

杂种棉选育的理论与实践

张天真 靖深蓉 金林等 编著



035.1
2

科学出版社

杂种棉选育的理论与实践

张天真 靖深蓉 金 林 等 编著

科学出版社

1998

内 容 简 介

本书系统地总结国内外棉花杂种优势利用的研究成果,阐明有关棉花杂种优势产生的原理、杂种棉选育的理论及实践经验,概述有关杂种棉高产栽培的措施等。

本书可供棉花育种科技工作者、农业技术员及大专院校有关师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

杂种棉选育的理论与实践/张天真等编著. -北京:科学出版社, 1998.10

ISBN 7-03-006845-9

I . 杂… II . 张… III . 杂种优势·应用·棉花·选择育种
IV . S562.03

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (98) 第 17591 号

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号
邮政编码: 100717

新世纪印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1998 年 9 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16
1998 年 9 月第一次印刷 印张: 12 1/2
印数: 1—4 500 字数: 277 000

定价: 19.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换(新欣))

序

世界各主要产棉国都十分重视杂种棉的研究和应用。以印度为例,近年杂种棉的种植面积已占棉田总面积的 1/3,产量占总产量的 50%。我国近年来,在杂种棉利用上也取得了很大进展,培育出了中棉所 28、中棉所 29、湘杂棉 1、2 号、冀棉 18 号、苏杂 16 号、川杂 9 号等优良组合,在生产上均有较大的种植面积。特别是中国农科院棉花研究所在利用转 *Bt* 基因新品系培育出了一系列抗虫杂种棉组合,其中中棉所 29F₁ 代增产幅度高,适应于黄河、长江流域棉区种植,不仅充分显示了杂种棉的增产潜力,而且展示了杂种优势在利用各种特色材料(抗病虫、高强纤维等)与优良推广品种配制组合方面拥有巨大的潜力。但应该看到,目前大面积推广的组合,仍然是以人工去雄授粉为主,制种成本很高。因此,杂种优势的大规模利用仍有待于高效率、低投入的制种方法的突破。在这方面,我国科研工作者也做了大量工作,南京农业大学在对国内外现有的雄性不育材料的收集、整理及遗传分析的基础上,已将不育基因、恢复基因通过常规杂交方法转入了现有的主要推广品种中,并开始组合选配;四川棉花研究所历经“六五”、“七五”、“八五”和“九五”,在核不育的三系利用方面,即“核不育二级法”研究和利用取得重大突破,选出了第一个增产幅度较大的组合 H55;湖南省棉花研究所、西南农业大学在利用柱头异常材料方面也做了大量工作;华中农业大学从国外引进了胞质不育新材料,经试验表明,该材料雄性完全不育,二代可育,有利用前景,目前正在进一步研究和转育中;中国农科院棉花研究所培育了抗虫双隐性核不育系(*ms₅ms₅ms₆ms₆*)中抗 A,该材料可望实现利用昆虫传粉,真正达到简化制种的目的。目前,我国的棉花杂种优势研究和利用受到了广泛的重视,得到了国家“九五”育种攻关、国家自然科学基金、农业部发展棉花生产专项资金及中华农业科教基金的资助。相信在不久的将来,棉花杂种优势在组合选配及制种方法上均会有重大突破。

南京农业大学和中国农科院棉花研究所在棉花杂种优势利用方面做了大量的工作,南京农业大学在芽黄指示性状和不育系材料的收集、整理和改造上做了大量的工作;中国农科院棉花研究所在抗虫亲本材料转育和抗虫杂交棉利用上走在前列。本书是他们在大量研究工作基础上合作编写的,是他们研究工作的总结和对整个杂交棉研究的回顾和展望;本书也是高校和科研单位合作的结晶和典范。本书的出版,必将对我国棉花杂种优势的研究和利用起到推动作用。

中国棉花学会理事长

前　　言

杂种优势是生物界的一种普遍现象,是提高农作物产量、改进品质、增加抗病虫性的有效途径。世界各国都非常重视农作物杂种优势的研究和利用。我国已成功地大面积利用水稻、玉米、油菜等多种农作物的杂种优势,对提高我国粮、油产量起了很大的作用。

棉花是世界上最重要的经济作物,早在 1894 年,Mell 就报道了陆地棉与海岛棉种间杂种一代有明显的杂种优势。随后大量的研究都证实了陆地棉和海岛棉、亚洲棉和非洲棉种间杂种以及陆地棉品种间杂种的产量、品质、抗性都存在有杂种优势。美国是最早大规模开展棉花杂种优势利用研究的国家,其中尤以 50 年代 Eaton(1957)发现杀雄配子剂。70 年代 Meyer(1974)培育出哈克尼西棉胞质雄性不育系这两段时间的研究达到高峰。70 年代,印度 Patel 博士最早成功地选育出杂种棉 4 号,并在生产上大规模加以利用。大规模以杂交棉取代常规棉品种是 70 年代,印度棉花产量显著提高、品质明显改进的主要原因之一。与此同时,中国四川省仪陇县棉花原种场在洞庭 1 号品种中发现洞 A 核雄性不育系后,用它或它的衍生不育系筛选出 10 多个杂种棉组合,在四川省广泛栽种。中国农科院棉花研究所通过配合力测定,在大量筛选组合的基础上,获得了 F₂ 代仍有竞争优势的陆地棉品种间杂交组合中杂 019 和中杂 028。中杂 028,现名为中棉所 28 号,自 1991 年开始,每年种植 120 万亩以上。目前在世界主要产棉国中,印度和中国是大面积栽种杂种棉的国家。

南京农业大学棉花遗传育种研究室和中国农科院棉花研究所是国内开展棉花杂种优势的研究和利用较多的 2 个单位。前者在 80 年代对以芽黄作为指示性状生产杂种棉种子的技术体系开展了广泛研究。研究成果《陆地棉芽黄突变体的遗传鉴定及其在生产上利用》1990 年获农业部科技进步二等奖。从 80 年代以来,又从国内外收集棉花的雄性不育种质,对雄性不育杂种优势利用的理论及制种技术开展了多方面的研究,筛选出的杂种棉组合在生产上推广了一定的面积。“棉花雄性不育种质的收集、研究和利用”科研成果 1996 年又获农业部科技进步二等奖。中国农科院棉花研究所从 70 年代即广泛开展了人工去雄授粉生产杂种棉组合的研究。尤其在 80 年代,在配合力研究的基础上,对棉花 F₂ 代杂种优势利用的价值,遗传机制进行了深入广泛的研究,选育出中棉所 28(原名中杂 028)杂种棉组合以及种子生技术体系。最近又选育抗棉铃虫的中棉所 29 杂种棉组合(原名中抗杂 RH-1)。它很好地将抗虫性与丰产性结合于一体,是国内外第一个通过审定,允许大面积推广的抗虫杂交棉组合。新近培育的抗虫双隐性($ms_5 ms_6$)核雄性不育系,可望在利用昆虫传粉生产杂种棉种子的制种技术上有一突破。湖南棉花研究所利用人工去雄授粉法生产杂交制种子为技术体系培育了湘杂棉 1、2 号组合,并在湖南省大面积推广。

实践证明,杂种优势利用是提高棉花的产量、改进品质的有效手段,尽管国内外开展棉花杂种优势利用的单位很多,但是直到现在还没有一本有关总结棉花杂种棉选育的理论与实践的专著问世。为了便于棉花育种工作者更好地利用棉花杂种优势,南京农业大

学、中国农科院棉花研究所及湖南棉花研究所 3 个单位在总结我们研究结果的基础上,借阅了国内外的一些参考文献,合作编写了《杂种棉选育的理论与实践》。希望它能对我国棉花的科研和教学工作有所帮助。

参与编写该书的有南京农业大学的潘家驹、唐灿明、郭旺珍、袁有禄、张天真;中国农科院棉花研究所邢朝柱、张宝红、郭立平、靖深蓉。本专著大部分资料是我们自己研究的结果。由于时间匆忙、水平的限制,谬误之处在所难免,敬请读者多提宝贵意见。

南京农业大学、中国农科院棉花研究所及湖南棉花研究所 3 个单位“杂种棉选育的理论与实践”研究项目从“七五”起先后获得了国家攻关,国家自然科学基金,国家发展棉花生产专项基金,中华农业科教基金以及江苏省“八五”、“九五”攻关,自然科学基金的资助。特此致谢!

目 录

序

前言

第一章 杂种优势的表现及利用概况	潘家驹	(1)
第一节 杂种优势的概念、度量和发展简史		(1)
一、杂种优势的概念		(1)
二、杂种优势的度量		(2)
三、杂种优势表现的特点		(2)
四、杂种优势利用的简史		(3)
第二节 棉花杂种优势的表现		(4)
一、陆地棉品种间杂种优势的表现		(4)
二、陆地棉、海岛棉种间杂种优势的表现		(5)
三、棉属其它不同染色体组种间杂种优势的表现		(6)
第三节 棉花杂种优势的利用		(6)
一、棉花杂种优势利用的简史		(6)
二、棉花杂种优势利用概况		(6)
三、利用棉花杂种优势的关键		(7)
第二章 杂种优势利用的原理	袁有禄	(10)
第一节 杂种优势利用的遗传学基础		(10)
一、杂种优势形成的遗传学解释		(10)
二、杂种棉主要经济性状的遗传		(18)
三、杂种棉的抗性遗传		(19)
第二节 杂种优势形成的生理学基础		(20)
一、杂种棉的生长优势和物质积累优势		(20)
二、杂种棉的物质运转优势		(21)
第三节 杂种优势表现的预测		(22)
一、杂种优势与线粒体互补		(23)
二、杂种优势与叶绿体互补		(24)
三、杂种优势与匀浆互补		(25)
四、杂种优势与同工酶		(25)
五、杂种优势与遗传距离		(27)
六、杂种优势与 DNA 分子标记		(28)
七、杂种优势与 mRNA 差异显示		(31)
第三章 棉花的杂交及人工去雄授粉制种	邢朝柱 张宝红 靖深蓉	(35)
第一节 棉花的生殖系统及其生物学特性		(35)
一、花芽分化与蕾的发育		(35)
二、棉花的花器结构与开花习性		(37)
三、棉花的授粉与受精		(41)

第二节 棉花的杂交和自交	(42)
一、棉花的杂交	(42)
二、棉花的自交	(44)
第三节 人工制种及杂种的二代利用	(45)
一、人工制种技术和方法	(45)
二、其它人工去雄杂交制种技术	(51)
三、杂种棉的二代利用	(54)
第四节 人工制种经济效益分析	(61)
一、与良繁体系的比较	(61)
二、推广使用杂种棉的效益分析	(61)
第四章 雄性不育杂种棉的选育及利用	张天真 金林(64)
第一节 雄性不育系的表现及类型	(64)
一、雄性不育系的类型	(64)
二、雄性不育系的表现	(66)
第二节 雄性不育发生的遗传学基础	(66)
一、核雄性不育与胞质不育的鉴别	(67)
二、显性核不育与隐性核不育的鉴别	(67)
三、洞A核雄性不育完全保持的遗传学基础	(71)
四、81A芽黄性状完全标记的GMS系的遗传基础	(75)
五、胞质雄性不育系育性恢复的遗传	(77)
第三节 雄性不育发生的细胞学和生理生化基础	(79)
一、雄性不育发生的细胞学基础	(79)
二、雄性不育发生的生理生化基础	(81)
第四节 核雄性不育系的培育及杂种棉种子的生产	(84)
一、核雄性不育系的培育	(84)
二、核雄性不育系杂种棉种子的生产	(86)
第五节 胞质雄性不育系的培育及三系杂种棉种子的生产	(89)
一、胞质雄性不育系的培育	(89)
二、恢复系的选育	(93)
三、胞质不育杂交棉种子的生产	(95)
第六节 雄性不育杂种棉的选育	(98)
一、育种目标的确定	(98)
二、杂种棉的筛选与评估	(98)
第五章 化学杀雄	张天真 郭旺珍(103)
第一节 化学杀雄研究概况	(103)
第二节 化学杀雄剂的杀雄效果	(104)
一、FW450	(104)
二、TD1123	(105)
三、其它	(107)
第三节 化学杀雄的制种技术	(109)
一、杀雄配子剂的选择	(109)
二、使用方法	(109)
三、化学杀雄的制种技术	(110)

第六章 异交及指示性状的利用	唐灿明(112)
第一节 棉花的天然异交率及其测定方法	(112)
一、天然异交率的变异	(112)
二、天然异交率的测定	(114)
第二节 棉花指示性状杂种棉的选育	(115)
一、基本原理	(115)
二、芽黄标记性状	(119)
三、无腺体标记性状	(122)
四、光籽指示性状的利用	(123)
五、其它指示性状	(127)
第七章 双列杂交设计分析与杂种棉选育	袁有禄 靖深蓉(130)
第一节 双列杂交设计分析	(130)
一、双列杂交设计的类型	(130)
二、双列杂交设计的分析方法	(131)
第二节 范例	(143)
一、材料与方法	(143)
二、结果与分析	(144)
第三节 杂种棉的选育	(157)
一、亲本的选配	(157)
二、组合的选配	(159)
第八章 杂种棉的栽培	郭立平(163)
第一节 杂种棉的生长发育	(163)
一、杂种棉的生育期	(163)
二、杂种棉的营养生长	(164)
三、杂种棉的生殖生长	(169)
第二节 杂种棉对环境条件的要求	(172)
一、温度	(172)
二、光照	(172)
三、水分	(173)
四、矿质元素	(173)
五、土壤	(174)
第三节 杂种棉高产栽培措施	(174)
一、播种	(175)
二、种植密度	(175)
三、水肥管理	(176)
四、缩节胺(DPC)调控与去早蕾	(177)
五、病虫害防治	(178)

附件:杂交棉人工去雄制种操作规程(湖南省技术监督局)

第一章 杂种优势的表现及利用概况

第一节 杂种优势的概念、度量和发展简史

一、杂种优势的概念

杂种优势(heterosis)是生物界的一种普遍现象,指两个具有不同性状的亲本杂交而产生的杂种,在生活力、生长势、繁殖力、适应性以及产量、品质、对不良环境因素的抗性等性状方面超过其双亲的现象。

我国早在1400多年前,后魏贾思勰著的《齐民要术》中就记载了雌马雄驴杂交产生骡的事实,骡具有比双亲都更强壮而富有耐力的身躯,实为人类历史上最早利用杂种优势的先例。德国学者Kölreuter于1761~1766年培育烟草种间杂种,并提出种烟草杂交种的建议。达尔文(1877)考察了玉米等作物的杂种优势现象后,提出了异花授粉有利和自花授粉有害的观点。Shull首次提出了“杂种优势”这一术语。孟德尔(1865)从事豌豆杂交试验,也观察到杂种优势现象,并首先提出了杂种活力(hybrid vigor)这个术语。其实,在植物中,特别是被子植物,一直存在所谓自交不亲和性现象,自交不亲和性是为了实现异花受精和遗传重组而形成的一种精密的繁殖体系。异花授粉是植物进化的高级形态。植物在长期的进化过程中,形成了各种有利于异花授粉的机制,自交不亲和性就是其中最为有效的一种,并且被认为是被子植物进化迅速的主要原因之一。自交不亲和性除了在被子植物繁殖生物学上的意义外,在有些作物的杂种优势利用等方面还有其重要的理论和实践意义。

孟德尔(1865)和Shull(1908)研究了作物的杂种和其亲本的性状以后,分别提出了杂种活力和杂种优势这两个名词,用来概括杂种各种性状的提高是由于双亲配子的结合所产生的遗传成分的差异相互作用的结果。但杂种活力着重在表型的表达,而杂种优势着重遗传基础的表现。目前大多数遗传育种工作者都把这两个名词看成同义语,原来两者的区别已经不太明显了,而更多地采用杂种优势这一名词。

杂种优势是指杂交种(F_1)表现的某些性状或综合性状超越其亲本品种(系)的相应性状的现象。杂种优势的表现是多方面的。在作物育种方面,主要指以产量性状为主的育种目标性状方面,杂交种具有明显的优越性,超过其亲本的相应性状。例如,在营养生长方面表现出苗势旺、植株生长势强、枝叶繁茂、营养体积增大、结实性增强、果实与籽粒产量提高;在品质性状方面,表现出某些有效成分含量提高、熟期一致、产品外观品质和整齐度提高;在生理功能方面,表现出适应性增强、抗病虫性增强、对不良环境耐力增强、光合能力提高和有效光合期延长等。当利用作物杂种优势时,可以偏重某一方面。例如,蔬菜作物,以利用营养体的产量优势为主,粮食作物则以利用籽粒产量优势为主,纤维作物以利用纤维产量优势为主,但同时也不能忽视它们在品质方面和生理功能方面的优势表现。

二、杂种优势的度量

通常用下列方法测量杂种优势的强弱：

中亲优势(midparent heterosis) 指杂交种(F_1)的产量或某一数量性状的平均值与双亲相应性状平均值差数的比率。计算公式为：

$$\text{中亲优势(\%)} = \frac{F_1 - (P_1 + P_2)/2}{(P_1 + P_2)/2} \times 100$$

超亲优势(over parent heterosis) 指杂交种(F_1)的产量或某一数量性状的平均值与高值亲本(HP)相应性状平均值差数的比率,计算公式为：

$$\text{超亲优势(\%)} = \frac{F_1 - HP}{HP} \times 100$$

超标优势(over standard heterosis) 指杂交种的产量或某一数量性状的平均值与当地推广品种(CK)相应性状平均值差数的比率,也有称之为竞争优势或对照优势的,计算公式为：

$$\text{超标优势(\%)} = \frac{F_1 - CK}{CK} \times 100$$

这里所说的推广品种指该品种的原种或具有该品种典型性状的群体。如果将杂种与大田种植的已在某种程度上混杂退化品种相比较,不能对杂种的超标优势作出正确评价。上述三种度量杂种优势的方法中,从生产角度看,只有具有一定超标优势的,在生产上才有利用价值。

三、杂种优势表现的特点

杂种优势是生物界的普遍现象,也是十分复杂的现象,因为它的表现受亲本基因互作以及与环境条件互作的影响,因而是十分复杂的。杂种优势的表现有如下特点：

复杂性 由于杂交的组合不同,或者性状不同,杂种优势表现复杂多样性。比如说,从组合来看,自交系间杂交组合的杂种优势经常强于自由授粉品种间杂交组合的杂种优势,不同自交系组合间的杂种优势也有很大差异。再从性状看,在一些综合性状上往往表现较强的杂种优势,在一些单一性状上,杂种优势相对较低。如果是品质性状,杂种优势表现更为复杂,无论不同组合或不同性状,杂种优势的表现都有相当大的差异。

杂种优势的表现和亲本之间性状的差异以及亲本性状纯度有密切关系。凡是双亲的亲缘关系、生态类型、地理距离和性状上差异比较大的,或者某些性状上可以互补的,它们的杂种优势表现往往比较强;与此相反,杂种优势表现较弱。例如,同一生态类型的高粱品种之间的杂交种,或者同一生态类型的玉米地方品种之间的杂交种,它们所表现的杂种优势都不强。与此相反,不同生态型的品种间的杂交高粱,或大多数中国玉米品种(自交系)与美国玉米品种(自交系)之间的杂交种都表现较强的杂种优势。如果双亲性状之间

能相互补偿,它们之间的杂种 F_1 也能表现较明显的杂种优势。例如穗长而籽粒行数较少的玉米自交系和果穗较粗而籽粒行数较多的玉米自交系间杂交的 F_1 ,常常表现出大果穗、多行、多籽粒的杂种优势。

在双亲的亲缘关系和性状有一定差异的前提下,双亲基因型的纯度愈高, F_1 的杂种优势也愈明显。因为纯度高的亲本,产生的配子都是同质的,杂交所得的 F_1 是高度一致的杂合基因型,每一个体都能表现较强的杂种优势,而整个群体又是整齐一致的。如果双亲品种的纯度不高,基因型是杂合的,杂交所得的 F_1 群体,就势必发生分离,产生多种基因型的配子, F_1 是多种杂合基因型的混合群体,杂种优势和植株整齐度都会减低。例如,玉米品种间杂交种的杂种优势明显低于自交系间的杂交种。即使同一杂交组合,用纯度高的亲本配制的 F_1 ,它的杂种优势也明显地高于用纯度低的亲本所配制的 F_1 所表现的优势。又如棉花品种间,中棉所 7 号 \times 岱字棉 16 号两亲本均为原种和两亲本均为一般种子其后代的杂种优势,前者比后者高 10%。因此,异花授粉作物和常异花授粉作物当利用其杂种优势时,要首先选育自交系和纯合的品种。在繁殖亲本和制种时,必须采用严格的隔离保纯措施。

F_2 及以后世代杂种优势的衰退(depression of heterosis) F_1 群体所以能表现强杂种优势,是基于 F_1 群体基因型的高度杂合性和表现型的整齐一致性。 F_2 由于基因分离,群体中会出现多种基因型个体,既有杂合基因型个体,也有纯合基因型个体,个体间性状会发生分离。现以一对等位基因为例加以说明, $P_1(aa) \times P_2(AA) \rightarrow F_1(Aa)$, F_1 全部个体都是 Aa ,表现强杂种优势而且性状整齐一致。 F_2 群体中,基因型分离为三种: $1/4AA:1/2Aa:1/4aa$,纯合和杂合基因型各占一半,但只有杂合基因型个体表现杂种优势,纯合基因型个体的性状趋向双亲,不表现杂种优势。杂种优势和性状整齐度在 F_2 群体中比 F_1 群体明显下降。因此,生产上一般只利用 F_1 的杂种优势, F_2 不宜继续利用。又例如具有两对杂合基因位点的基因型 $AaBb$,它的 F_2 群体具有 9 种基因型,包括 4 种纯合基因型 $AABB, aaBB, AAbb, aabb$,各占 $1/16$,也就是一共有 $1/4$ 的双纯合基因型个体。其余的基因型都是杂合体,其中双杂合体($AaBb$)占 $1/4$;单杂合体($AABb, AaBB, aaBb, Aabb$)占 $2/4$ 。由上述分析可以看出, F_1 基因型的有关的杂合位点越多,则 F_2 群体中的纯合体越少,杂种优势的衰退也比较缓慢。

F_2 以后世代杂种优势的变化,则因作物授粉方式不同而有差异。 F_2 群体内自由授粉,如不经过选择和不发生遗传漂移,该群体的基因频率和基因型频率不至于发生改变,则 F_3 基本保持 F_2 的优势水平。但如果进行自交,或者是自花授粉作物,则后代基因型中的纯合体将逐代增加,杂合体将逐代减少,杂种优势将随自交代数的增加而不断下降,直至分离出许多纯合体。

四、杂种优势利用的简史

我国早在 1400 多年前,就有马和驴杂交产生骡的记载,这是人类最早利用杂种优势的实例。欧洲在产业革命之后,开始了作物杂种优势利用的研究,例如德国的 K olreuter 在 1761~1766 年育成烟草种间杂种,并提出利用烟草杂种的建议。孟德尔(1865)和达尔文(1877)先后观察到豌豆、玉米的杂种优势,并都提出了有关杂种优势的理论观点。其

后,许多学者对玉米进行大量研究,玉米终于成为生产上大规模利用杂种优势的第一个代表性作物。

玉米杂交种广泛成功应用,对作物杂种优势利用的研究起了推动和促进作用。Stephens(1954)报道了高粱利用雄性不育系配制杂交种在生产上利用。到50年代后期,美国基本上普及高粱杂交种,开创了常异花授粉作物利用杂种优势的先例。

我国从本世纪30年代开始对玉米杂种优势利用的研究,50年代推广品种间杂交种,60年代推广双交种,70年代推广单交种。我国于50年代后期,开始研究杂交高粱,60年代后期育成并推广了一批高粱杂交种。现在高粱杂交种和玉米杂交种一样已经普及,占总种植面积的70%~80%。我国杂交水稻的研究始于1964年,70年代完成了籼型和粳型水稻的三系配套,并开始推广种植杂交水稻,到1990年杂交水稻种植面积占全国水稻面积的一半。我国杂交水稻大面积推广种植,开创了自花授粉作物杂种优势利用的先例,处于国际领先地位。我国杂交小麦的研究始于1965年,已选育出一批强优势组合,正在进一步试验和试种。我国油菜杂种优势利用的研究始于60年代中期,已育成若干优良杂交组合进行示范推广,在国际上处于领先地位。我国对棉花杂种优势利用也进行了大量的研究,在手工配制的杂交组合投入生产以外,四川省利用核不育系配制的棉花杂交种也已在生产上利用,其余各省如河北、河南、山东、江苏等也普遍利用雄性不育性配制杂交种,正在进行试验、试种和示范推广中。另外还普遍开展利用标记性状、雌雄蕊异熟或柱头外露等性状进行人工制种,简化手续,提高工效,有关研究正在进行中。除上述大田作物外,蔬菜作物如番茄、茄子、黄瓜、南瓜、白菜、菠菜、马铃薯、辣椒等,无论在我国还是其它国家也多已利用或即将利用其杂种优势。

利用作物杂种优势可以大幅度提高其产量、品质及抗逆性,具有极大的经济效益和社会效益。随着科学技术的日益发展,亲本选配和制种技术的改进和提高,作物杂种优势的利用必将发挥其更大的作用。

第二节 棉花杂种优势的表现

一、陆地棉品种间杂种优势的表现

棉花杂种优势表现在产量、品质生长发育、生理生化等不同性状上。Meredith(1984)综合了美国多位学者关于棉花杂种优势利用的结果,发现棉花品种间杂种的产量中亲优势最大,平均为18.0%,其次是结铃数13.5%、铃重8.3%,单铃种子数4.7%,衣指4.2,籽指3.4%,衣分1.5%,纤维品质除绒长外,纤维强度和细度优势很小。但这一结果反映的是陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)品种间杂种优势的一般情况,不同的试验,由于采用材料的不同,会得出不同的结果。

Ayers(1938)首先报道陆地棉品种间杂种表现明显的杂种优势。他发现2个杂交亲本的单株平均产量为84.41克和79.93克,而它们的杂种单株产量达151.58克(资料引自Loden & Richmond 1951)。Kime和Tilley(1947)通过珂字棉、斯字棉、岱字棉11A的4个选系,配制了6个F₁、F₂杂种,进行连续3年的产量比较试验,发现有些杂种棉组合有明显的杂种优势。F₁优势明显的组合,F₂不一定就有优势,并首次提出亲缘关系较远的

亲本杂交, F_1 组合产生较大优势的可能性也较大。Simpson(1948)也对棉花的杂种优势进行了有重要意义的工作。他不仅证实了棉花品种间杂交一些性状优势确实存在, 并且也证实了 F_2 代仍有明显的杂种优势。Turner 是第一个大规模配置杂种棉组合的人, 1946 年他共配了 492 个组合, 他首次选用当时最好的商品品种作为对照。在他的 492 个组合中, 共选出了 14 个杂种优势明显的组合, 他们的对照优势为 18%~44%。

London 和 Richmond(1951)总结本世纪前 50 年代棉花杂种优势利用问题时指出, 陆地棉和海岛棉(*G. barbadense* L.)种间杂种一代无论在产量或品质上均有明显优势, 而陆地棉品种间杂种优势表现不规则。近 20 多年以来, 陆地棉品种间杂种优势研究增多。Davis(1978)在杂种棉研究利用的综述中, 提到来自印度的报道, F_1 杂种产量高于生产上应用的品种(对照)138%, 这是所有报道棉花品种间杂种优势增产幅度最高的一例。其它一些作者报道优良组合产量优势均在 15%~17% 水平。中国 70 年代以来对陆地棉品种间杂种优势进行了广泛研究, 结果表明 F_1 一般比生产上应用的品种可增产 15% 左右, 如果组合选配得当, 还有增产潜力。1976 年河南省 125 个点次的对比试验中, 有 105 个点次(占 84%)比生产上应用的品种(对照)增产, 平均增产 30.9%。1980 年四川南充地区有 10 万亩^①杂交棉, 在遭受严重涝灾的情况下, 平均亩产皮棉 51.5 公斤, 比全地区平均亩产高近一倍。南京农业大学棉花遗传育种研究室从 1984 年起广泛开展了以芽黄、无腺体等指示性状为手段的棉花杂种优势利用的研究。几轮研究的结果与国外的一致, 棉花品种间杂种的产量有明显的中亲优势, 产量优势最高, 产生的主要原因是由于铃数的增加和单铃重的提高, 衣分的优势不明显。

二、陆地棉、海岛棉种间杂种优势的表现

1894 年 Mell 发表了第一篇关于陆地棉与海岛棉种间杂种一代表现生长优势的研究报告。随后 Ball(1908, 1919)进一步证明海陆杂种在株高、开花期、果节数等农艺性状、纤维长度、种子大小等品质性状都具有明显的杂种优势(London & Richmond 1951)。浙江农业大学(1974a,b)用 7 个陆地棉和 7 个海岛棉品种, 配置了 14 个陆地棉、海岛棉杂交组合, 其 F_1 的籽棉产量平均为陆地棉亲本的 121.9%, 为海岛棉亲本的 225.9%。但是, 由于陆海杂种普遍表现籽指大(平均为 14.4 克), 衣分低(平均为 30.7%), 14 个组合的杂种一代皮棉产量没有超过推广品种岱字棉 15 原种的, 平均产量为岱字棉 15 的 80%。陆、海杂种一代的生育期一般介于两个亲本之间, 具有一定的早熟优势。纤维强度略高于陆地棉亲本, 远不及海岛棉亲本。

另据华兴鼐(1963)报道, 采用 59 个海陆杂交组合, F_1 在江苏常熟、江浦等地试种, F_1 生育特性一般介于双亲之间, 不同程度地偏向海岛棉亲本, 也有超过双亲的, 如出苗期早于双亲。株高、果枝数、果节数、结铃数及子指等均超过双亲。明显表现生长势旺。成熟期比海岛棉亲本早而比陆地棉亲本迟。 F_1 的产量一般接近或稍低于陆地棉亲本, 而明显高于海岛棉亲本, 高产组合(彭泽一号 \times 长绒 4923) F_1 , 三年平均亩产皮棉 53.75 公斤, 相当于陆地棉产量的 82.2%, 相当于海岛棉产量的 172.7%。 F_1 的纤维品质, 无论长度、细

① 1 亩 = 667 平方米

度、强度远超过陆地棉品种，并有不同程度地超过海岛棉。好的组合，绒长 40 毫米，单纤维强度 4.5 克以上，细度 7500 米/克，断裂长度 35 千米，并试制成大胎帘子布和 150 支以上细纱等成品，均符合标准。

三、棉属其它不同染色体组种间杂种优势的表现

奚元龄(1936)研究证明亚洲棉(*G. arboreum* L.)不同生态型的品种间杂种一代的植株高度、衣指、单铃子棉重、单铃种子重及纤维长度等性状都表现显著或微弱的杂种优势。印度除陆海杂种外，还培育了非洲棉(*G. herbaceum* L.)和亚洲棉二倍体种间杂种 G. Cot D157, G. Cot. D19 在旱地种植，表现一定杂种优势。

第三节 棉花杂种优势的利用

一、棉花杂种优势利用的简史

杂种优势是生物界的普遍现象，而棉花是世界上最重要的经济作物，目前已有很多关于杂种棉选育的理论和实践的报道，并且已在生产上大规模地加以利用。美国是最早大规模开展棉花杂种优势的研究和利用的国家，其中尤以 50 年代 Eaton(1957)发现杀配子剂，70 年代 Meyer(1974)培育出哈克尼西棉(*G. harknessii*)胞质雄性不育系这两段时间的研究达到高峰。在 70 年代印度 Gujarat 农业大学的 Patel 博士最早选育出杂种棉 4 号，并在生产上大规模地加以应用。与此同时，中国四川省仪陇县棉花原种场在洞庭 1 号品种中发现洞 A 核雄性不育系后，用它或它的衍生不育系筛选出 10 多个杂种棉组合，在四川省广泛栽种(张天真和靖深蓉 1998)。目前在世界上主要产棉花的国家中，只有印度和中国是大面积栽种杂种棉的两个国家。

二、棉花杂种优势利用概况

Meyer(1969), Davis(1978), Meredith(1984)综述了美国各个时期进行棉花杂种优势利用的概况，目前棉花品种间杂种优势的利用还没有在美国得到有效利用。

印度对高产优质杂种棉的探索研究始于 40 年代末，50 年代初鉴定出几个棉花杂交种为 Co. 2 × S. I. V. 135B.C., B.C. 18 × S. I. V135 等。但由于在田间的生产性能不稳定，生产出有棉结的棉纱以及制种困难等原因而放弃。Patel 博士与 Surat 试验站的同事，在对 1000 个陆地棉品种间杂交种的配合力进行长期研究后，于 1964 年获得了显著成就，培育了著名的杂种 4 号，它是一个优良的 Gujarat 品种 G-67 和一个来自美国的外来品种无蜜腺棉杂交而成。这个杂种的优点是有很强的结铃力，它还具有纺 50 支纱的良好纺纱价值。这是印度也是全世界杂交棉花时代的先驱。在杂交棉 4 号培育后不久，另一个同样出色的杂交棉 Varalaxmi 在 Karnataka 邦发放。它是一个种间杂种，其亲本是适应性广的陆地棉品种 Laxmis 和由前苏联材料培育而来的海岛棉类型品系 SB289-E。它与“杂交棉 4 号”一样丰产，但品质较好，能纺 70~80 支。后来又有其它的杂交棉组合发放。大规模

地以杂交棉取代常规品种是 70 年代棉花产量显著提高、品质显著改进的主要原因之一。杂种棉种植面积占到 28.2%，而它的产量却占到全印度棉花总产量的 45% (Paroda & Basu 1990)。

中国在本世纪 30 年代已有关于棉花杂种优势的研究。50 年代后期研究了陆地棉与海岛棉杂种优势的利用问题，配制的一些杂交组合曾在江苏、浙江、上海等省(市)试种。但由于组合不够理想，杂种纤维整齐度较低，纤维强度低于海岛棉，不孕子率高等原因未在生产上大面积应用。陆地棉品种间杂种优势利用的研究在中国始于 50 年代，到 1972 年以后进一步开展制种方法的研究，并筛选有优势的杂交组合。1982 年用手工去雄杂交制种的杂种棉面积达 5 万亩左右。1984 年四川省利用核不育基因控制的洞 A 雄性不育系制种，其杂交种年种植面积达到 40~50 万亩，获得较显著的增产效果和经济效益。

三、利用棉花杂种优势的关键

要有效地利用棉花的杂种优势，必须注意下列各个环节。

(一) 选配杂交组合

棉花不同亲本和组合的杂交种所表现的杂种优势，其范围和程度常有不同。因此，选配优良亲本，配制高优势组合是棉花杂种优势利用的关键。一般认为选择双方都具有优良的农艺和经济性状，而且优缺点可以互补，或地理生态条件差异较大的亲本材料进行杂交，其杂种一代常可获得较高的优势。选配组合同时注意，应选用当地的优良推广品种作为亲本之一，不但对本地环境条件的适应性较好，且有利于杂交制种。选配杂交组合的较可靠的方法是利用双列杂交制种法，进行亲本配合力的测定。在一般配合力好的基础上，筛选出特殊配合力高的组合，则其杂种优势明显，生产应用价值大。此外，各地筛选的高优势组合应该进行联合比较试验和区域试验，以鉴定其高产优势性能和地域的适应性。

(二) 制种方法

在棉花杂种优势利用中，至今仍然缺乏高效率、低成本、较完善的生产杂种种子的方法。这是限制棉花杂种优势广泛利用的一个重要因素。目前应用和进一步研究中的制种方法有下列几种：

1. 手工去雄杂交

用手工除去母本花朵中的雄蕊，然后授以父本花粉，以产生杂种种子。棉花花器大，手工去雄比较容易，一人一天约可生产 0.5 公斤杂交种子。据中国农业科学院棉花研究所(1960)介绍，生产一亩棉田点播用的杂交种子，约需 3 个工，而杂交种子一般可增产 20% 上下。为了节约利用杂交种子，可配合营养体育苗移栽，适当扩大杂种植植的行距和株距，这个方法的缺点是费工，难以大量产生杂交种子，只适用于劳动力较多的地区。近年来为了提高手工杂交的工效，采用雌雄蕊异熟系，或提前授粉并在母本柱头上套麦管以防自花授粉，以便减免人工去雄而获得杂交种子的方法，正在研究试验中。

2. 应用指示性状制种

以苗期具有隐性性状的品种作为母本，以具有显性性状的父本品种进行杂交，杂种一

代根据苗期隐性性状的有无,识别真假杂种,可省去人工去雄手续。这样的隐性性状称为指示性状,目前试用过的指示性状有苗期无色素、芽黄、子叶基无红斑等。据华兴鼐(1963)报道,利用具有隐性指示性状(如芽黄)的品种作为母本,进行不去雄杂交,嫁采用人工辅助授粉,杂交率最高达70%,每个工可制种3~4公斤,如每亩播种量按2公斤计,只化半个工,认为此种制种技术简而易行。南京农业大学棉花遗传育种研究室对芽黄突变体开展了广泛的遗传与杂种优势利用的研究。迄今已经经过遗传鉴定的隐性芽黄非等位基因多达22种($v_1 \cdots v_{22}$),其中多数芽黄基因品系对棉花经济性状有一定的不利影响,而且和父本品种的配合力低,优势不明显,少数芽黄基因则无此种影响,因而选用具有指示性状的品系作为杂交亲本之前,必须进行严格的筛选和鉴定(详细结果见第六章)。也有用显性指示性状亲本作为父本进行杂交制种的,同样须注意指示性状亲本的选择与应用。如据刘建平和宋建中(1995)介绍,选用显性无腺体指示性状亲本所配组合,其F₁产量优势明显;用红叶显性指示性状亲本所配组合,未发现产量有竞争优势,且纤维品质也不理想。

3. 化学杀雄

用化学药剂杀死雄配子,而不影响雌配子的正常受精结铃,以免去手工去雄手续,降低杂种棉种子的生产成本。在棉株上曾经试用过的有二氯丙酸、二氯酸钠(又称茅草枯)、二氯异丁酸、二氯乙酸、顺丁烯二酸、青鲜素(简称MH30)、二氯异丁酸钠(又称232或FW-450)等药剂。这些化学药剂都有不同程度地杀死雄配子的效果,表现花药干瘪不开裂,花粉粒死亡。用适当浓度的水溶液在现蕾初期喷洒棉株,开花初期可再喷一次。开花的花朵不必去雄,只需手工授以父本花粉。由于药剂杀雄效果不够稳定一致,准确用药量较难掌握,常常引起药害,且受地区和气候条件的影响较大,故迄今未能在生产上有效应用。

4. 二系法

利用核不育基因控制的雄性不育系制种,四川省仪陇县棉花原种场选育的洞A核雄性不育系的不育性就是受一对隐性核基因控制的,表现整株不育,不育性稳定。以正常的可育姊妹株与其杂交,杂种一代将出现不育株和可育株各一半。不育株用作不育系,可育株用作保持系,则可一系两用,不需要再选育保持系。因此,这种制种方法称为二系法,或一系两用法。供生产用的F₁种子则以正常可育父本品种的花粉给不育系授粉而产生。四川省利用洞A雄性不育系配制了川杂1号、2号、3号等多个优良杂交组合,其中川杂4号种植面积最大,经多年试验,杂交种比当地原推广品种的原种增产皮棉10%~20%。两系法不足之处是在制种田开花时鉴定花粉育性后,要拔除约占50%的可育株,不育株虽可免去手工去雄,但仍需进行手工授粉杂交。

5. 三系法

就是利用雄性不育系、保持系和恢复系“三系配套”的方法制种。美国Meyer(1974)育成了具有野生二倍体哈尼西棉细胞质的雄性不育系的育性稳定,并有较好的农艺性状。一般陆地棉品种都可以作为它的保持系。同时也育成了相应的恢复系DES-HAF277、DES-HAF16。这两个恢复系育性恢复能力不强,因此与不育系杂交产生的杂种一代的育性恢复程度变幅很大,正在进一步研究提高恢复系的育性恢复能力;另外,在利用三系制种时,传粉媒介问题也尚未完全解决。