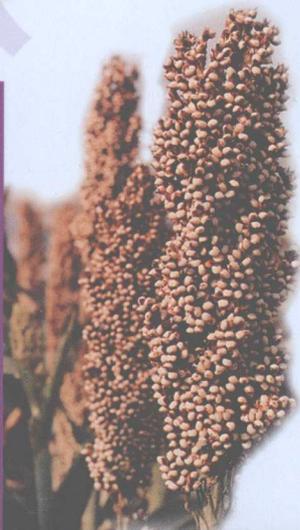


高粱葡萄 多倍体的研究

罗耀武 著



 中国农业出版社



高粱、葡萄

多倍体的研究

罗耀武 著

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

高粱、葡萄多倍体的研究 / 罗耀武著. —北京: 中国农业出版社, 2006.6

ISBN 7-109-10846-5

I. 高... II. 罗... III. ①高粱—多倍体育种—研究②葡萄—多倍体育种—研究 IV. ① S514.035.2 ② S663.103.52

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2006) 第 034916 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 刘爱芳

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2006 年 9 月第 1 版 2006 年 9 月北京第 1 次印刷

开本: 889mm × 1194mm 1/32 印张: 2.5

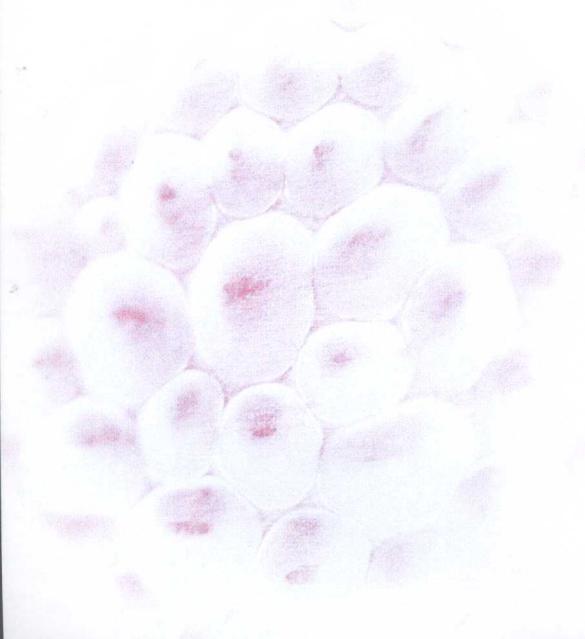
字数: 87 千字

定价: 20.00 元

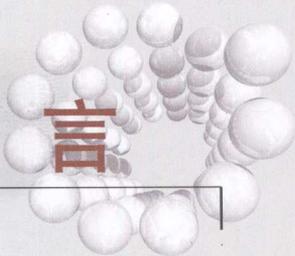
(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

作者简介

罗耀武，1957年山西农业大学毕业，1962年河北农业大学研究生毕业，现任河北农业大学教授，曾任中国遗传学会理事，中国葡萄学会理事，被评为中青年国家有突出贡献专家，河北省优秀专家，曾获1987年度国家自然科学基金。



前 言



本书概述了我校多年来进行的高粱、葡萄等方面的多倍体育种的过程、成果、经验和体会。近年来国内外在同源多倍体育种方面取得了显著进展,一些人也有兴趣从事这方面的工作,因此该书的出版希望能对此有所帮助。为了使该书实用性更强一些,本书除叙述我们的研究外,还增加了研究方法部分(第四、五章)。在本书中我们还对一些育种问题提出了一些探讨性的见解,望读者参考和指正。

参加本课题研究的成员还有乔子靖、闫学忠、陈士林、朱子英、常金华、皇浦中泗、王耘、王瑞采、李荣改等以及我的历届研究生张继益、高增杰、蒋观敏、梁风山、任清、祁碧菽、檀英霞、赵茜等,他们都做出了各自的贡献。

我们的研究工作曾先后得到国家自然科学基金3次资助和河北省自然科学基金2次资助,这对我们的研究起了很大作用。我们的研究还得到美国堪萨斯大学梁学礼先生的指导、帮助、进行合作研究,并在德国(Plant Breeding)学报上发表论文^[27],被SCI收录。对此我们一并予以感谢。

作 者

2005年10月



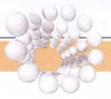
前 言

| | |
|---|----|
| 第一章 对同源四倍体高粱的研究 | 1 |
| 第一节 将高粱二倍体“3-1”品系诱变成四倍体 | 1 |
| 第二节 将高粱“三系”（不育系、保持系和恢复系）都诱变成四倍体 | 3 |
| 第三节 选出的最好四倍体杂交种的表现 | 8 |
| 第四节 四倍体的种子及其品质 | 12 |
| 第五节 同源四倍体高粱的细胞遗传学研究 | 16 |
| 一、花粉母细胞的减数分裂 | 16 |
| 二、通过杂种优势可以改善减数分裂不正常和提高结实率的研究 | 17 |
| 三、高粱同源四倍体的胚胎发育研究 | 24 |
| 第六节 对同源四倍体高粱存在问题及改进途径的几点看法 | 24 |
| 第七节 有关专家对我们研究结果的评价 | 26 |
| 第二章 对高粱与约翰逊草杂种的研究 | 29 |
| 第一节 利用四倍体高粱作为桥梁品种获得具有强大杂种优势的 “高粱—约翰逊草”杂种一代 | 29 |
| 第二节 对“高粱—约翰逊草”杂种的利用研究 | 33 |
| 第三节 有关“高粱—约翰逊草”杂种的细胞学研究 | 35 |

| | | |
|------------|-------------------------------|-----------|
| 第四节 | “高粱—约翰逊草”杂种存在问题及其利用的可能性 | 37 |
| 第三章 | 对四倍体葡萄的研究 | 38 |
| 第一节 | 将二倍体“玫瑰香”葡萄诱变成四倍体 | 38 |
| 第二节 | “巨玫”品种的选育 | 44 |
| 第三节 | 对四倍体葡萄细胞组织学及遗传稳定性的研究 | 46 |
| 第四节 | 四倍体葡萄存在问题及解决问题的途径和方法 | 49 |
| 一、 | 四倍体葡萄存在的问题与优势 | 49 |
| 二、 | 进一步改进葡萄四倍体育种的途径和方法 | 50 |
| 第五节 | 对不同作物进行四倍体育种的几点看法 | 50 |
| 第四章 | 同源四倍体的诱变方法和鉴定方法 | 51 |
| 第一节 | 同源四倍体的诱变方法 | 51 |
| 一、 | 利用自然突变 | 51 |
| 二、 | 人工诱变四倍体的原理 | 51 |
| 三、 | 在高粱上人工诱变同源四倍体的实例 | 53 |
| 四、 | 在葡萄上人工诱变同源四倍体的实例 | 56 |
| 第二节 | 同源四倍体的鉴定方法 | 59 |
| 一、 | 形态鉴定 | 59 |
| 二、 | 染色体鉴定 | 59 |
| 第五章 | 同源四倍体性状遗传的研究方法 | 66 |
| 一、 | 单位点上等位基因的分离方式 | 66 |
| 二、 | 用“双减数值”推算各基因型的可能分离比例 | 69 |
| 三、 | 基因与基因之间重组值的测量 | 70 |

参考文献





第一章 对同源四倍体高粱的研究

第一节 将高粱二倍体“3-1”品系诱变成四倍体

1978年，我们在研究二倍体高粱育种的同时，曾想到将一些二倍体品系和品种加倍成四倍体，使其种子变的更大。因此，便对一些品系和品种用秋水仙素进行加倍。当时处理的方法是用0.1%的秋水仙素溶液对高粱幼苗的生长点每天滴液2~3次，处理2~3天，并包扎遮阴。处理后待结实时发现有一部分颖壳和籽粒显著变大。后来我们将获得的大粒种子播种，第二年发现它们中一部分植株显然具有四倍体特征，主要是茎秆变粗，籽粒和颖壳显著变大，另外茎基部气生根也显著变粗。后经染色体鉴定 $2n=40$ 。该诱变成的品系是原先我们选育的“3-1”品系，因而当时命名为“四倍体3-1”，简称“四3-1”。“四3-1”籽粒直径为0.53厘米，二倍体3-1为0.43厘米；四倍体的种子和二倍体种子的饱满度一样好；经化验“四3-1”籽粒的蛋白质含量为13.5%，二倍体3-1为9.84%；“四3-1”的最大缺点是其结实率明显低于二倍体。“四3-1”的结实率变动在50%至70%之间，二倍体3-1结实正常。上述诱变成的“四倍体3-1”及其二倍体对照的表现见图1-1、1-2、1-3、表1-1，有关研究论文曾发表于《遗传》杂志，1981年3(4)：29~31。

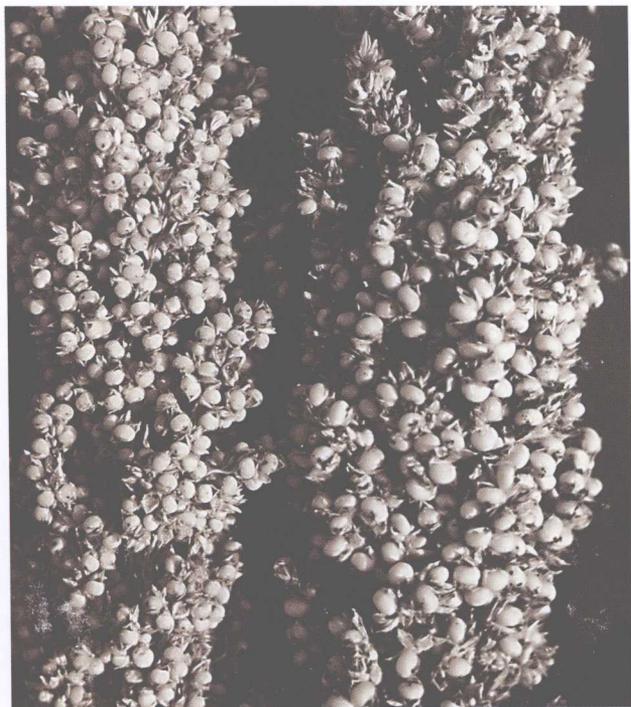


图 1-1 左: 二倍体 3-1 右: 四倍体 3-1

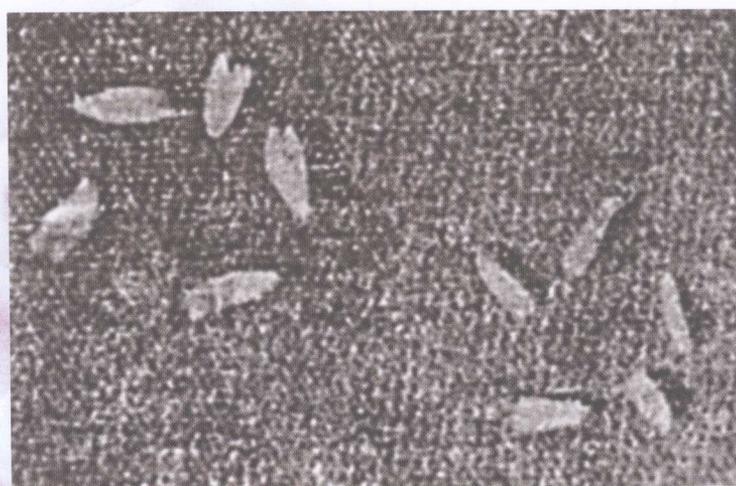


图 1-2 左: 四倍体 3-1 花药;
右: 二倍体 3-1 花药

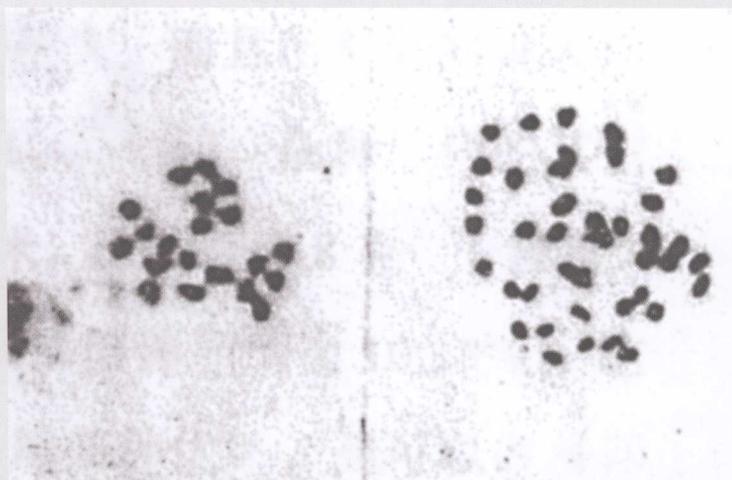


图 1-3 左：二倍体 3-1 根尖细胞染色体数 ($2n=20$)
右：四倍体 3-1 根尖细胞染色体数 ($2n=40$)

表 1-1 河农 3-1 二倍体与四倍体的气孔、花药、花粉粒、籽粒大小比较

| 项目 品种 | 气孔长度 (微米) | 花药长宽 (厘米) | 花粉粒直径 (微米) | 籽粒直径 (厘米) |
|----------|--------------|---------------|---------------|--------------|
| 二倍体 | 2.50 | 宽 0.23 长 0.59 | 3.00 | 0.43 |
| 四倍体 | 3.25 | 宽 0.32 长 0.70 | 3.65 | 0.53 |

注：以上项目均为 30 个平均数，气孔长度、花粉粒直径系在 120 倍显微镜下观测。

第二节 将高粱“三系”（不育系、保持系和恢复系）都诱变成四倍体

从上述我们初步选育的高粱“四倍体 3-1”的情况可以看出结实率低仍是高粱四倍体存在的主要问题。由于当时知道在高粱育种中正广泛利用高粱“三系”即不育系、保持系和恢复系配制杂交种，利用杂种优势提高高粱的产量。因此，我们想“是否也可以先将高粱‘三系’诱变成四倍体，然后配制

成四倍体杂交种，利用杂种优势来提高其结实率呢？”为此1980年我们便开始了诱变高粱“三系”成为四倍体的工作。到1981年经过大量的诱变工作，我们初步将当时在生产上应用的高粱不育系“3197A”及其保持系“3197B”诱变成了“四倍体3197A”（简称“四3A”）和“四倍体3197B”（简称“四3B”）。诱变成的“四3A”和“四3B”植株比二倍体略矮，茎秆粗壮，穗部颖壳大，花药大及花粉粒大，植株基部有粗壮的气生根，具典型的四倍体特征。抽穗后发现“四3A”和“四3B”都有部分箭叶包穗现象。“四3B”的结实率变化在50%~75%之间，籽粒饱满，籽粒蛋白质含量13.82%（二倍体9.6%）。不育系“四3A”开花时表现大部分植株雄花不育，但发现部分植株有可育花存在，另外还表现出一般二倍体“3197A”常有的小花败育现象。为了尽快地看到四倍体杂交种的表现，我们于1982年使用已选育的前述“四倍体3-1”品系作为恢复系给“四3A”授粉。1983年在田间第一次看到了我们配制的“四3A×四3-1”的杂种一代，发现该杂种不但表现了典型的四倍体特征，如气孔大、颖壳大、籽粒大，而且出乎意料地表现了结实率的显著提高，最高结实率达95.5%（图1-4、图1-5），杂种一代的其他农艺性状也有改善，成熟后考种杂种平均穗长25厘米，单穗重818克，千粒重40.8克，蛋白质含量二个品系分别为13.5%和13.16%（二倍体对照为10.15%）。这一结果最重要的是告诉我们，在高粱四倍体育种中利用杂种优势不但可以改善四倍体的一般农艺性状，而且还可以显著提高四倍体的结实率。

上述“四3A”不育系的初步选育成功以及其杂交种的优异表现，当时使我们非常高兴。但是不幸的是在以后的研究中发现，在该不育系中每年都有部分可育株出现，在不育株上也有可育花，而且愈来愈多，以致使我们难以从中选出完全的不育系。这一现象逐渐使我们认识到该不育系还不是一个真正意义上的不育系，不能在生产上应用。

为了进一步选育一个不育性好，能在生产上应用的完全不育系，1984年我们又重新开始了选育新四倍体不育系的工作。当时在生产上我国已从美国新引进了比“3197A”更好的Tx622A等不育系及其保持系，因此我们便选用了新不育系及其保持系进行加倍，又经过几年艰苦的诱变工作，于1986年我们又成功地将Tx622A及其保持系Tx622B诱变成了四倍体“Tx622A”（简称“四6A”）及四倍体Tx622B（简称“四6B”）。新诱变成的“四6A”、“四6B”株高略矮于二倍体，植株粗壮，叶部气孔大，穗部颖



图 1-4 “43A × 43-1” 的杂种一代果穗



图 1-5 左：“43A × 43-1”的F₁果穗 右：二倍体对照

壳大,花药大,花粉粒大。“四6B”籽粒千粒重32.2克(对照二倍体23.8克),结实率变动在75%~85%之间。新育成的“四6A”不育性的稳定性显著优于上述“四3A”,开花时只在少数植株上发现有少量的可育花存在。

四倍体不育系“四6A”上少量可育花的存在,虽然不很严重,但是仍是一个问题。为此,我们在以后的多年中,每年都通过对不育系和保持系的成对单株选择,从中选不育性完全的不育系单株及其保持系单株繁殖。通过多年的严格选择,我们已从原有的“四6A”和“四6B”中选出了不育性较好的2个品系,其中“四622A-1”不育系的花粉粒育性为45.1%,自交结实率为0.2%;另一品系“四622A-9”不育系的花粉粒育性为0.0%,自交结实率为0.0%(表1-2),有关的研究论文详见《华北农学报》1999年增刊^[5]及《作物学报》2000年26卷4期报道^[4]。

目前该四倍体不育系及其保持系已经过多年繁种,其不育系“四6A”的不育性基本保持稳定,可以用于制种(图1-6、1-7),其保持系“四6B”籽粒大而饱满,结实率保持在75%~85%之间。

通过上述的研究,我们可以看到有一个问题是应该思考的,这就是为什么二倍体的不育系,不论是3197A还是Tx622A,加倍成四倍体后都会使它的可育性增加呢?而且两个品种为什么有程度的不同呢?我们曾想现有高粱不育系的不育性都源于远缘的核质互作而形成^[22],四倍体由于核内染色体的加倍而细胞质并未加倍,因而改变了原有的核质互作关系,也就影响了它的育性,这可能是其育性改变的原因。至于3A和6A加倍后表现不同,这可能与它们原有的核基因型差别有关。有关这方面的问题,还有待进一步深入研究。

表1-2 同源四倍体和二倍体不育系及其保持系的生物学特性及育性表现

| 品系 | 株高 (厘米) | 叶片数 | 顶部三叶面积 (厘米 ²) | 花药颜色 | 花粉粒育性 (%) | 自交结实率 (%) |
|-------------------|------------|-----|------------------------------|------|--------------|--------------|
| 二622A (D622A) | 141.0 | 19 | 313.3 | 白 | 0.0 | 0.0 |
| 二622B (D622B) | 149.8 | 20 | 302.0 | 深黄 | 94.2 | 96.0 |
| 四622A-1 (T622A-1) | 118.7 | 18 | 317.2 | 淡黄 | 45.1 | 0.2 |
| 四622B-1 (T622B-1) | 120.7 | 18 | 315.9 | 黄 | 92.9 | 82.8 |
| 四622A-9 (T622A-9) | 127.0 | 18 | 321.6 | 淡黄 | 0.0 | 0.0 |
| 四622B-9 (T622B-9) | 135.0 | 19 | 330.4 | 黄 | 71.2 | 46.5 |



图 1-6 左：四倍体不育系 Tx622A (颖壳大) 右：二倍体不育系 Tx622A



图 1-7 四倍体不育系“四6A”的繁种田

在我们有了上述四倍体不育系“四6A”后，便想尽快选出较好的四倍体恢复系以配制较好的杂交种，为此我们曾将很多国内外品种和好的恢复系品种进行诱变加倍，当时我们加倍成的四倍体品系主要有：

1. “四高丰” 是通过我们用国外引进的优质高粱品系与中国优质高粱品系杂交，从中选出的优质白粒新品系“高丰”加倍而成的，株高2.1米，白粒，结实率80%左右。

2. “四沈甜” 是我们用从沈阳农业大学引进的二倍体甜高粱杂种一代加倍而成的，株高1.9米，甜秆，白粒，结实率80%左右。

3. “四美甜” 是通过我们对河北农业大学农场从美国引进的一个甜高粱品种诱变而成的，株高1.8米，甜秆，白粒，结实率75%左右。

4. “四丽欧” “丽欧”是我国从国外引入的一个甜高粱品种，曾作为饲用高粱品种在我国多地种植。我们将其诱变成四倍体后表现茎秆比原品种略矮，籽粒较大，茎秆甜度比原二倍体更好，结实率75%~80%。

5. “四3B-15” 是我们从选育“四3B”中，发现有自然杂交的后代，从中选出的四倍体品系，株高1.5米，籽粒白色，结实率75%~85%。

6. “四红大粒” 是我们对从唐山地区引来的地方大粒品种“红大粒”加倍而成的四倍体，株高1.6米，红粒，结实率75%~80%。

7. 我们曾对我国广泛应用的二倍体红粒恢复系品种“晋粮5号”进行了诱变，并获得四倍体植株，但发现种子和结实均较差，未进一步进行研究。

由于我们能够加倍的品种有限，而且加倍后一般结实率都会降低，因而我们只能从中选择了部分品系作为恢复系与四倍体不育系“四6A”进行配制杂交组合。

第三节 选出的最好四倍体杂交种的表现

前面谈到了我们曾用“四3-1”给“四3A”授粉获得了结实率高的四倍体杂交种，但是由于“四3A”的不稳定难以制种。随着我们有了较稳定的“四6A”不育系，并有了较多的可作为恢复系的品系，便有了配制一些较好杂交种的可能。当时我们配制的表现较好的四倍体杂交种有2个。

1. “四6A × 四高丰” 该杂种1985年制种，1986年获得杂种一代，



杂种一代株高1.8米，茎秆粗壮，易折断，但未倒伏，成熟时穗大、粒大，种子饱满（图1-8、1-9、1-10、1-11），结实率变动在80%~90%之间，籽粒千粒重35.2克，籽粒蛋白质含量13.5%，成熟后测产折合每667米²产325.1千克、该组合是我们在选育的四倍体杂交种中群体表现最好的组合。



图1-8 四倍体杂交种（四6A×四高丰）F₁植株

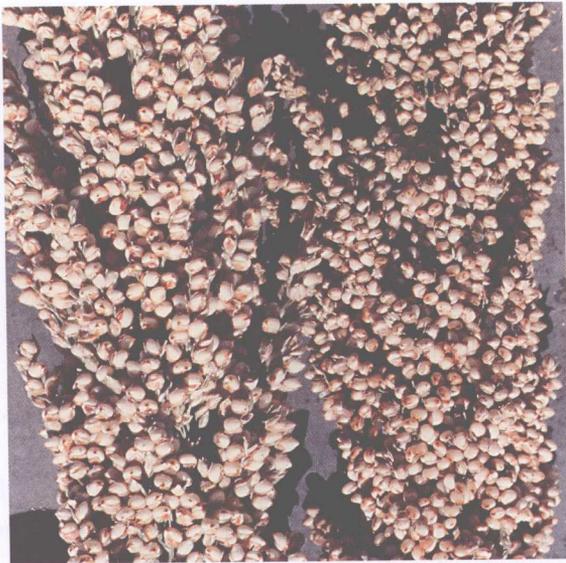


图1-9 左：“四6A×四高丰”杂种一代果穗
右：同一组合的二倍体对照



图 1-10 “四 6A × 四高丰” F₁ 收获后的果穗



图 1-11 左：同一组合的二倍体对照
右：“四 6A × 四高丰” F₁ 的籽粒