

禾谷类作物的 同源多倍体和双二倍体

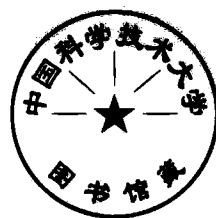
鲍文奎 嚴育瑞 著

科学出版社

禾谷类作物的 同源多倍体和双二倍体

鮑庆奎 嚴育瑞 著

(中国科学院植物研究所)



科学出版社

1956年10月

內 容 提 要

本書總結了 1951—1954 年作者在水稻、大麥、黑麥的同源多倍體和小麥-黑麥雜種雙二倍體方面的選種工作。所有這些多倍體材料都用秋水仙鹼引變的方法獲得。多倍體植物在形態上，種子上及生理反應上比二倍體原種都有顯著的改變。例如同源四倍體大麥種子的千粒重增加了一倍左右，四倍體水稻籼粳雜種的種子千粒重增加了 60%。根據試驗資料及選種的初步成果對人工引變多倍體植物所常遇到的不孕性問題及種子飽滿度問題進行了理論上的分析，並初步提出了解決的辦法。

試驗研究的結果說明多倍體選種工作是有巨大的潛力與廣闊的前途的。運用這個方法所創造出來的新品種在增產上將不是 10% 或 20%，而是 50% 甚至一倍。這在育種史上將要成為一個新的時期。

禾 谷 類 作 物 的 同 源 多 倍 體 和 雙 二 倍 體

著 者 鮑 文 奎 嚴 育 瑞

出 版 者 科 學 出 版 社

北京朝陽門大街 117 號

北京市書刊出版營業許可證出字第 081 號

印 刷 者 上海中科藝文聯合印刷廠

總 經 售 新 華 書 店

1956 年 10 月 第 一 版

書 號：0583 印 張：2 2/3

1956 年 10 月 第 一 次 印 刷

開 本：787×1092 1/18

(滬)0001—4905

字 數：45,000

定 價：(11) 報 紙 本 0.50 元

目 錄

一. 緒言	1
二. 材料与方法	4
三. 結果	6
(一)四倍体黑麥	6
(二)小麥-黑麥双二倍体	14
(三)四倍体大麥	20
(四)四倍体水稻	29
四. 討論	34
五. 总结	39
(一)关于四倍体黑麥	39
(二)关于小麥-黑麥双二倍体	40
(三)关于四倍体大麥	41
(四)关于四倍体水稻	41
(五)多倍体的結实率与种子飽滿度問題	42
参考文献	43

禾谷类作物的同源多倍体和双二倍体

鮑文奎 嚴育瑞

一. 緒 言

巴拉諾夫⁽¹⁾在苏联植物学杂志发表的“为苏联农业服务的多倍体植物”一文中综述了多倍体在植物演化上、各种作物选种上、及远缘杂交工作上的重要性，并列举了苏联及其他国家关于这方面的许多成就。最后他并下结论说：“多倍体是为科学所掌握的自然界的客观规律，必须使它为苏联的农业服务。”同时，苏联“植物学杂志”编辑部在“物种与物种形成问题讨论的若干结论及其今后的任务”一文中⁽⁵⁾对多倍体问题也下了这样的结论：“多倍体现象可以引起形态学与生理学上的巨大变异。新类型的飞躍出现的可能性是不能否认的，因为不能否认事实。毫无疑问，这个最有兴趣的、显然很重要的、具有确定物种形成意义的现象值得很严肃地注意。假如苏联生物学家实际从事这类事实的科学研究，阐明这个现象中外环境作用和有机体的本性，那么他们将大大地丰富我们关于自然选择创造有机体类型的原始材料的概念，并且将以新的方法武装我们的选种家”。由此苏联的植物学家已明确的指出了关于多倍体的研究不但在理论上有其重要的意义，并在农业实践上亦将起重要的作用。所以这必然将会引起我国的植物学家及选种家的兴趣与注意。

多倍体普遍存在于种子植物中，并在种子植物的演化上起了重要的作用，已是无可怀疑的事实。在我们能获得的有限文献中，初步统计了种子植物的 526 个属，1,711 个种的染色体数目的情况，其中就有 38.17% 是属于多倍体。禾本科植物中的多倍体所占的百分数更高。我们统计的 107 个种中就有 71.96 % 属于多倍体。牟钦(Müntzing, 1936⁽²³⁾) 的估计在被子植物中有一半以上是多倍体的种。A. 楼夫与 D. 楼夫(A. Löve and D. Löve 1949⁽²¹⁾)所综合的资料充分说明单子叶植物

中有較双子叶植物更多的多倍体种,同时,被子植物中多倍体不但有較广的分布区域,并且其所占的百分比也随緯度的增高而增大。表1中摘录的三个不同緯度地区被子植物多倍体所占的百分数就是明显的事实佐証:

表1 不同緯度地区被子植物中多倍体的频率(摘自 A. Löve and D. Löve 1949^[21])

地 区	北 緯 緯 度	單子叶多倍体%	双子叶多倍体%	总的多倍体%
西非丁布克都(Tunbuctoo)	17°	67.0	31.0	37.0
英國	50—61°	75.1	49.8	56.7
斯四次培根羣島(Spitzbergen)	77—81°	95.0	61.4	73.6

多倍体种所以有較广的分布区域,尤其在高緯度地区,主要是由于它在生理上較二倍体种对不良环境有更强的适应性 (A. Löve and D. Löve 1949^[21], O. Hagerup 1931^[18], H. E. Smith 1946^[27], Писарев^[15]) 在遺傳上有較高的可塑性也就是增大了有机体的变异性(巴拉諾夫 1954^[1], Жебрак 1955^[14])。

自然界存在的植物多倍体,主要的是属于异源多倍体(Allopolyploid)。所謂异源多倍体就是它的染色体来自亲緣較远的不同的种,也可以說是二个远緣种的复合体。例如黑油菜(*Brassica nigra*)有染色体8对,甘藍(*B. oleracea*)有染色体9对,油菜(*B. campestris*)有染色体10对,这三个种是芥屬(*Brassica*)中的基本种,复合任何二个基本种,就成为另一种多倍体的种。这些多倍体的芥屬种不但在染色体的数目上揭示了它們可能的起源,并已从杂交及細胞学的分析上証实了它們与基本种間的亲緣关系(U. Nagaharu^[25])。在文献中我們还可以找到关于栽培植物或野生植物的这一类例子。这些經現代植物学的方法証实了的許多事实清楚地揭发了异源多倍体发生的自然規律,这个規律不但大大地丰富了植物界的种,同时也給植物育种家指出了一条广闊的人工創造新种的途徑。

人工創造异源多倍体新种的第一步就是远緣杂交。米丘林在植物学家們尚未发现异源多倍体在植物新种形成中的重要性时就开始(1889年)了扁桃屬(*Amygdalus*)的种間杂交工作,5年后就从杂种中育成了有特別风味的新品种肉李(*Myas-naya Sliva*)^[22]。大約在1923年他在种間杂交的短文中对远緣杂交就下了这样有預見性的結論:“在这里展开了一个无穷的远景,就是我們有可能获得具有从前所沒有的新形式、新特性的完全新的果树的种(species)”。他自己的偉大成就已充分

証實了他这个天才的預見。

米丘林在果树方面对远緣杂交的偉大成就应用到用种子繁殖的作物, 尤其是禾谷类作物, 便遇到了严重的困难, 就是杂种的高度不孕性。这个严重困难因植物异源多倍体規律的发现, 可說是基本上获得了解决。巴拉諾夫⁽¹⁾引 H. B. 齐津的話: “异源多倍体的获得……是伴随和促进远緣杂交工作的通常方法” “利用多倍体現象, 我在 1947 年終于能够制訂方法, 借它之助黑麦鹅冠草第一代杂种不孕性完全被克服。黑麦鹅冠草杂种不育性的克服是苏維埃选种的偉大胜利”。H. B. 齐津⁽⁶⁾运用了米丘林的远緣杂交原則及近代植物学上对植物异源多倍体規律性研究的成就, 从黑麦, 鹅冠草, 小麦的屬間杂种中培育出了高产的麦种。

同样的, 什布拉克 (A. R. Zhebrak 1948^(29,30), 巴拉諾夫⁽¹⁾) 从提摩非小麦 (*Triticum Timofeyevi*) 与硬粒小麦 (*T. durum*)、圓錐小麦 (*T. turgidum*)、波蘭小麦 (*T. polonicum*)、及东方小麦 (*T. orientale*) 的杂交, 并用秋水仙硷的方法加倍不孕的杂种第一代的染色体, 而获得具有 56 个染色体的小麦新种, *T. soveticum*。从提摩非小麦与普通小麦 (*T. vulgare*) 的杂种, 他用同样方法創造了具有 70 个染色体的小麦种。从这些有价值的宝貴材料中并培育出了对各种真菌病具有免疫性及千粒重达 80.87 克甚至到 95 克的完全新型的小麦品种。

什布拉克用实验的事实証明⁽³⁰⁾, 无论先杂交而后加倍杂种第一代的染色体, 或先加倍亲本的染色体而后杂交, 都可同样有效的使远緣杂种结实正常。因此, 染色体的加倍使远緣杂种的不孕性得到了克服。

現在所知道的有許多外界因素可使植物的染色体数目加倍, 造成多倍体^(4,17)。爱斯 (H. C. Aase)⁽¹⁷⁾ 在这方面的文献綜述中, 提出的主要外界因素有温度的急变、X 射綫及葯剂如秋水仙硷、Apiol、Acenaphthene、Granosan 等等。齐津⁽⁶⁾与牟欽⁽²⁴⁾利用双胚的种子获得多倍体种。在自然界中多倍体的发生常借助于自然温度的激烈变化⁽¹⁾。但人工引变多倍体的最有效方法还是秋水仙硷的运用。

另一类多倍体, 称为同源多倍体 (autopolyploid), 即并未經過远緣杂交等手續, 而只單純將一个植物本身的染色体数增加一倍或几倍, 因之它所增加的染色体是与其原有的染色体完全相同。这种同源多倍体同样的存在于自然界并在植物物种的演化上也起重要的作用。牟欽⁽²³⁾曾列举 58 个在自然界的同源多倍体例子, 并从其地理的分布上說明了同源多倍体的优越性。

在农业实践上,同源多倍体选种工作也已显示出了光辉的成就。例如在苏联,納瓦新与捷拉西莫夫所育成的四倍体橡膠草品种已大量推广。它不但有較普通橡膠草大60%的根,而且其所出的橡膠有更好的品質⁽¹⁾。又如薩哈洛夫所育成的四倍体蕎麦,在1950年試驗的結果四倍体蕎麦的产量要高出二倍体蕎麦的60%⁽¹⁾。

多倍体虽然有植科生長健壯粗大,种子或果实大,适应性較强等优良特性;但在人工引变多倍体中最常遇到的主要困难,尤其是种子用作物,就是結实率較低,子实不够饱满。这二个主要困难在异源多倍体与同源多倍体都有不同程度的存在。但多倍选种工作的实际成就已經指出这二个困难并不是不可克服的。秋水仙硷的应用对大量获得多倍体的原始材料已无問題,因之多倍体选种工作的中心問題就应轉移到对多倍体生理特性的系統研究及如何自原始多倍体材料中培育选择优良的类型。

社会主义的农业必然是有高度技术水平与生产力的农业,因之对作物品种的要求也必然在相当高的水平上,例如对禾谷类作物的抗倒伏性,耐肥力,产量高,子粒大,品質优良等等,都会有較高的要求,而多倍体也常能在不同程度上显示这方面的优良特性。所以多倍体选种工作將在我国农业生产上起重要的作用,是无可怀疑的。

我們自1951年起开始进行了黑麦、大麦、小麦-黑麦远緣杂种、水稻等禾谷类作物的多倍体选种工作,因此积累了一点經驗,并获得了一些看来頗有希望的多倍体品系。現將这些資料作成初步报告以供参考。

二. 材料与amp;方法

供多倍体选育工作的禾谷类作物有黑麦、大麦、小麦-黑麦杂种双二倍体,及水稻。黑麦与大麦的二倍体染色体数都是7对,水稻是12对,因其原有染色体数目都較低,故用同源多倍体的方法进行选育工作。普通小麦的染色体数是21对,比較高,所以便同黑麦杂交后再进行染色体的加倍工作,因之所获得的是异源多倍体。

黑麦四倍体只有一种,是李竞雄教授在1939年用秋水仙硷处理发芽种子而获得。

大麦在1951年用秋水仙硷处理幼苗及种子获得成都农家品种史大堆及37-2裸大麦的同源四倍体,在1952年又用同法获得37B-45A及37B-54C的同源四

倍体。在 1952 年及 1953 年并进行了四倍体大麦品种間的杂交工作。

1951 年春进行了中国春小麦与平武黑麦的屬間远緣杂交, 所得的一部分杂种种子在当年 9 月底, 播种于小鉢内, 到 10 月底用无性繁殖方法进行分株, (S. J. Wellensiek)⁽²⁸⁾, 以便获得更多杂种第一代的材料。在 1952 年 1 月間將分株的小麦-黑麦杂种第一代取出 10 株, 进行秋水仙硷处理, 有 2 株获得成功, 每株各有一穗产生正常的花粉粒, 并結了种子。其中一穗的半面进行去雄, 授以玉皮小麦的花粉, 也获得全部結实。所有处理沒有成功的穗子全未結实。

水稻在 1952 年, 同样用秋水仙硷处理幼苗的方法获得稈稻銀坊, 水源, 及中熟秈稻川农 422 的同源四倍体。1954 年春在溫室內进行同源四倍体秈稈稻品种間杂交。

以上所获得的各种多倍体品种及多倍体品种間的杂种, 每年根据單株的結实率及种子飽滿度进行选种。

对于多倍体品种不孕性較高的原因也作了一些探索性的試驗, 例如用品种間的杂交, 人工輔助授粉, 不同品系混合播种, 孕穗及出穗期施用各种不同的肥料等办法以測定其对結实率的影响。

在生理上也做了一些很有限的檢定工作, 如抗旱性的測定(用凋萎点測定法), 及叶子中的含糖量的測定。

所有多倍体品种都用秋水仙硷处理幼苗及发芽种子而获得。秋水仙硷的水溶液濃度用 0.01—0.05%。处理时苗子大概有 5—6 片真叶或几个分蘖。幼苗掘起后, 用水洗淨根上所有泥土, 而后在每株基部用刀片割一切口, 切口深度以不割断生長点为原则(此法根据某作者在玉米上的試驗效果而来, 但原文献尚未找到)。將割过的幼苗集中放入盛有秋水仙硷水溶液的燒杯内, 溶液的量以能淹沒所有的切口为度。处理時間麦类 1—5 天, 普通处理 2—3 天已可得到良好的效果。水稻处理時間一般需經 10—11 天才能得到效果。处理完毕后將幼苗用清水冲洗, 而后移植于大田或鉢中。經处理后的幼苗一般生長都受不同程度的抑制, 有的甚至死亡, 所以对这些幼苗必須妥为照顾。出穗后选取在植株上, 穗形上或种子大小上有变异的穗子, 俟成熟后分別收获脫粒。第二季將收获种子在小鉢内发芽, 俟長出 2—3 片真叶时, 檢查每一幼苗气孔的大小, 保留所有气孔比对照大的幼苗, 淘汰所有气孔与对照一般大小的幼苗。檢查水稻幼苗气孔大小比較困难, 所以水稻多倍

体就用检查种子大小及花粉粒的大小来决定,有时也用检查花粉母细胞染色体的数目来决定。

三. 結 果

(一) 四倍体黑麦

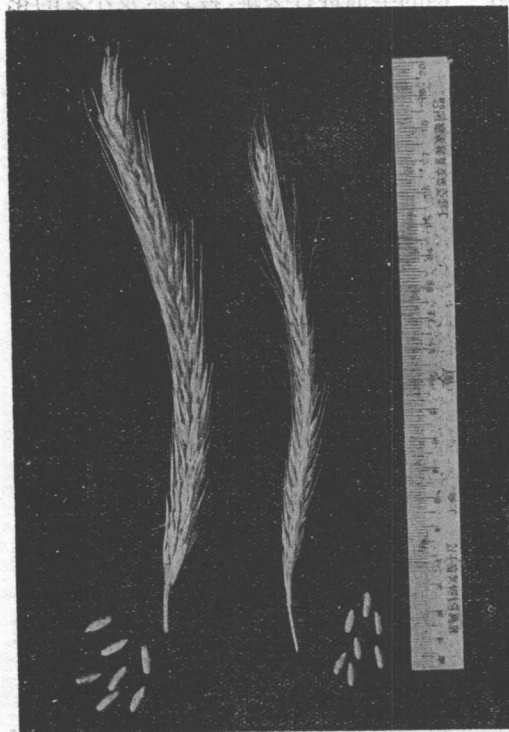


图1 左.同源四倍体黑麦穗子(具有43个小穗)及种子;

右.二倍体黑麦穗子(具有52个小穗)及种子。

在植株形态上,黑麦四倍体与二倍体之间有显著的差异。1951—1952年的穗栽肥料试验,在钵子口径为22厘米,每钵种一株的情况下,进行了单株重要性状的记载,其平均数集于表2中。在这些性状中四倍体黑麦不如其亲本二倍体黑麦的有:分蘖力、株高、每穗小穗数、结实率,其中尤以分蘖力与结实率的差异最为显著。性状中四倍体超过二倍体的有:穗长(图1)、千粒重、气孔的长与宽,及有效分蘖率(表2),其中以千粒重与气孔长的差异较显著。四倍体种子的千粒重虽比二倍体增加了6.7克,或38.4%,但从种子的外形上看,是不够饱满的。精选过的四倍体种子千粒重可以达到

38克,就是这样的种子,从外形上来看也是并不很饱满的。从它的大小来

表2 二倍体与四倍体黑麦重要特性比较(1951—1952)

品 种	每 株 分蘖数	每 穗 株 数	有效分蘖 %	株 高 (厘米)	穗 长 (厘米)	小穗数	每小穗 种子数	千粒重 (克)	第一叶气孔	
									长(μ)	宽(μ)
大谷黑麦	29.8	11.7	39.2	144	16.1	49.5	0.92	17.46	59.4	34.3
四倍体黑麦	15.8	7.8	51.1	137	18.1	43.1	0.38	24.16	85.8	38.3

估計,如飽滿度能够达到同二倍体的种子一样,則其千粒重就至少应在 45 克左右。

黑麦是异交作物,用單株鉢栽进行肥料試驗是很不适宜的,結果花粉的供应量不足,結实率过低。在大地中二倍体黑麦的結实率一般可以达到每小穗結种子 1.31 粒(表 5, 1952),但在鉢中則只有 0.92 粒(表 2)。四倍体的結实率更低,仅有 0.38 (表 2),在大田的情况下,它的結实率平均可以达到 1.09(表 5, 1952)。穗子分化的进度、出穗及成熟,二倍体与四倍体黑麦基本上是一致的。

在生理性狀方面,我們测定了抗旱性与叶片中的含糖量。抗旱性的测定用凋萎点测定法。土壤为沙質壤土,饱和水量可达干土重量的 51.4%。种子于 1951 年 10 月 16 日播于內徑 11.6 厘米,高 7.5 厘米的小鉢內,11 月 11 日起停止澆水,到 17 日发生凋萎,此时放入饱和湿箱中 24 小时也不再恢复。其时将鉢中所有幼苗拔去,并将表土刮去 1 厘米左右,而后將土自鉢中倒出,清除殘根,測定土壤中殘留的水分。每鉢取三个样品,每品种重复一鉢。四倍体黑麦的凋萎系数(永久凋萎时的土壤绝对含水量)是 3.91,二倍体的凋萎系数是 6.91。由凋萎系数的結果看来,四倍体黑麦远較二倍体黑麦抗旱。

叶片含糖量的测定于 1951—1952 年的生長季中进行。材料于 1951 年 10 月 12 日播种,叶片样品于 12 月 22 日,2 月 16 日,3 月 2 日及 3 月 9 日四天中分别在上午 8 时,中午 12 时及下午 4 时采集。采叶标准为剛長成的叶片。采集的叶子立即在 80—85°C 的烘箱中干燥 24 小时。單糖测定的方法用赫塞特的硫酸鈷滴定法(Hassid ceric sulfate titration method)^[19]。总糖量的测定,將样品水提液用鹽酸在士 90°C 的水浴中水解 10 分鐘,水解后以氫氧化鈉中和,而后再以同法滴定其單糖量。滴定結果都換算成葡萄糖,再由葡萄糖量計算成干叶的含糖百分数。現將四天取样的平均結果列于表 3 中。

表 3 二倍体与四倍体黑麦一天中叶片含糖量的变化(1951—1952)

采 叶 时 間	單 糖 含 量 %		总 糖 含 量 %	
	二 倍 体	四 倍 体	二 倍 体	四 倍 体
上午 8 时	5.32	7.70	13.90	13.59
中午 12 时	7.14	8.87	14.96	18.10
下午 4 时	5.04	9.60	26.76	18.85

表3的结果清楚的指出四倍体黑麦的单糖含量要较二倍体的高,但总糖量又不及二倍体。一天中二者含糖量的变化情况亦不同。二倍体黑麦叶片中的单糖含量以中午12时为最高,上午8时与下午4时的含量几乎是一样多,但总糖的含量则一天中是逐渐增加的,以下午4时的含量为最高,比上午8时几乎增加一倍。四倍体的情况则相当不同。在一天中它的单糖与总糖的含量都是逐渐增加的,均以下午4时为最高。单糖下午4时的含量比上午8时增加了37.7%,但在这个期间总糖量也只增加了38.7%。所以它的单糖与总糖量的增加比数几乎相等。同时,它的总糖量的增加在上午较快,其增加量并远超过了二倍体黑麦,但在下午其增加量则很少。如果上述含糖量的分析是反映二者光合作用的效果则我们便有这样的解释:四倍体黑麦的光合作用效率较高,但它的单糖转化缓慢,这样就因为单糖的过多积累而影响了后期光合作用的效率。二倍体黑麦单糖的转化比较良好,所以它的单糖积累就不会过高而致阻碍光合作用。但这只能作为一种可能的解释,而不能当作是一个结论,因为我们所依据的资料是远远不够的。

二倍体黑麦有染色体7对,四倍体黑麦有染色体14对。因为是同源四倍体所以在减数分裂花粉母细胞第一次分裂时出现了不同数目的四价染色体(图2),四价

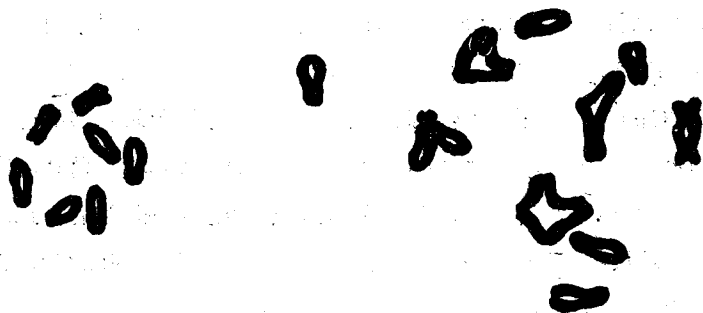


图2 左.二倍体黑麦的7对染色体;右.四倍体黑麦的14对染色体,其中有4个4价染色体,6个2价染色体(显微镜绘图仪画;放大760倍)。

体数目可以从零到7,其分布频率在植株间有相当大的差异(表4)。四价体最少的是2505—2,平均每细胞只有0.6个,最多的是83029—2,平均有4.0个。因为四价体的存在,可能引起染色体在减数分裂时分配不等的现象。1944年观察的结果[26],64个花粉母细胞的减数分裂中,有57个细胞(占89.1%)染色体分配是均等的,5个细胞是13—15的分配,2个细胞是12—16的分配。所以不等分配的细胞

只占 10.9%⁽²⁶⁾。同时檢查四倍体黑麦的花粉, 好花粉所占的百分数都在 90% 以上。表 4 中所列的結果也說明四价染色体的多少与結实情况沒有規律性的联系。如 2505—1 与 2520—1 二植株, 平均四价体数都是 1.4 个, 但前者結实每小穗不到 0.5 粒种子, 而后者則每小穗有种子 1 粒以上。又例如四价体平均每細胞有 3.9 个的 83039—1 号植株, 其結实率是較高的; 而四价体最低的 2505—2 号植株, 其結实率則反而較低。由这个結果看来, 四价染色体的頻数似与不实率不发生直接的关系。

表 4 四倍体黑麦減数分裂時四价染色体出現的頻率 (1944, 1951)

株 号	四 价 染 色 体 数 目								观察細胞数	平均每細胞 四 价 体 数	結实情况*
	0	1	2	3	4	5	6	7			
—	4	18	16	18	6	5	1	1	69	2.4	—
83039—1				7	5	4	1		17	3.9	H
83029—2			5	9	13	8	3	2	40	4.0	M
2505—2	13	9	2	1					25	0.6	L
2505—1	13	14	10	4	2	2			45	1.4	L
2512—6	11	12	20	7	11	1			62	2.0	M
2516—1	5	15	17	9	9	5			60	2.3	H
2520—1	2	13	8	2					25	1.4	H
2521—1		4	2	2					8	1.8	H
2521—2	1	8	3	2	1				15	1.6	H
2512—6	1	16	10	7	2				36	1.8	M
	50	109	93	68	49	25	5	3	402	2.2	

*H 每小穗結实在 1.0 粒种子以上。

M 每小穗結实在 0.5 粒种子以上。

L 每小穗結实在 0.5 粒种子以下。

每年于黑麦將要成熟时, 在田間选择結实率比較高的單株。收穫后將这些單株分別数計小穗数、結实数, 并測定种子千粒重。根据結实率及千粒重选留單株。表 5 与表 6 就是在 1951 与 1952 两年来經田間初选的單株結实率及千粒重的次数分布情况。

表5 黑麦结实率次数分布表 (1951, 1952)

组 距 (每小穗种子数)	1950—1951			1951—1952		
	4 N	4 N 自交系	2 N	4 N	4 N 自交系	2 N
0.10—0.19	1.5	2.0			6.4	
0.20—0.29	1.2	1.0				
0.30—0.39	1.5	5.1	2.9		2.1	
0.40—0.49	2.4	3.1		0.8	2.1	
0.50—0.59	3.0	7.1	2.9	0.4	4.3	
0.60—0.69	3.3	8.2	5.7	0.8	6.4	
0.70—0.79	5.8	8.2	2.9	3.3	23.4	1.5
0.80—0.89	9.1	18.4	11.4	6.6	19.1	
0.90—0.99	12.1	5.1	2.9	14.4	21.3	4.4
1.00—1.09	16.0	14.3	22.8	24.3	10.6	7.3
1.10—1.19	15.7	9.2	5.7	23.5	4.3	16.2
1.20—1.29	13.6	10.2	17.1	16.9		19.1
1.30—1.39	13.0	6.1	2.9	8.2		22.0
1.40—1.49	1.8	2.0	11.4	0.8		16.2
1.50—1.59			11.4			8.8
1.60—1.69						1.5
1.70—1.79						
1.80—1.89						1.5
1.90—1.99						
2.00—2.09						1.5
总 数	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
实际株数	331	98	35	243	47	68
平均数±标准差	1.05±.26	0.89±.14	1.06±.30	1.09±.17	0.79±.24	1.31±.07

表 5 的結实率次数分布明显的指出四倍体黑麦的結实率比二倍体为低, 而四倍体自交系則更低。在 1951 年四倍体結实率最低的每小穗只有 0.15, 最高的达到 1.45, 絕大多数在 0.80—1.39 之間(占 79.5%) 平均为 1.05。二倍体的最低結实率每小穗亦只有 0.35 粒种子, 但最高的达到 1.55 粒, 絕大多数在 0.80—1.55 之間(占 85.6%), 平均为 1.06。四倍体自交系的結实率平均每小穗只有 0.89 粒种子, 結实率在 0.80—1.39 范圍內的仅占 65.3%。虽然 1951 年秋播种的种子都是选自結实率比較高的單株, 但 1952 年春四倍体所表現的結实率情况基本上与前一年的相似, 只有二倍体的平均結实率比上一年提高了一些, 达到每小穗 1.31 粒。

表 6 黑麦种子千粒重次数分布表 (1951, 1952)

組 距 (克)	1950—1951			1951—1952		
	4 N	4 N 自交系	2 N	4 N	4 N 自交系	2 N
10—11	0.6	4.1				
12—13	1.5		2.9		2.1	8.8
14—15	0.6	10.2	2.9			29.4
16—17	3.0	3.1	20.0	0.4	6.4	42.7
18—19	6.3	7.1	14.3	1.2	4.2	16.2
20—21	6.0	15.3	20.0	2.9	8.5	2.9
22—23	10.9	10.2	14.3	5.4	8.5	
24—25	12.7	21.4	8.6	19.3	27.7	
26—27	14.2	17.3	11.4	20.1	12.8	
28—29	15.7	7.1	2.9	29.2	12.8	
30—31	10.0	3.1		13.6	8.5	
32—33	10.3		2.9	4.9	8.5	
34—35	6.3	1.0		1.7		
36—37	1.5			1.2		
38—	0.3					
总 数	99.9	99.9	100.2	99.9	100.0	100.0
实际株数	331	98	35	243	47	68
平均数±标准差	26.8±5.36	23.2±4.91	21.4±4.14	27.8±3.29	25.4±4.72	16.5±1.86

四倍体黑麦的千粒重远较二倍体的为高，但饱满度就远不及二倍体黑麦。四倍体黑麦的千粒重最低的只有 10 克，最高的可以达到 38 克(表 6)，但千粒重 38 克的种子还是没有完全饱满。四倍体自交系种子的饱满度尤差，千粒重也更低。1951 年秋播种的种子都是选自结实较高，及千粒重较大的单株，但 1952 年春的四倍体种子平均千粒重及其分布的情况还是与上年基本上相同(表 6)。所以单株选种也未见对四倍体黑麦的千粒重有显著的提高。

因之用单株选择，单株分种的办法对提高四倍体黑麦的结实率及千粒重，效果是不显著的。这主要由于黑麦是异交作物，不能用单系选择法。单系选择反而使其有纯化的趋势，以致发生了不良的效果。

四倍体黑麦的结实几乎全靠异株的花粉，这由表 7 的结果即可得到充分的证明，就是一株中去雄而未加以人工授粉的穗子的平均结实率与未去雄穗的基本上一样。如进行套袋自交，则每穗(平均有 45 小穗)仅能得到几粒种子，或全不结实。所以在天然情况下黑麦都是靠外来花粉授粉结实。但四倍体同二倍体之间尚未发现有天然杂交者。

表 7 四倍体黑麦同一株中去雄与未去雄对结实率的影响

行 株 号	每 小 穗 种 子 数	
	去 雄 穗	未 去 雄 穗
2122-3	1.21	1.16
2121-12	1.12	1.30
2127-5	0.81	0.70
2137-4	1.10	1.22
平 均	1.06	1.10

关于四倍体黑麦人工辅助授粉，表 8 的结果指出只有在植株较孤独、外来花粉不足的情况下，才显出明显的效果。在集体植株中，外来花粉来源充足，辅助授粉的效果就不显著。

表 8 四倍体黑麦同一株中辅助授粉对结实率的影响

	每 小 穗 种 子 数	
	未 辅 助 授 粉	辅 助 授 粉
孤独植株	0.09	1.40
较孤独植株	0.85	1.12
集体植株 1	0.78	0.74
集体植株 2	1.18	1.11

但自交对后一代结实率及千粒重的影响是显著的。表 9 中, 2121—12 的非自交穗后代四株的结实率都在每小穗 1.2 粒种子以上, 千粒重在 23 克以上, 但同株套袋自交穗后代的结实率与千粒重都显著下降。2122—3 植株非自交穗后代的结实率与亲本同, 而千粒重都有所提高, 但自交穗后代结实率都下降, 最低的一株每小穗平均只结 0.5 粒种子, 但种子千粒重并未下降。由这个事实便清楚的指出了, 自交显然会影响结实率与饱满度, 但各植株所受的影响程度则常有不同。

表 9 四倍体黑麦自交后对结实率的影响

1950—1951			1951—1952					
行株号	每小穗种子数	千粒重(克)	非自交穗后代			自交穗后代		
			行株号	每小穗种子数	千粒重(克)	行株号	每小穗种子数	千粒重(克)
2121—12	1.30	30.0	12237—1	1.34	27.5	11084	0.93	18.2
			12237—2	1.25	27.4			
			12237—3	1.25	23.6			
			12237—4	1.24	25.3			
2122—3	1.16	23.0	12236—1	1.14	28.0	11086—1	0.98	24.4
			12236—2	1.12	25.7	11086—2	0.50	24.5
			12236—3	1.34	29.3			
			12236—4	1.20	24.0			

虽然自交降低了四倍体黑麦的结实率, 但自交系的混合播种就很显著地提高了结实率。表 10 的结果中, 四倍体黑麦结实率最高的单穗是在自交系混合区中, 它们的平均结实率是四倍体黑麦混合区中的第二位。但以亲本的结实率来看, 自交系亲本的平均结实率是最低的。

表 10 黑麦混播对结实率的影响

	混播系数	混播系每小穗结实数			1953 年混播效果		
		最高	最低	平均	数计穗数	每小穗结实数	
						最高	平均
四倍体混合区 I	26	1.32	0.81	1.06	31	1.45	1.22
四倍体自交系混合区	17	1.12	0.57	0.87	54	1.57	1.24
二倍体大谷黑麦	8	1.51	1.08	1.31	32	1.58	1.21
二倍体平武黑麦	8	1.46	0.93	1.29	12	1.39	1.20
大谷-平武混合区	16	1.51	0.98	1.30	13	1.68	1.45
四倍体混合区 II	12	1.37	0.99	1.20	31	1.52	1.24
四倍体混合区 III	9	1.29	0.62	0.97	21	1.45	1.21
四倍体混合区 IV	9	1.23	0.82	1.09	20	1.53	1.28