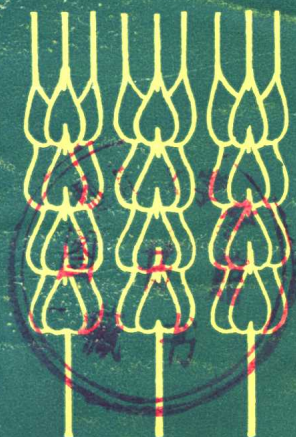


XIAO MAI ZA ZHONG
YOU SHI DE YAN JIU YU LI YONG

小麦杂种优势的研究与利用

谢学民 张全德 朱汉如 编著



上海科学技术出版社

2612
97

小麦杂种优势的研究与利用

262 谢学民 张全德 朱汉如 编著

上海科学技术出版社

小麦杂种优势的研究与利用

谢学民 张全德 朱汉如 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

本书在上海发行所发行 上海中华印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 6 字数 131,000

1981年5月第1版 1981年5月第1次印刷

印数: 1—7,000

书号: 16119·698 定价: (科三) 0.58元

前 言

早在本世纪初，人们就发现了小麦杂种一代具有明显的优势。但是真正利用其优势，还是在五十年代发现了小麦雄性不育细胞质以后的事。最近若干年来，国内外对小麦杂种优势开展了广泛而又深入的研究，取得了可喜的进展，积累了许多有益的经验。

为了进一步开展小麦杂种优势的研究和利用，介绍和普及小麦杂种优势的有关理论和技术是十分必要的。本着这个愿望，我们在阅读国内外有关资料和文献的基础上，结合自己多年的工作实践，编写了这本《小麦杂种优势的研究与利用》。

本书着重介绍：小麦杂种优势和小麦雄性不育的理论，小麦化学杀雄及杂交小麦制种的技术。在写法上，我们尽量做到深入浅出。

本书初稿完成后，曾请高明尉先生审阅全文，承他提出了许多宝贵的意见，对提高本书的质量颇有裨益。在此，谨表谢意。

由于编者水平有限，书中缺点与错误在所难免，欢迎读者批评指正。

编 者

一九八一年一月

目 录

一、概说	1
二、小麦的杂种优势	3
(一)杂种优势的概念	3
(二)小麦杂种一代优势的表现	6
(三)小麦杂种二代优势的衰退	15
(四)杂种优势的遗传学原因	19
(五)杂种优势的预测	26
(六)杂种优势的固定	32
三、小麦雄性不育的研究与应用	35
(一)小麦的花器结构与麦穗形成过程	35
(二)小麦雄性不育的遗传学原因和细胞学特征	49
(三)小麦雄性不育的产生途径	67
(四)小麦恢复系的产生途径	77
(五)恢复基因的遗传分析	93
(六)小麦细胞核雄性不育的研究	99
四、小麦化学杀雄技术的研究	113
(一)化学杀雄的概念与原理	113
(二)小麦化学杀雄的概况	114
(三)小麦化学杀雄剂的研究	115
(四)乙烯利对小麦杀雄的效果	120
(五)小麦喷施乙烯利后引起的形态和生理的变化	132
(六)有关乙烯利小麦杀雄的机理	144
(七)小麦化学杀雄应用的展望	154

五、杂交小麦的制种技术	157
(一)影响不育系异花授粉结实率的品种因素	158
(二)影响不育系异花授粉结实率的环境因素	160
(三)不育系繁殖和制种技术	161
(四)乙烯利杀雄的制种技术	165
附录	174
(一)小麦花粉母细胞涂沫制片技术	174
(二)乙烯利有效成份的测定	176
(三)乙烯利对不同小麦品种的杀雄效果	182

一、概 说

在粮食生产中,小麦占有重要的位置。据统计,世界上小麦的种植面积与总产量,大约占谷物的三分之一,以小麦为主食的人口亦占总人口的三分之一左右。我国小麦的种植面积与总产,均占很大比例。小麦为我国重要的粮食作物,而当前小麦大面积单产水平较低,增产潜力较大,如何有效地提高小麦的产量,乃是当前农业生产上一个重要而迫切的任务。

利用杂种优势是提高作物产量的有效途径之一。七十年代初期,我国推广杂交玉米与杂交高粱,对提高其产量起了相当大的作用。近年来,我国又推广了杂交水稻,在增加水稻产量上也发挥了很大作用。可以相信,小麦杂种优势的利用,亦将对提高小麦产量发生重要作用。

小麦杂种优势利用研究的基础工作,始于1951年,当时日本的木原均培育了小麦雄性不育细胞质,到1962年,美国的威尔逊和罗斯选育出具有实用价值的T*型不育系和相应的恢复系,实现了“三系”配套,为利用小麦杂种优势创造了条件。

三系材料的出现,很快引起了各国的注意,1962~1968年之间,美、日、苏、欧洲各国,以T型不育系和恢复系为基础材料,用各地的良种转育成大批不育系和恢复系,有的还试配杂交组合,测定杂种的恢复力,鉴定杂种优势的表现。与此同时,还对小麦杂种优势利用的基础理论和应用技术,进行了研

* T型不育系为具有提莫菲维小麦细胞质不育系的简称。

究。尔后数年,由于产量优势不够明显,而且在繁种、制种上出现了一些问题和困难,研究工作进展滞缓。大致自1972年起,研究工作进入到较为稳步发展的阶段。目前,许多国家的高一级研究机构,主要从事基础研究;而地方一级的有关单位则进行生产应用试验。在生产应用方面,以美国进展较快,在1974年已有数个杂交组合在生产上试种,获得比推广品种增产20%左右的效果。

在我国,1963年山东昌潍地区农科所首先发现了V型不育系;1972年,山西太谷水秀公社郭家堡大队发现显性单基因控制的雄性不育材料;1965年我国引进了T型不育系和相应的恢复系,接着许多单位开展了雄性不育杂种优势利用的研究工作。自1972年起,把小麦杂种优势利用的研究列入我国农业科研的重点项目,开展了全国性的大协作。短短几年来,转育了一批经济性状好的不育系,培育了一批恢复力高、配合力强的恢复系;测试了一批杂交组合,并在北方的一些省、市试种。此外,还开展了杂种优势利用的其他途径的研究,如南方的一些省开展小麦化学杀雄杂种优势利用的研究工作,亦取得了一定进展。

小麦杂种优势利用的研究,在目前还存在一些问题,其中比较主要的是,尚未选配出符合要求的强优势的杂交组合;现有T型不育恢复系的恢复力还不够理想,繁殖制种上还有某些技术上的难题有待解决。但我们可以相信,经过广大科技人员不懈的努力,小麦杂种优势是有可能应用于生产,为增加小麦产量发挥应有的作用。

二、小麦的杂种优势

(一) 杂种优势的概念

杂交产生的杂种一代, 与其亲本在生长发育方面相比较, 有三种不同的情况: 杂种和亲本并无显著差异, 杂种比亲本生长发育更差, 杂种比亲本显著优越。一般杂种一代以第三种情况较为普遍, 即出现通常所称的杂种优势, 它在生产实践上具有利用价值。

杂种优势是生物界的普遍现象, 它的真正含义是指两个遗传组成不同的亲本杂交产生的杂种第一代, 在生长势、生活力、繁殖力、抗逆性、产量和品质上, 有比其双亲优越的现象。杂种这种优越性, 能够在某些可测定的相对性状方面反映出来; 而杂种优势所涉及的性状大多是数量性状, 如高度、抽穗期、产量等, 故常以具体的数量来衡量和表明优势程度。为了表达某一性状的优势程度, 通常以 F_1 的值超过其双亲平均数的百分率来表示, 也可用 F_1 的显性度(d)来表示。显性度(或显性程度)是数量遗传学上一个专门名词, 它的含义是指 F_1 的离均差对显性亲本的离均差的比。计算方法如下:

$$\text{杂种优势(\%)} = \frac{F_1 \text{ 平均值} - \text{双亲平均值}}{\text{双亲平均值}} \times 100$$

$$\text{超亲优势(\%)} = \frac{F_1 \text{ 平均值} - \text{较好或较高亲本平均值}}{\text{较好或较高亲本平均值}} \times 100$$

$$d(\text{显性度}) = \frac{F_1 - m}{P_1 - m}$$

注: F_1 、 P_1 、 m 分别表示杂种一代、亲本和双亲平均的标志值。

杂交产生的杂种，在生长发育方面有时候也会出现不如两个亲本的现象，这就称为负优势。如果杂种一代具有超过双亲中较好或较高亲本的优势，就称为超亲优势。生产上应用的杂种优势，杂种一代的产量和品质不仅要超过亲本，而且必须显著地超过当地推广的标准良种，也即必须具备超标优势。

杂种优势的表现是多方面的，而且是很复杂的，但归结起来，杂种一代的优势表现，都具有以下几个基本特点：

第一，杂种优势是许多性状优势的综合表现。许多禾谷类作物的杂种第一代，在产量和品质上表现为穗多、粒多、粒大、蛋白质含量高等；生长势上表现为植株高、茎秆粗、根系发达、分蘖力增强、叶片大、干物质积累快等；在抗逆性上表现为抗病、抗虫、抗寒、抗旱、耐盐、耐瘠等。这说明杂种一代的优势表现，不是某一、二个性状的突出表现，而是许多性状的综合表现，这也说明杂种优势的产生是由于双亲基因型的杂合性和综合作用的结果。

第二，杂种优势程度的大小，多数取决于双亲性状间的相对差异和有利遗传性状的互补状况。实践表明，在一定范围内，双亲间的血缘关系生态类型和生理特性上差异越大，双亲间的相对性状的优缺点越能彼此互补的，其杂种优势就越强；反之就较弱。

例如 E. D. Nettevich (1968) 研究春小麦 48 个不同亲本组合的 F_1 杂种优势(表 1)，其结果：同一生态型的各丰产品种的 10 个杂交组合，其 F_1 的产量超过标准品种和较好亲本均达 16%；不同生态型中的丰产品种与低产品种杂交，虽然比亲本增产，但不能显著超过标准品种，15 个杂种比标准品种平均只增产 6%；不同生态型的低产品种杂交后所得的

表 1 春小麦不同亲本组合的 F_1 杂种的优势表现

(E.D. Nettevich, 1968)

杂 交 组 合	组 合 数	F_1 的相对产量(%)		
		与 标 准 品种比较	与亲本比较	
			高产的	低产的
同一生态型的丰产品种间的杂交①	10	116.2	116.0	123.8
不同生态型的丰产品种与低产品种的杂交②	15	106.0	110.1	180.6
不同生态型的丰产品种与较丰产品种的杂交③	13	125.4	123.8	141.3
不同生态型的低产品种间的杂交	6	97.1	135.9	177.1

注: ①产量为标准品种的 96~105% 的各品种列为丰产品种; ②产量为标准品种的 50~70% 的各品种列为低产品种; ③产量为标准品种的 85~95% 的各品种列为较丰产品种。

杂种, 虽然都比亲本增产, 但平均只及标准品种产量的 97%。不同生态型的丰产品种与较丰产品种间的杂交, 这种在遗传性上有差异的不同生态型各丰产品种间的杂种, 在一定条件下都表现出显著的杂种优势, 这类杂种的产量, 平均超过标准品种 25%, 超过高产亲本达 24%。所以要利用小麦杂种优势, 只有选用具有遗传上有差异的高产优质的不同品种, 杂交以后, 才能获得高产优质的杂种。

第三, 杂种优势的大小与双亲基因型的高度纯合有密切的关系。生产上利用杂种优势是利用杂种群体的优势, 只有在双亲基因型纯合程度很高时, 杂种第一代群体的基因型才

具有整齐一致的杂合性，这样才能表现出明显的杂种优势。大家都知道玉米自交系间杂种优势所以比品种间杂种优势为高，就是因为自交系是通过连续自交和选择而具有纯合的基因型。这就是说，杂种优势不仅要求双亲基因型具有互补作用，而且还应具有高度的纯合性。在小麦选育三系材料或化学杀雄制种时，都要高度重视不育系和恢复系的纯度，都要做好化学杀雄父、母本种子的保纯工作。

第四，杂种优势的强弱与外界环境条件的作用也有密切的关系。杂种所以能够表现出优势，实际上是杂种的基因型与外界环境条件综合相互作用的结果。不同的环境条件对于杂种优势表现的强度必然存在着差异，例如“Saratovskaya 29(萨拉托夫斯卡娅 29)×Lutescens 153(柳捷琴斯 153)”的杂种，在雨水较多的 1965 年比标准品种增产 28.4%，但在干旱的 1966 年只增产 3%。但总的说来，杂种的增产不只是因为在构成产量的某些因子超过亲本，同样由于杂种具有较强的生活力，在同样不良的环境条件下，杂种比其双亲总是具有较强的适应能力，这正是由于杂种具有杂合基因型，因而对环境条件的改变能表现较高的稳定性的缘故。

(二)小麦杂种一代优势的表现

许多试验表明，小麦品种间的杂种优势是普遍存在的，优势表现也是多方面的，多数试验研究结果表明，在大田条件下，小麦的杂种优势与玉米、高粱相仿，有明显的增产效果，一般能增产 15~30%。

下面具体分析小麦杂种一代各个性状的优势表现：

1. 产量

小麦品种间的杂种优势中最主要的是籽粒的总产量，而

构成籽粒总产量各因素，其优势程度往往各有高低。总产量决定于单位面积上的总穗数、每穗粒数、粒重三因素的相乘积。

国内外许多文献都表明，小麦杂种第一代都具有可供生产上利用的产量杂种优势。河南农学院(1978)报道，1973~1974年7个亲本不分正反交组成共21个组合，每株产量的平均杂种优势为36.8%，平均超亲优势为15.7%。产量构成因素即每株有效穗数、每穗粒数和千粒重的平均杂种优势分别为11.1%、9.1%和14.4%。日本的常脇恒一郎(1968)用日本和美国的12个品种，配成66个杂交组合的 F_1 ，研究小麦品种间 F_1 的杂种优势，其结果列于表2。

表2 亲本品种与 F_1 杂种的比较

(常脇恒一郎, 1968)

调查性状	比较项目	组合数	所占百分率(%)
抽穗期	比迟抽穗的亲本品种还要迟	0	0.0
	介于两个亲本之间	42	63.6
	比早抽穗的亲本品种还要早	24	36.4
	无显著差异	15	22.7
	显著提早的	9	13.6
株高	低于最矮亲本的组合(无显著差异)	1	1.5
	介于两个亲本之间	26	39.4
	高于最高亲本的组合	39	59.1
	无显著差异	33	50.5
	显著增高的	6	5.1
产量	低于最低亲本的组合(无显著差异)	1	1.5
	介于两个亲本之间	7	10.6
	高于最高亲本的组合	58	87.9
	无显著差异	33	50.0
	显著增加的	25	37.9

F_1 与双亲间的产量比较, F_1 的产量比最高亲本显著增产的有 25 个组合, 占全部组合的 38%。若以高产的亲本品种的产量作为 100, 计算 F_1 的相对产量, 其结果如表 3 所示。 F_1 的最低相对产量为 70%, 最高 244%, 平均为 134%。这一事实表明, 品种间的任意组合, 平均来说, 有可能出现增产达 30% 左右的杂种优势。

表 3 与高产的亲本品种相比 F_1 杂种的相对产量

(常脇恒一郎, 1968)

相对产量(%)	F_1 的 组 合			
	日本品种间	日美品种间	美国品种间	合 计
80以下	1	0	0	1
81~90	0	2	1	3
91~100	3	5	3	11
101~120	4	6	1	11
121~140	3	11	2	16
141~160	2	6	3	11
161~180	1	1	3	5
181~200	1	3	0	4
201以上	0	2	2	4
合 计	15	36	15	66

生产上所利用杂种优势, 杂种的产量不仅要高于双亲, 更重要的是要超过当地的推广品种。根据日本的研究, 以最高产的品种农林 50 和惠比寿小麦品种的产量为 100%, 计算各 F_1 的相对产量(表 4), 其中产量超过农林 50 和惠比寿小麦的

F₁ 组合共有 21 个, 占总组合的 32%, 其中相对产量在 110% 以上的有 11 个。在 11 个组合中, 日本品种间的组合有 5 个, 日美品种间的组合有 6 个, 而美国品种间的组合没有一个能超过 110%, 这一事实启示我们, 在选育生产用的杂交小麦时, 必须至少有一个亲本是当地或本国品种。同时也表明, 选育出比当地最高产量的小麦品种增产 15~30% 的杂交小麦是有可能的。

表 4 F₁ 杂种的相对产量*

(常脇恒一郎, 1968)

相对产量(%)	F ₁ 组 合				亲本品种间
	日 品 种 本 国	日 品 种 美 国	美 品 种 国 间	合 计	
50以下	0	0	1	1	4
51~70	1	2	5	8	3
71~80	0	5	6	11	3
81~90	1	5	2	8	0
91~100	4	13	0	17	2
101~110	4	5	1	10	0
111~120	4	5	0	9	0
121~130	0	1	0	1	0
131~140	1	0	0	1	0
合 计	15	36	15	66	12

* 以最高产的品种农林 50 号及惠比寿小麦的产量为 100% 计算。

利用 T 型三系配制的杂交小麦, 在产量方面同样存在着杂种优势。河南农学院 1978 年报道, 他们利用 T 型三系配

制了 13 个杂交组合。这 13 个组合单株产量的平均杂种优势为 22.5%，平均超亲优势 10.7%。每株穗数、每穗粒数和千粒重的平均杂种优势分别为 2.6%、-0.9% 和 18.7%（表 5）；而 21 个双列杂交小麦的杂种优势分别为 11.1%、9.1% 及 14.4%。

表 5 不同小麦杂交组合的杂种优势和超亲优势的比较

（河南农学院，1978）

材料类型	单株产量		每株穗数 平均杂种 优势(%)	每穗粒数 平均杂种 优势(%)	千粒重 平均杂种 优势(%)
	平均杂种 优势(%)	平均超亲 优势(%)			
21个双列杂交组合	36.8	15.7	11.1	9.1	14.4
13个杂交小麦组合	22.5	10.7	2.6	-0.9	18.7

可见三系配制的杂交小麦比人工去雄杂交的 F_1 的单株产量优势明显降低，主要原因是每穗粒数的优势大为降低，这说明目前的 T 型恢复系还不够理想，有必要强调选育具有强有力的恢复系，使杂种一代的育性得到充分的恢复，确保杂种的稳产和高产。

2. 抽穗期

杂种一代的抽穗期一般介于双亲之间，或倾向于早熟亲本，即早抽穗对晚抽穗为部分显性。北京农业大学 1963 年曾以 4 个当地品种为母本，4 个外国品种为父本，配成 16 个杂交组合，研究 F_1 与其亲本抽穗期的关系，结果 16 个 F_1 抽穗期的显性程度平均为 -0.67，说明 F_1 一般表现早抽穗为部分显性。他们计算了双亲平均抽穗期与 F_1 抽穗期的相关和回归，其相关系数为 $r=0.72$ ，在 1% 水平上差异显著；其回归方

程为:

$$Y = 1.07X + 2.99。$$

即双亲的抽穗期每早(或晚)一天, 杂种一代的抽穗期相应早(或晚)一天。常脇恒一郎(1968)也比较了 66 个 F_1 的抽穗期(表 2), 没有一个杂交组合的抽穗期迟于抽穗较迟的品种, 大部分 F_1 (占总组合的 64%) 的抽穗期介于双亲之间, 其余 36% 的 F_1 抽穗期比抽穗早的亲本还早, 特别是其中 9 个组合, 抽穗期提早十分显著, 因此杂交小麦一般不会由于杂种优势的关系使抽穗期迟于迟熟亲本品种。

3. 株高

株高在 F_1 中的表现, 据中国农科院作物所庄巧生等(1963)的研究, 在 36 个组合中杂种一代的株高, 平均杂种优势为 +10.7%, 除一个组合略呈负向和 4 个组合无优势外, 都是正向优势, 其中超显性的占总组合数的 66.7%。 F_1 的株高一般倾向于高亲。

常脇恒一郎也比较了 66 个 F_1 的株高(表 2), 其中只有一个组合的株高比较矮的那一个亲本品种为矮, 约占总组合数的 2%; 有 26 个组合处于双亲之间, 占 39%; 有 33 个组合(占 50%)高出最高亲本, 但其差异尚未达到显著水平; 有 6 个组合(占 9%)高过最高亲本, 差异显著。在显著高出最高亲本的 F_1 组合中, 有日本品种间的组合 3 个, 日美品种间的组合 2 个, 美国品种间的组合 1 个。

一般来说, F_1 株高呈现出高于最高亲本的趋势, 其增高程度与双亲的来历没有很大的关系。因此, 若以最高亲本为基准, 计算出 F_1 的相对株高, 其频率分布如表 6 所示。 F_1 的平均株高要比最高亲本增高约 1% 左右。因此, 杂种一代的株高虽然表现倾向于高亲, 但应用不十分高的生产品种作亲