结实率。对小麦与黑麦的杂交,米景九(1963)^[14]的研究证实,同组合在水地和旱地培育条件下的杂交结实率差异很大,在不同年份的结实率也不同,但各组合结实率高低的顺序不变。土壤气候因子可以影响结实率的高低,而品种间的差异是主导因素,对不同条件反应各异。胡含的专题研究中进一步指出^[23],小麦与黑麦杂交时,要求小麦品种内杂交时类似的温度条件,为20—29℃,配合40—60%的相对湿度往往能得到较好的杂交效果。授粉后变温,特别是低温对杂交可孕性有明显的不良影响。但有的研究者对这种方法作用大小的估价中,往往缺乏严格的对比资料和气候因子变化的数据。

对以上四种方法作用大小的评价,众说各异。特别是环境因子能否影响远缘杂交可孕性,不同研究者有着完全相反的结论。我们认为,如果把受精作为一个复杂的新陈代谢过程看待,由于禾本科植物远缘杂交中,特别是属间杂交时,双亲各自的开花、受精生物学和生理生物化学过程差异极大,亲本内不同变种或品种间的差异一般均小于双亲间差异,远缘杂交受精过程所需要的生物学条件有可能不同于双亲。如果人工调节出适宜的环境因子,既不完全符合母本受精需要的生物学条件,又不完全符合父本受精所需要的生物学条件,而是一种介于二者之间的、新的比较缓和的生物学条件,有可能克服杂交不孕性和提高杂交可孕性。其效果将大于小麦品种间差异。本试验就比较了环境因子、不同亲本和重复授粉三种方法对春小麦与天蓝冰草杂交可孕性的影响,初步探讨了提高春小麦和天蓝冰草杂交可孕性的较为普遍有效的方法及其原因。

二、材料和方法

本试验于1963—1964年在黑龙江省密山黑龙江八一农垦大学农学系的试验地进行。

母本采用普通小麦种(*T. aestivum* L.)的 12 个春小麦品种。其中来自北纬 40 度以南地区的有南大 2419、中国春小麦、大埔赤壳、阿勃、N. P. 798、Buck maipu、OROFEN; 来自北纬 42 度到 48 度地区的(均为本地推广品种)有松花江 2 号、合作 2 号、合作 6 号、辽春 2 号、克 60 繁 99。全部种子选自小麦原始材料圃本品种典型植株。种子于每年春季分别播种于大田和花盆中。父本采用从苏联引入的天蓝冰草(*Agropyron glaucum*)。秋季播种于大田,越冬后第二年抽穗,采用花粉。

试验设计分四个处理:

处理 I 人工控制温度、湿度和光照处理。植株盆栽,授粉后立即放入温度、湿度和光照控制小室里,或者直接在里面授粉,使授粉受精过程在比大田较温和的小气候下进行。按细胞胚胎学观察^[24-27]和我们对当代杂种的发育观察,一般授粉在控制器里两天后,受精者即呈现子房膨大伸长,隔内颖观察,腹沟处基部呈显明绿色。3—4 天尚不见膨大者多为不孕小花。因此,在小室内经过 2—4 天后再移放露天地的自然气候条件下。控制小室如图 1、图 2。小室的支架用松木做成,长 2 米,宽 1 米,高 1.5 米。四面围以纱布,北

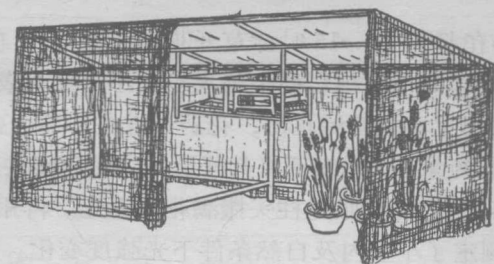


图 1 温度、湿度和光照控制小室立体图

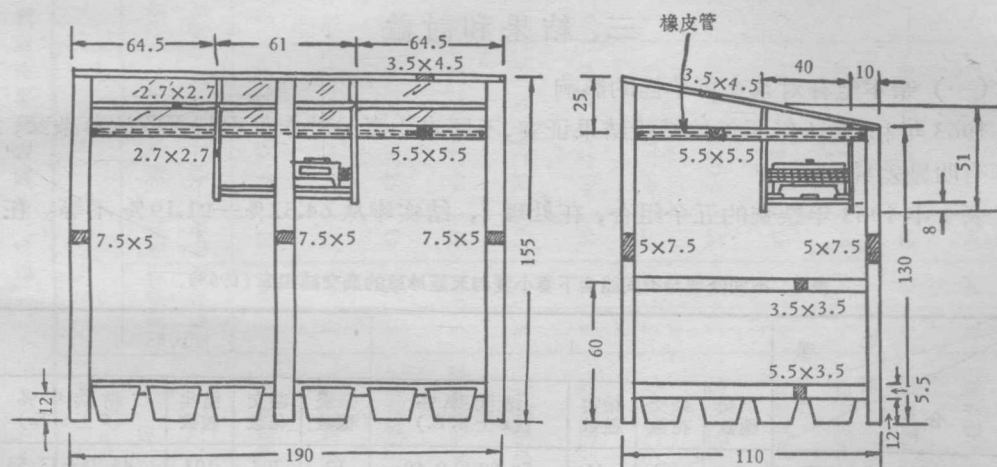


图 2 温度、湿度和光照控制小室正面和侧面的纵切面

面做成拉帘,以利开启,便于工作人员进出。顶盖为玻璃,倾斜面朝南。内部靠近顶盖的四周绕一圈内径 7 毫米的橡皮管,管上朝纱布的方向钻许多小孔,管的一端闭住,另端连接自来水龙头。在晴天 11 时左右小室内温度升高超过 23℃ 左右时,扭开龙头,不断以冷水将纱布喷湿,一般至午后 5 时温度下降至 22℃ 左右时再关闭。本地 7 月份自来水水温

仅 7℃ 左右,小室四周的冷湿纱布对内外空气有一定隔离,对内降温。我们又将小室安置在房子北面的树荫下,中午还在顶盖上覆盖青草,致使每天高温期间大大降低了室内气温,增高湿度,减弱光照。小室中部穗位高处有一小木架悬挂在顶盖的横木上,架上放置自动记温计、自动记湿计和校准的干球和湿度温度计,记载小室内温度湿度变化。

处理 II 植株盆栽,与处理 I 同时授粉后放置露天地,使其授粉、受精过程在与处理 III、IV 相同的自然气候条件下进行,仅观察土壤湿度的效果。处理 I 和处理 II 盆栽用的盆为内径上口 24 厘米、底 16 厘米、高 15 厘米的花盆。土壤用三分之一腐熟厩肥加三分之二的处理 III、IV 试验小区的表层腐殖质土,同时按 23.2 斤/亩施入硫酸铵和 11.6 斤/亩施入过磷酸钙,搅拌均匀。及时浇水,保证土壤湿度。

处理 III 田间播种,隔日进行重复授粉。授粉受精过程在自然条件下进行。

处理 IV 对照。田间播种,一次授粉。授粉受精过程在自然条件下进行。处理 III 和处理 IV 的土壤和施肥量与处理 I、II 相同。在处理 III 和处理 IV 的穗部高度处,放置百叶箱,同样以自动记温计、自动记湿计记载田间小气候的温湿度变化,并用干球温度计和湿球温度计校准。

各处理全部授粉工作在每天 12—15 时冰草开花期间进行。在主穗或第 1 分蘖上第一天去雄,第二天授粉。选择的母本穗以穗中部大多数小花柱头成羽毛状展开,下部略有柱头顶部微裂者为准。采用父本的新鲜花粉,花药离株在小瓶内盛放不超过 1 小时。授粉时,由于冰草每个花药花粉量多,用镊子将其开裂的尖端压断去三分之一,夹住其余的三分之二将花粉轻轻抖落在柱头上,眼见柱头撒满花粉为止。再用硫酸纸袋套袋隔离。

7 月 13 日用照度计测定了小室内及自然条件下光强度变化。

成熟收获后,按株脱粒考种,剔除假杂种,用生物统计分析方法分析资料。

三、结果和讨论

(一) 亲本组合对杂交可孕性的影响

1963 年和 1964 年两年的试验结果证实,不同春小麦品种作母本与天蓝冰草杂交,结实率有明显差异。

表 1 中 1963 年杂交的五个组合,在处理 I,结实率从 64.32%—91.19% 不等。在处

表 1 不同处理与不同组合下春小麦与天蓝冰草的杂交结实率 (1963)

组 合	处 理 项 目	I				IV*			
		杂交穗数	杂交花数	结实粒数	结实率 % ($\bar{x} \pm S. E.$)	杂交穗数	杂交花数	结实粒数	结实率 % ($\bar{x} \pm S. E.$)
辽春 1 号 × 天蓝冰草		3	52	41	79.09 ± 0.68	12	203	103	44.24 ± 13.53
松花江 2 号 × 天蓝冰草		5	80	60	71.15 ± 9.41	5	83	15	18.58 ± 10.12
中国春小麦 × 天蓝冰草		5	107	97	91.19 ± 6.72	5	133	99	73.20 ± 13.35
OROFEN × 天蓝冰草		6	138	91	64.32 ± 15.84	14	300	96	38.75 ± 18.62
南大 2419 × 天蓝冰草		6	163	113	77.61 ± 10.40	—	—	—	—**

* 为便于与 1964 年结果对照,将大田自然条件下的杂交处理称为处理 IV。

** 雀害。

表 2 不同处理和不同组合下春小麦与天蓝冰草的杂交结实率 (1964)

组 号 代 号	处 理 项 目 组 合	I				II				III				IV			
						杂交 穗数	杂交 花数	结实 粒数	结实率 % ($\bar{x} \pm S. E.$)	杂交 穗数	杂交 花数	结实 粒数	结实率 % ($\bar{x} \pm S. E.$)	杂交 穗数	杂交 花数	结实 粒数	结实率 % ($\bar{x} \pm S. E.$)
①	辽春 1 号 × 天蓝冰草	5	86	71	81.57 ± 15.65	5	114	32	28.34 ± 12.07	—	—	—	—	5	77	36	45.47 ± 15.03
②	大埔赤壳 × 天蓝冰草	5	94	76	80.67 ± 13.78	5	66	32	31.73 ± 16.04	5	89	31	34.66 ± 15.20	5	81	24	29.63 ± 8.55
③	N. P. 798 × 天蓝冰草	5	76	43	58.81 ± 26.57	5	88	8	9.15 ± 3.25	5	101	32	31.24 ± 6.99	5	96	26	28.22 ± 13.07
④	Buck mainpu × 天蓝冰草	5	111	67	61.20 ± 13.71	5	74	33	46.93 ± 21.67	5	115	63	55.29 ± 17.24	5	88	36	41.43 ± 7.78
⑤	松花江 2 号 × 天蓝冰草	5	73	59	75.14 ± 8.13	5	110	35	34.47 ± 14.12	5	109	35	32.27 ± 8.51	5	81	25	27.57 ± 3.26
⑥	OROFEN × 天蓝冰草	5	94	58	61.72 ± 2.10	5	101	24	23.95 ± 8.31	5	84	19	22.79 ± 5.44	5	132	32	24.76 ± 8.87
⑦	中国春小麦 × 天蓝冰草	5	90	57	63.51 ± 8.59	5	78	35	39.46 ± 4.24	5	116	82	69.97 ± 9.42	5	126	42	33.66 ± 10.30
⑧	南大 2419 × 天蓝冰草	5	88	57	64.78 ± 8.72	5	78	13	16.44 ± 3.09	5	111	70	62.28 ± 14.53	5	106	34	38.71 ± 17.31
⑨	合作 2 号 × 天蓝冰草	5	77	47	60.01 ± 9.01	5	82	24	28.30 ± 9.32	5	114	55	47.18 ± 13.18	5	107	23	21.48 ± 6.74
⑩	合作 6 号 × 天蓝冰草	5	86	56	65.12 ± 6.69	5	90	28	29.20 ± 13.18	5	102	37	37.00 ± 10.38	5	100	22	21.81 ± 6.38
⑪	克 60 繁 99 × 天蓝冰草	5	83	24	30.00 ± 12.10	—	—	—	—	5	76	23	31.09 ± 14.93	5	96	26	27.36 ± 9.57
⑫	阿 勃 × 天蓝冰草	5	87	54	62.30 ± 6.01	—	—	—	—	5	102	45	42.33 ± 18.32	5	112	31	28.07 ± 4.66

理 IV, 则从 18.58%—73.20%, 其中中国春小麦×天蓝冰草的杂交结实率最高, 相当于结实率低的松花江 2 号×天蓝冰草组合的 3.94 倍。

1964 年除重复上年 5 个组合的试验外, 又增加 7 个杂交组合, 并增加盆栽在自然气候下杂交和自然条件下重复授粉两个处理。从表 2 可见, 在处理 I 中, 各组合的杂交结实率变异在 30.00%—81.57% 之间, 杂交结实率最高的辽春 1 号×天蓝冰草组合的百分率 (81.57%) 相当于最低的克 60 繁 99×天蓝冰草组合 (30.00%) 的 2.39 倍。对每个处理各组合间结实率高低进行变量分析和差异显著性测定的结果绘编成图 3。每个处理中以其

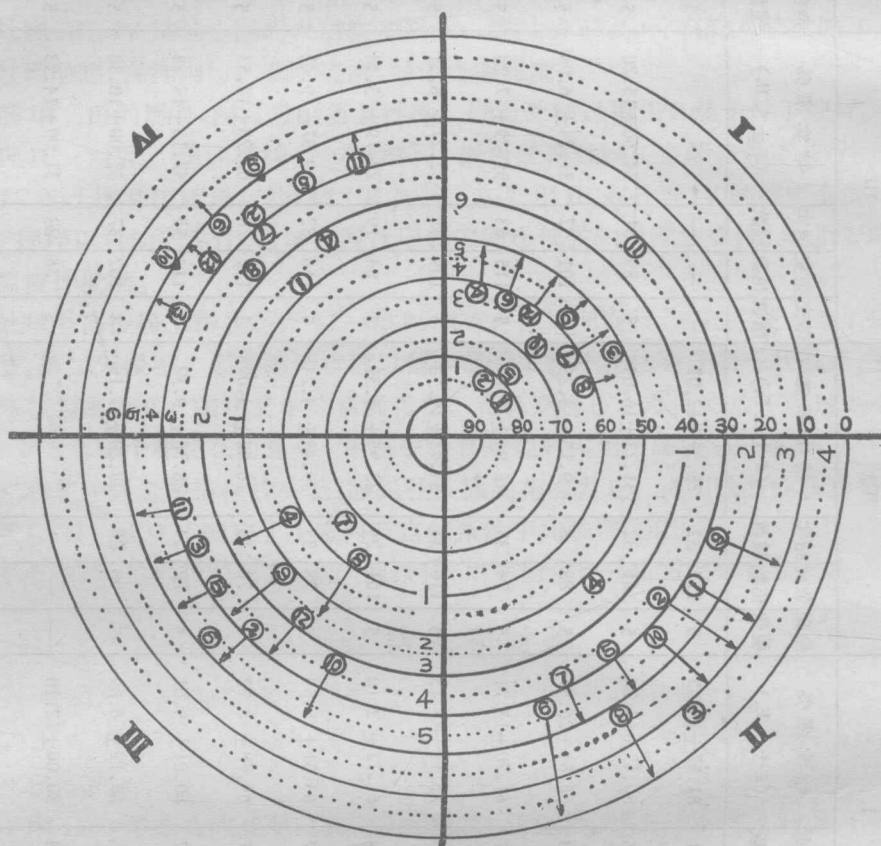


图 3 不同处理各组合杂交结实率的等级分布图

- ①②表示组合代号。 ①→表示本组合与所及等级上各组合
I、II、III、IV 为四个处理。 间结实百分率差异不显著。
实圆线——表示以 10 为单位的结实百分率。
虚圆线……表示各 10 位数间以 5 为单位的结实百分率。
1, 2, 3……表示各处理内结实百分率的高低等级。

5% 或 1% 平准的最低差异显著标准作为杂交结实率高低的分级标准, 处于同一等级的组合, 其杂交结实率差异不显著, 不同级间差异显著或极显著。1 级在本处理内结实率最高, 依自然数字增加而渐低。对处理 I 进行差异显著性测定结果, 辽春 1 号×天蓝冰草、大埔赤壳×天蓝冰草两个组合的结实率最高, 分别达到 81.57% 和 80.67%, 除显著高于第二级上的松花江 2 号×天蓝冰草组合 (⑤) 外 ($L.S.D_{0.05} = 5.015$), 均极显著高于其余 9 个组合的杂交结实率 ($L.S.D_{0.01} = 6.698$)。⑤ 组合也极显著高于其余组合。④、⑥、

⑦、⑧、⑩、⑫组合间结实率差异不显著,仅其中⑩组合与⑨、③组合之间、⑧组合与③组合之间差异显著。⑪组合处于结实率最低的第6级上,显著低于其它组合。

处理 II 中,各组合间杂交结实率变异在 9.15%—46.93% 之间。结实率最高的 Buck maipu × 天蓝冰草组合的百分率(46.93%)为最低的 N. P. 798 × 天蓝冰草组合(9.15%)的 5.1 倍,高低倍数之差相对地较处理 I 为大。仅其中④组合与第2级上的①、⑥、⑨、⑩之间,第1、2级上的⑤、⑦组合与第3级上的⑧组合之间,第4级上除⑥、⑧组合外,③组合与所有其余组合之间杂交结实率均呈现差异显著或极显著 ($L.S.D_{0.05} = 16.443$, $L.S.D_{0.01} = 22.06$)。

重复授粉的处理 III 中,各组合间杂交结实率变异在 22.79%—69.97% 之间。最高的中国春小麦 × 天蓝冰草组合的结实率(69.97%)为最低的 OROFEN × 天蓝冰草组合(22.79%)的 3.07 倍。第1级上⑦、⑧、④三个组合的杂交结实率最高。结实率最高的⑦组合与第2级上的⑨组合之间,⑦、⑧组合与第3级上的⑫组合之间,④、⑦、⑧组合与第4级上的②、③、⑤、⑩、⑪组合之间,以及④、⑦、⑧、⑨、⑫组合与第5级上的⑥组合之间的杂交结实率高低均呈现差异显著或极显著 ($L.S.D_{0.05} = 16.55$, $L.S.D_{0.01} = 22.15$)。

处理 IV 中,各组合间杂交结实率变异在 21.48%—45.47% 之间。最高的辽春 1 号 × 天蓝冰草组合的杂交结实率(45.47%)相当于最低的合作 2 号 × 天蓝冰草组合的(21.48%)2.12 倍。从图 3 看出,各组合杂交结实率高低间的差异较其余处理,尤以 II、III 处理为明显。杂交结实率最高的④组合与第2级上的④、⑧组合之间,④、⑧组合与第3级上的⑦组合之间,⑦组合与第4级上的②、③、⑤、⑪、⑫组合之间等的杂交结实率,均表现为差异显著或极显著 ($L.S.D_{0.05} = 3.79$, $L.S.D_{0.01} = 5.06$)。

由表 1、表 2 和图 3 看出,虽然不同处理改变了小麦和冰草杂交时的环境条件,而母本品种不同,各组合间,或各等级的类群组合间杂交结实率高低有明显的差别。但是,不论那一种条件下,大部分组合间的区别不是断然可以分开的,有部分组合是介于结实率高低两级间的中间类型。往往在杂交结实率差异不显著的一个类群组合中,有些与另一类群的组合差异显著,还有些则不显著。例如处理 I 中,第3级上的④、⑥、⑦、⑧、⑩、⑫组合为杂交结实率差异不显著的一个类群,其中⑩组合显著高于第4级上结实率较低的⑨组合外,其余的则与之差异不显著。第4级上除⑧组合显著高于第5级上结实率较低的③组合外,其余的又与之差异不显著。这种现象在处理 II 和处理 III 的各等级之间,处理 IV 的 4、5、6 级之间同样存在。我们认为,鉴于普通小麦品种资源的无限丰富多样,如果将杂交组合再大大增多,各组合间杂交结实率的高低将更明显地呈现出连续性分布,而不易断然区分。

有些组合的杂交结实率,在多数处理中相对地偏高,有些则偏低。以早熟的辽春 1 号和大埔赤壳、多花的中国春小麦、南大 2419 和 Buck maipu 为母本的组合都分布在结实率较高的等级中。特别是早熟多花的辽春 1 号作母本的组合,两年中的杂交结实率均居结实率较高的等级。其中处理 I 的结实率变异在 $79.09 \pm 0.68\%$ 到 $81.57 \pm 15.65\%$ 之间,表现相当稳定。大埔赤壳作母本的组合,在 1964 年的两个处理中杂交结实率最高,另外两个处理则居中,亦有偏高的趋势。小麦早熟品种和天蓝冰草杂交的结实率高与皮萨列夫(1955)^[7]、米景九(1963)^[14]在小麦与黑麦杂交中的结果颇有类同之处。中国春小麦是

与黑麦杂交结实率高的品种之一^[8,29],我们在与天蓝冰草杂交中也得到较高的结实率,最高达 $91.19 \pm 6.72\%$ (表 1)。南大 2419 $\times$ 天蓝冰草的组合,在不同年份、不同处理的各组合中结实率为中等偏上,与李振声等^[4]的结果相同,但与朱光焕等^[3]的试验颇有差别。以 N. P. 798、OROFEN、克 60 繁 99 为母本与天蓝冰草杂交的组合,结实率较低。从图 3 看出,除处理 II 的 OROFEN $\times$ 天蓝冰草(⑥)组合的结实率介于 2—4 级之间以外,其余都分布在三级以下的最末级。OROFEN $\times$ 天蓝冰草组合在 1963 年的试验结果也是如此。

组合间结实率高低的顺序在不同年代、不同处理间有显著不同,并不是固定不变的。也就是各组合杂交结实率的高低因环境因子的变化而波动不定。1963 年试验的处理 I 中,松花江 2 号 $\times$ 天蓝冰草组合的杂交结实率高于 OROFEN $\times$ 天蓝冰草组合,而在处理 IV 中则反低。中国春小麦 $\times$ 天蓝冰草组合的杂交结实率在处理 I 和处理 IV 中均高于辽春 1 号 $\times$ 天蓝冰草组合,而在 1964 年试验的处理 I 和处理 IV 中,则显著低于后者。两年在杂交期间的气候因子是有一定差别的。从图 3 可以看出,杂交结实率高低因环境因子影响而波动最显明的例证可举合作 2 号 $\times$ 天蓝冰草组合(⑨)。这个组合在处理 I 中的杂交结实率显著低于①、②、⑤、⑩组合和高于⑪组合,与④、⑥、⑦、⑧、⑫、③组合则没有差别;在处理 II 中则反低于④组合,高于③组合,与其余组合差异又不显著;在处理 III 中低于⑦组合,高于⑥组合,与其余组合差异不明显;而在处理 IV 中,除了与⑥、⑩两组合差异不明显外,杂交结实率显著或极显著低于其余组合。这个组合在四个处理中的杂交结实率相互比较,除处理 II 与处理 IV 的杂交结实率差异不显著外,其余处理间的结实率都有显著或极显著的不同($L.S.D_{0.05}=10.72$, $L.S.D_{0.01}=15.03$)。其它组合也有类似现象。这种现象可能与各亲本系统发育中形成的开花和受精所需要的生物学条件不同有密切关系。

亲本组合对小麦和天蓝冰草杂交可孕性高低有明显的影响,这与 Цицан 等人^[1,2,5]和李振声等人^[3,4,6]的结果相同。可孕性高的组合和可孕性低的组合是相对的。综合不同条件下的试验结果看来,只有相对偏高或偏低的一类组合,绝大部分组合的杂交结实率高低在不同环境条件下波动显著,在一种环境条件下杂交的结实率表现高,而在另一种环境条件下则又低。除上述同一组合的杂交结实率在不同环境条件的各个处理中波动很大以外,以处理为单位的群体观察,图 3 中处理 I 的全部组合的结实率都分布在 50% 以上的圆线上,处理 II、处理 IV 则全在 50% 以下,这三个处理间的区别主要是授粉受精阶段环境因子的差异,处理间超过品种间的杂交结实率的大幅度变异应当归结于环境因子的作用。

(二) 重复授粉对杂交可孕性的影响

1964 年的试验结果表明,重复授粉对提高春小麦与天蓝冰草部分杂交组合的杂交可孕性有良好作用。我们采用 t 测定的配偶成对法测定了处理 III 与处理 IV、处理 III 与处理 II 之间杂交结实率的差异,并用变量分析法分别测定了同组合在不同处理间的差异,结果如表 3。两种方法分析的结果有所不同。用前一种方法分析,在大田自然条件下进行一次重复授粉的处理 III 的杂交结实率显著较同样条件下进行一次授粉的处理 IV 高,平均高 13.04%,差异显著性测定结果($t = 3.71$, $P_{0.01} = 3.169$), $P > 0.01$,差异极显著。处理 III 的杂交结实率还显著高于在自然气候条件下杂交的处理 II,平均高 14.76%。差异显著性测定结果($t = 2.77$, $P_{0.05} = 2.306$, $P_{0.01} = 3.355$), $P > 0.05$ 而 < 0.01 ,差异显著。这样比较的结果说明一次重复授粉是普遍地提高春小麦与天蓝冰草杂交可孕性的

表 3 处理 III 与处理 IV、II 之间杂交结实率的差异 (1964)

组 合	处理 III 结实率 (%)	处理 IV 结实率 (%)	处理 II 结实率 (%)	III 减 IV 之 差	III 减 II 之 差	L. S. D. 0.05	L. S. D. 0.01
大 埔 赤 壳 × 天 蓝 冰 草	34.66	29.63	31.73	5.03*	2.93	4.58	6.42
N. P. 798 × 天 蓝 冰 草	31.24	28.22	9.15	3.02	22.09*	23.29	32.66
Buck maipu × 天 蓝 冰 草	55.29	41.43	46.93	13.86	8.36	22.23	31.16
松花江 2 号 × 天 蓝 冰 草	22.27	27.57	34.47	-5.3	-12.20	13.44	18.85
OROFEN × 天 蓝 冰 草	22.79	24.76	23.95	-1.97	-1.16	8.17	11.46
中国春小麦 × 天 蓝 冰 草	69.97	33.66	39.46	36.31**	30.51**	12.27	17.20
南大 2419 × 天 蓝 冰 草	62.28	38.71	16.44	23.57	45.84**	26.91	37.73
合 作 2 号 × 天 蓝 冰 草	47.18	21.48	28.30	25.70**	18.88**	10.72	15.03
合 作 6 号 × 天 蓝 冰 草	37.00	21.81	29.20	15.19*	7.80	11.53	16.16
克 60 繁 99 × 天 蓝 冰 草	31.09	27.36	—	3.73	—	17.96	26.14
阿 勃 × 天 蓝 冰 草	42.33	28.07	—	14.26	—	17.20	25.03
总 计	456.10	322.70	259.63	133.70	123.05	—	—
平 均	41.46	29.34	28.85	13.04**	14.76*	—	—

注：各组合不同处理间差值的*、**，为以组合为单位变量分析结果而分别达到 5% 或 1% 平准最低差异显著标准。处理平均值的*、**为 t 测定的配偶成对法计算结果而达到 5% 或 1% 显著标准。

有效方法。但改用另一种方法逐个组合分析，即将同组合在不同处理中的杂交结实率进行变量分析和显著性测定，只是部分组合对重复授粉有良好的反应。表 4 的结果证明，处理 III 与处理 IV 相对的 11 个组合之间，杂交结实率有 7 个组合差异不显著，处理 III 与处理 II 相对的 9 个组合之间，杂交结实率有 5 个组合差异不显著。从图 3 看出，这三个处理中有较多组合的杂交结实率都是分布在结实率为 25% 到 35% 的等级上，例如②、⑤、⑩、⑪、⑫等组合。⑥组合则均处于稍低的等级上。我们试验中，重复授粉方式在普通小麦与天蓝冰草杂交中只是对部分组合有显著效果，例如以中国春小麦、南大 2419、合作 2 号等作母本的组合。上述用配偶成对法测定的结果也是受这些组合极显著提高结实率的影响。另一些组合对这种授粉方式的效应表现不明显，其原因尚待进一步探讨。

对于二次重复授粉的效果，没有进行专题研究，按我们对少量穗子的试验观察，除费工过多，在育种工作中不适于大量杂交外，从去雄、一次授粉、一次重复授粉到二次重复授粉，需要 4 次打开花颖，加之多在每天气温最高、相对湿度最低的时间进行，对花器的机械损伤大；而且两次授粉后柱头已铺满花粉，粉量过多，常易发霉，效果甚差，不如一次重复授粉或一次授粉者。

(三) 大气温度、相对湿度和光照对杂交可孕性的影响

根据 1963 年和 1964 年的试验结果，在春小麦和天蓝冰草杂交的授粉受精过程里，适当降低大气的温度，增大相对湿度，减弱光照能显著提高杂交结实率。处理 I 与其它处理的比较结果列举在表 4、表 5 中。处理 I 与在大田自然条件下杂交的处理 IV 相比，1963 年杂交的 4 个组合，前者的杂交结实率均显著高于后者；1964 年杂交的 12 个组合，有 9 个组合的杂交结实率也是处理 I 高于处理 IV，其中包括重复 1963 年的 4 个组合。无论是以组合为单位进行变量分析的结果，或者处理间采用 t 测定的配偶成对法分析的结果均相同。两个处理间不同的因子有 4 个：温度、湿度、光照、以土壤湿度为主的土壤条件。

表 4 各組合各处理間杂交結实百分率差异的程度 (1964)

組 合		I 減 II 之 差	I 減 IV 之 差	I 減 III 之 差	IV 減 II 之 差	L. S. D 0.05	L. S. D 0.01
辽 春 1 号	×天蓝冰草	53.23**	36.10**	—	17.13	19.14	27.85
大 埔 赤 壳	×天蓝冰草	48.94**	51.04**	46.01**	-2.10	4.58	6.42
N. P. 798	×天蓝冰草	49.66**	30.59*	27.57*	19.07	23.29	32.66
Buck maipu	×天蓝冰草	14.27	19.77	5.91	-5.50	22.23	31.16
松花江 2 号	×天蓝冰草	40.67**	47.57**	42.87**	-6.90	13.44	18.85
OROFEN	×天蓝冰草	37.77**	36.96**	38.93**	0.81	8.17	11.46
中国春小麦	×天蓝冰草	24.05**	29.85**	-6.46	-5.80	12.27	17.20
南大 2419	×天蓝冰草	48.34**	26.07	2.50	22.27	26.91	37.73
合作 2 号	×天蓝冰草	31.71**	38.53**	12.83*	-6.82	10.72	15.03
合作 6 号	×天蓝冰草	35.92**	43.31**	28.12**	-7.39	11.53	16.16
克 60 繁 99	×天蓝冰草	—	2.64	-1.09	—	17.96	26.14
阿 勃	×天蓝冰草	—	34.23**	19.97*	—	17.20	25.03
平	均	38.46**	33.06**	19.74**	2.48	—	—
t	值	9.74	12.24	3.75	0.21	—	—
P _{0.05} 之	t 值	2.262	2.201	2.228	2.262	—	—
P _{0.01} 之	t 值	3.250	3.106	3.169	3.250	—	—

*, ** 的表示同表 3。

表 5 各組合处理 I 与处理 IV 之間杂交結实百分率差异的程度 (1963)

組 合		处 理 I 減 处理 IV 之 差	t 值	P _{0.05} 之 t 值	P _{0.01} 之 t 值
辽 春 1 号	×天蓝冰草	36.34**	3.39	2.16	3.01
松花江 2 号	×天蓝冰草	52.57**	7.61	2.30	3.35
OROFEN	×天蓝冰草	25.57*	2.79	2.10	2.87
中国春小麦	×天蓝冰草	17.99*	2.69	2.30	3.35

* 达到 5% 显著标准。 ** 达到 1% 显著标准。

为区别小气候条件与土壤条件差异,我们增加了处理 II。处理 II 的土壤条件与处理 I 相同,而小气候条件则与处理 IV 相同而不同于处理 I。表 4 的试验结果是处理 II 的杂交结实率显著低于处理 I 的杂交结实率,10 个组合中有 9 个达到极显著标准,处理间 t 测定的结果也是如此,而处理 II 与处理 IV 之间则差异均不显著。由此可见,在一般年份,土壤不是呈现极干旱状态(1963 年杂交期间降雨量为 47.9 毫米,1964 年为 36.6 毫米),土壤湿度等因子对小麦与冰草杂交结实率的影响是不大的,主要取决于大气的温度、湿度和光照条件。处理 I 与田间一次重复授粉的处理 III 相比,11 个组合的杂交结实率,有 7 个组合显著较后者为高,有 4 个组合差异不显著。似环境因子对小麦与天蓝冰草属间杂交结实率的影响,在多数组合中均大于重复授粉方式的作用。

表 3、表 4 和表 5 用两种方法分析的试验结果,都证实处理 I 的杂交结实率显著高于其余三个处理,也进一步说明了品种间由于遗传性不同造成杂交结实率的差异不如大气生态因子的作用显著。究竟三个因子的具体效应如何?受试验条件限制,尚难详细结论。我们根据同组合同处理在不同小气候因子的不同日期中杂交的结果,提出些粗浅的看法。

按照两年的小气候记录资料,温度、湿度和光照控制小室内穗部高处的三个因子变化

情况与自然条件下的相比较,有以下显著不同。

自然条件下,每天温度高峰出现在 13—14 时(见图 4 上部),恰是冰草开花盛期。小

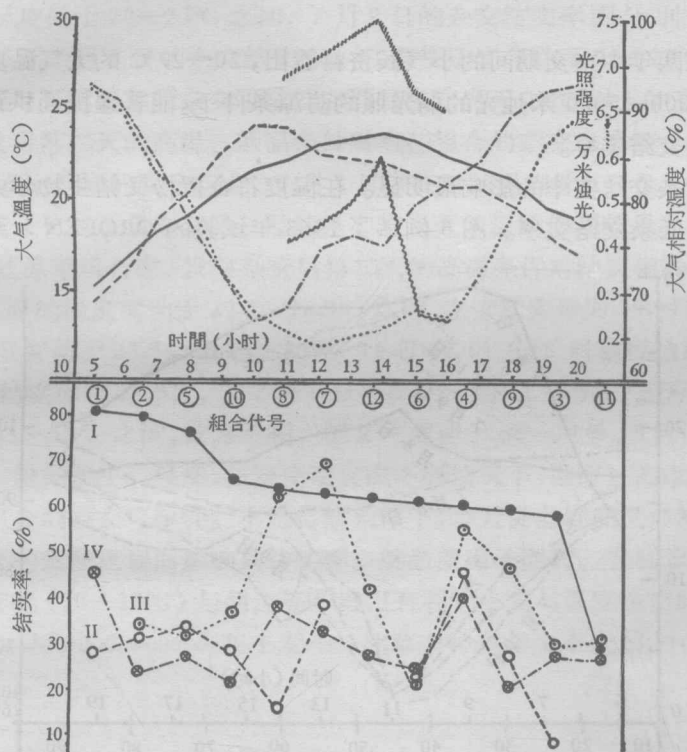


图 4 春小麦×天蓝冰草结实率与三种气候因子的关系图(1964)

注: 温度、相对湿度系 7 月 6 日到 7 月 16 日的平均值,光照强度为 7 月 13 日的测定值。

图上部: ——自然条件下温度曲线。

---小室内相对湿度曲线。

-----小室内温度曲线。

.....自然条件下光照强度。

.....自然条件下穗位高处相对湿度曲线。~~~~~小室内穗位高度光照强度。

图下部: I、II、III、IV 表示四个处理各组合杂交结实率高低变化曲线。

室内的温度高峰则出现在 10—11 时, 11 时始, 冷水和荫蔽的作用使小室内温度下降, 至 20 时, 温度始终比自然条件下低 2—4℃。最大差值如 1963 年 7 月 2 日 13 时, 自然气温为 32.5℃, 小室内为 28℃, 相差 4.5℃。1964 年 7 月 6 日 14 时, 自然气温为 30.8℃, 小室内为 26.8℃, 相差 4℃。1964 年杂交期间平均温度变化情况见图 4。自然条件下最高温度达 31.1℃(7 月 6 日 13 时), 平均温度曲线较低与 7 月 8 日、15 日、16 日的突然降温有关。1963 年自然条件下的平均气温, 在杂交期间约比 1964 年杂交期间高 2—4℃, 最高达 32.5℃。小室内相差为 1—3℃, 较自然条件下的差异小。相对湿度, 从图 4 可见, 5—10 时室内外差异甚微, 10 时后, 室外自然条件下相对湿度继续下降, 12—13 时出现最低值, 以后缓慢回升。小室内由于喷水, 11 时后相对湿度急遽升高, 12 时以后均保持在 74% 以上。1963 年相对湿度每天平均的变化曲线与 1964 年相同, 只是杂交期间雨量集中在 7 月 8 日—9 日, 其它日子无雨, 相对湿度低, 比 1964 年同期每天 8 时至 20 时平均低 5—14%。1964 年 7 月 13 日为无云晴天, 我们从 11 时到 16 时, 每小时一次测定了小室内外小麦穗位高处的光照强度如图 4。11 时—14 时, 小室内由于遮荫, 光照强度比

自然光照减弱了12.5倍到16.8倍,15时—16时,更减弱到26倍,平均比自然光照减弱了近18倍。除11时前能接收部分通过玻璃和纱布的直射光以外,11时以后,只有很弱的散射光。

从图4以及两年中杂交期间的小气候资料看出,20—27℃的大气温度,65—85%的相对湿度以及3000—5000米烛光的弱光照的荫凉条件下,能普遍提高供试春小麦×天蓝冰草各组合的杂交结实率。

温度因子对杂交结实率的影响最明显。在湿度符合授粉受精生物学条件下,过高过低的温度均将降低杂交结实率。图5例举了1963年试验的OROFEN×天蓝冰草组合在

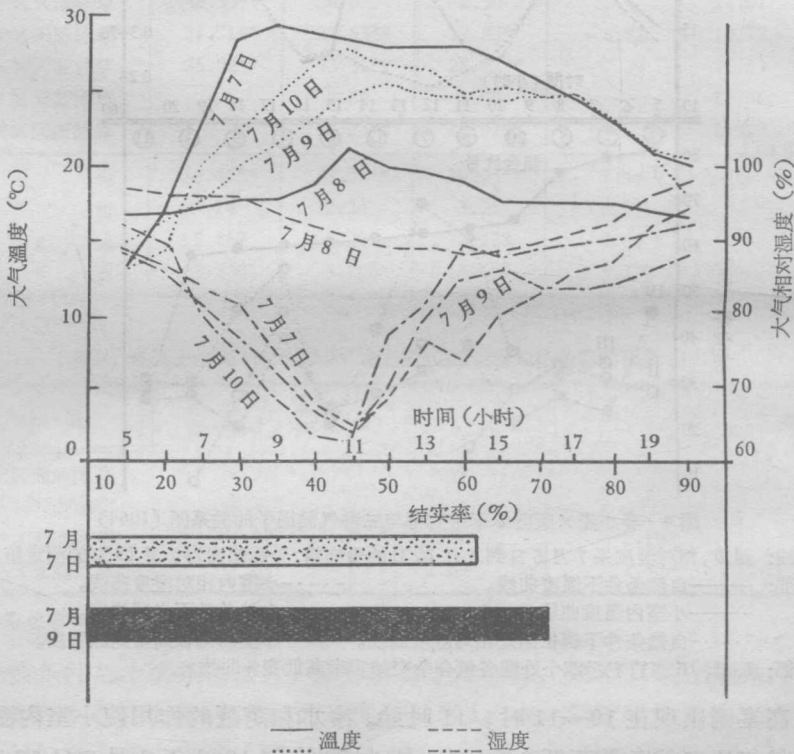


图5 OROFEN×天蓝冰草组合处理I在7月7日、7月9日的杂交结实率与温、湿度的关系(1964)

处理I中,7月7日授粉的杂交结实率比7月9日的低。7月7日—10日的相对湿度,从12时以后,均在70%到90%之间,是比较适宜的。7月7日授粉时温度及以后3小时内均在27℃以上,7月8日又急遽降温至20℃以下(仅11时为21.3℃),7月7日的杂交结实率为61.44%。7月9日杂交后9小时的温度均在25.4—20℃之间,7月10日温度略高于7月9日,仅11时为27.9℃,超过27℃,以后又迅速回降到27℃以下,这是一个较有利于授粉受精的温度条件,致7月9日的杂交结实率为70.78,较7月7日的提高近10%。究其原因,远缘杂交时,雌雄配子的生理和生物学特性就不适应,差异很大,高温或温度大幅度的波动,必然加剧这个矛盾,导致结实率降低。图6选取了1964年试验处理I中Buck maipu×天蓝冰草、松花江2号×天蓝冰草两组合在7月8日和9日杂交结实率与温、湿度的关系。7月8日—7月9日的相对湿度都在比较适宜的70—90%

之间。7月8日的温度低,12时杂交后的温度一直处于 19°C 以下,7月9日8时才回升至 19°C 以上,7月8日授粉的两个组合的结实率仅28.3%和38.9%。7月9日到7月10日授粉时的温度处于 $20\text{--}25^{\circ}\text{C}$ 之间,7月9日的杂交结实率则分别达到69.56%和81.54%,明显高于7月8日的杂交结实率。在湿度适宜条件下 $20\text{--}27^{\circ}\text{C}$ 之间的温度有利于提高春小麦与天蓝冰草的杂交可孕性,而且杂交当天 27°C 以上的高温或 20°C 以下的低温条件,或者第二天的高温、低温条件对有些组合的杂交可孕性,均将产生不利影响。前者如图6中例举的两个组合,7月8日杂交时的温度低,7月9日的温度适宜,但结实率仍然低于7月9日杂交的,显然是杂交当天低温的作用效果。1963年处理IV OROFEN $\times$ 天蓝冰草组合中,发现杂交后第二天的高温条件对结实率的不利影响。7月9日12时—20时的温度变动于 $22.7\text{--}26.9^{\circ}\text{C}$ 之间,杂交结实率为39.94%。7月10日12时—19时的温度变动于 $23.5\text{--}28.1^{\circ}\text{C}$ 之间,11日12时—18时温度达到 $27.7\text{--}31.2^{\circ}\text{C}$,以致10日杂交结实率仅27.5%,较7月9日杂交的降低12.44%。三天中14时最低的相对湿度变动在53—55%之间,较为不利。但2时变动于68—71%,8时为73—74%,20时为76—87%,差异较小。显然,在湿度适宜或不利情况下,温度过高或过低都会不同程度地影响各种组合的杂交可孕性。本地自然条件下,每天高温期间又多伴随着低湿,更加不利于远缘杂交的受精过程而影响其结实率。就温度因子而言,有利于春小麦与天蓝冰草杂交的温度变幅($20\text{--}27^{\circ}\text{C}$)与胡含等^[27]指出有利于小麦与黑麦杂交的温度变幅($20\text{--}29^{\circ}\text{C}$)颇为近似。与 Любимова^[49]在小麦——冰草杂种多年生小麦 M_2 中观察减数分裂正

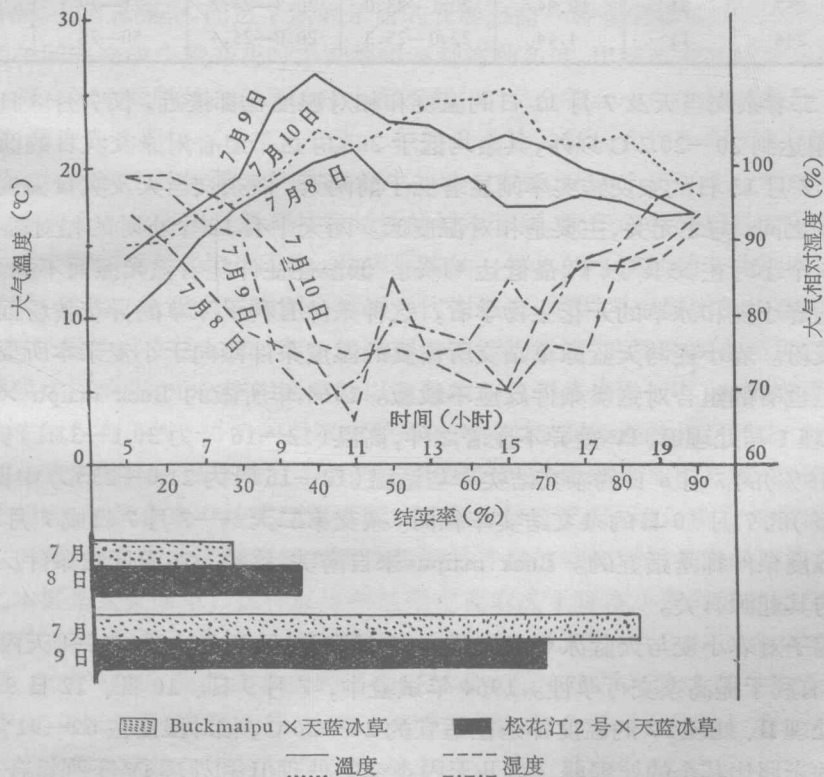


图6 处理I两个组合在7月8日、7月9日的杂交结实率与温、湿度的关系(1964)

常进行,能得到可孕花粉粒多的温度条件(20—25℃)也类同。小麦适宜的开花授粉温度是20—30℃^[24,30],而本地春小麦开花的两个高峰分别出现在18—22℃的每天7—10时,和24—21℃的午后4—6时(这期间相应的相对湿度在65%—80%之间)。冰草的开花盛期,则在7月上中旬每天12时—13时30分的27—32℃的高温期间。杂交结实率最高的20—27℃恰是双亲开花适宜温度的中间温度。为本地小麦开花适温范围的上段,冰草开花适温范围的下段。从解剖和胚胎学研究温度对于受精过程及胚胎发育的影响,Модилевский (1958)^[25]、星川、清亲(1961)^[31]报导了高温对小麦受精后胚胎发育有明显的促进作用。因此,深入从生理过程和解剖胚胎学方面探究温度等因子对小麦和冰草杂交的影响,对于进一步揭露温度因子的具体作用机制有着重要意义。

大气相对湿度对杂交可孕性的有利反应范围为65—85%,图4处理I为处理IV的试验比较已予证实。这一变幅较大,似不如温度因子的影响严格,且不同组合的敏感性也有差异。以1964年处理IV中所做的松花江2号×天蓝冰草为例,杂交了较多的花,比较不同日期的小气候因子下的杂交效果。结果如表6。7月7日的杂交结实率与7月10

表6 处理IV 松花江2号×天蓝冰草组合在不同日期的杂交效果比较(1964)

杂交日期	杂交花数	结实粒数	结实率 (%)	每天11—17时的温度变异 (℃)		每天11—17时的相对湿度变异 (%)	
				杂交当天	第2天	杂交当天	第2天
7月7日	303	63	20.79	23.1—26.6	17.8—20.2	70—88	71—80
7月10日	257	51	19.84	20.1—23.0	20.3—24.2	71—79	71—82
7月13日	248	11	4.44	22.0—25.3	20.0—25.4	50—79	41—93

日的相同,二者杂交当天及7月11日的温度和相对湿度也都接近,仅7月8日的温度除14—16时刚达到20—20.2℃以外,其余均低于20℃。这个组合对杂交次日的低温条件敏感性不强。7月13日的杂交结实率则显著低于前两天,而杂交当天及次日温度在适宜的20—25.4℃之间,与之无关,主要是相对湿度低。两天中有12个小时的相对湿度在65%以下,有6个小时在55%以下,最低达41%。低湿往往伴随着强光照而不利于杂交结实。从本地春小麦和冰草的开花生物学看,这种条件有利于冰草的异花传粉而不利小麦的开花授粉。春小麦与天蓝冰草杂交所需要的湿度条件倾向于小麦亲本所要求的条件而略高。但也有的组合对这类条件反应不敏感。1964年所做的Buck maipu ×天蓝冰草组合,除处理I与处理II、IV差异不显著之外,高温(12—16时为30.1—31.1)低湿(同时时间为37—48%)的7月6日的杂交结实率与适温(12—16时为21.0—23℃)中湿(同时时间为71—77%)的7月10日的杂交结实率相同。杂交第二天——7月7日或7月11日的温度、相对湿度条件都是适宜的。Buck maipu 来自南美,这种对高温低湿条件反应迟钝的特性可能与其起源有关。

光照因子对春小麦与天蓝冰草杂交结实率的影响,从杂交时起,2—4天内大幅度地减弱光照,有利于提高杂交可孕性。1964年试验中,7月9日、10日、12日9—17时内处理I与处理II、处理IV的温度都是在适宜的20—26℃,相对湿度在69—91%之间,仅仅处理I的光照比其余的处理弱,这几天内杂交的处理II和处理IV下列组合的部分结实率显著较处理I的同组合低:如7月9日处理IV的N. P. 798×天蓝冰草低44.95%;

7月10日处理IV的松花江2号×天蓝冰草低40.67%, 处理II的南大2419×天蓝冰草低62.57%, 合作2号×天蓝冰草低40.47%, 7月12日处理II的中国春小麦×天蓝冰草低24.05%。应当指出, 小室内除光强度减弱外, 光谱成分也有很大变化^[32], 小室内由于玻璃顶盖的影响, 又在树荫下, 已经形成了特殊的“绿荫”, 除绿射线和红外线外, 大部分射线已被吸收。光谱中能量的分布与大田条件下是完全不同的。目前推论所及, 植株光合作用大大减弱, 体内物质代谢水平降低, 与受精过程的关连机制尚待探讨。

温度、湿度、光照三个因子对不同组合的杂交可孕性影响各不相同, 有敏感的, 也有迟钝的, 而三个因子综合作用的处理I对全部组合均能提高其杂交可孕性。这种综合作用的意义有两方面。一方面它是一种新的受精的生物学条件。春小麦在自然条件下的开花、授粉、受精过程是需要较温暖的、具有一定相对湿度的气候因子, 这种因子的出现在上午或下午的一段时间, 故每天出现两个开花高峰, 逃避了正午高温、低湿和强光照条件。冰草的开花生物学正相反, 高温低湿和相应的强光照条件是它异花传粉的必需条件。小麦开花生物学特性构成了小麦开花阶段特定的新陈代谢类型, 当时同化和异化这个基本矛盾里表现了小麦开花受精阶段的独特性。受精过程是小麦体内同化和异化这个基本矛盾发展的结果, 外界的发育条件则是这个矛盾发展的物质基础。因之小麦开花受精时具有独特的矛盾体系。同理, 冰草也具备开花受精的独特的矛盾体系。春小麦和天蓝冰草杂交是把这两个属不同的矛盾综合一起, 又构成了一对新的更复杂、更占主导地位的矛盾。提高远缘杂交可孕性的实质就是多方采取条件加强矛盾的同一性, 使双方较顺利的相互同化, 相互融合, 相互渗透。而这个新的矛盾的发展必需一种新的客观物质条件。在冰草开花最盛的午间杂交或小麦开花时杂交都得不到这种条件, 出现不利的结果和遭遇困难。因为在完全符合冰草受精的条件下, 对小麦不利, 在完全符合小麦受精的条件下, 对冰草不利。温度、湿度和光照控制小室的条件比较接近于这种新的客观物质条件, 而温湿因子的上下限都未超过两个矛盾原来的依存条件。另一方面, 从两个属开花生物学的矛盾, 以及其系统发育和个体发育中一系列特征特性的根本不同, 配子间的异质性、不亲和性差别极大。这样两个配子受精, 相互同化, 是很勉强的。母本的小麦抽穗开花期间, 体内生理代谢最为活跃, 高温、低湿和强光照必然增大代谢强度, 加剧两个属配子相互同化过程中的矛盾, 使新矛盾的对立性加强, 同一性减弱。较低的温度、高湿和弱光照可以使母本小麦植株的呼吸作用减弱, 光合作用速度低以及整体的代谢强度降低^[32-34], 形成了一个内外比较缓和的生理生态环境, 可能减弱双方矛盾的对立性, 而缓慢的相互同化。温度、湿度和光照控制小室内的条件部分适应了这两方面的情况, 故能普遍地提高杂交可孕性。

不同处理间, 各组合杂交结实率高低顺序不同, 反应出不同组合杂交可孕性所要求的生物学条件不同, 故杂交结实率高低表现应包括品种遗传性和环境条件的连应关系在内。各组合的父本都是天蓝冰草, 这种反应特性则主要取决于母本小麦品种的遗传性差异。从表1的资料看出, 起源于北纬40度以南的大埔赤壳、N. P. 798、Buck maipu、OROFEN、中国春小麦、南大2419、阿勃作母本的组合, 其杂交结实率平均值略高于起源于北纬42度到48度的松花江2号、合作2号、合作6号克60繁99作母本的组合。在处理I中, 南方品种与天蓝冰草杂交结实率的平均值为64.71%, 北方品种为57.57%, 高7.14%。在处理IV中, 南方品种为32.07%, 北方品种为28.74%, 高7.51%。其中尤以处理IV中南