

粮农组织
植物生产和保护
文集

82

禾谷类油料和蔬菜作物 杂种的制种

中国农业科技
出版社
北京



联合国
粮食及农业组织
1987 罗马

禾谷类油料和蔬菜 作物杂种的制种

种子处主任

Walther P. Feistritzer

和 FAO 顾问

A. Fenwick Kelly

编辑

粮农组织
植物生产和保护
文集

82

中国农业科技
出版社
北京



联合国
粮食及农业组织
1987 罗马

(京) 新登字061号

本书原版为联合国粮农组织的植物生产和保护文集(82)《禾谷类油料和蔬菜作物杂种的制种》(FAO Hybrid Seed Production of Selected Cereal oil and Vegetable Crops, M-13 ISEN 92-5-102610-6, 1987, Rome)。

CPP/91/23

本书中所用名称及材料的编写方式并不意味着联合国粮农组织对于任何国家、领地、城市或地区或其当局的法律地位或对于其边界的划分表示任何意见。

版权所有。未经版权所有者事前许可,不得以电子、机械、照相复制等任何方法或其他程序全部或部分翻印本书,或将其存入检索体系,或发送他人。申请这种许可应写信给联合国粮农组织出版司司长(意大利罗马 Via delle Terme di Caracalla, 00100)并说明希望翻印的目的和份数。

中国农业科学院科技文献信息中心

根据其同

联合国粮食及农业组织的协议出版

禾谷类油料和蔬菜作物杂种的制种

粮农组织植物生产和保护文集

译校者:杜允 白碧君 孟宪学

魏钧 符克明 杨天宁

责任编辑:杜允

中国农业科技出版社出版(100081 北京市海淀区白石桥路30号)

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经销

中国农科院科技文献信息中心印刷厂印刷

开本 787×1092毫米^{1/16} 印张:20.75 字数:357千

1992年8月第一版 1992年8月第一次印刷

印数:1—3000册 定价:14.00元

ISBN 7-80026-332-0/S·254

前 言

FAO成员国都反复强调过良种对作物生长的重要性。为了加速向发展中国家转让先进的种子技术，FAO种子改良和发展计划（SIDP）组织已制定出一系列技术指南，如对各种农作物品种的种子评价、种子生产、种子质量的控制以及种子加工等。这本有关禾谷类、油料和蔬菜作物杂种种子生产的书是对这些指南的进一步补充。

在丹麦国际开发局（DANIDA）的资助下，FAO和印度尼西亚政府于1986年11月10日~13日在苏拉巴亚组织召开了一个有关杂种种子生产的研讨会，本书即是以这次FAO/DANIDA会议为基础编写而成的。60名与会者分别来自参与FAO良种生产区域性合作项目（GCP/RAS/103/DEN）的9个亚洲国家的代表以及来自非洲、亚洲、欧洲和北美洲一些私人 and 公共部门的有关专家。17位国际上公认的专家就有关小麦、水稻、玉米、高粱、谷子、向日葵、油菜、马铃薯和某些蔬菜的育种、杂交种生产以及质量控制和有关的法律保护等问题作了专题报告。

在植物育种方面，主要讨论了以下几个问题：产量、品质和其它植株特性的杂种优势；配合力；细胞质遗传的雄性不育性；育性的恢复；化学杀雄剂（CHA）；影响杂交受精的一些因素（包括开花习性、花部结构、授粉距离、株高和其它形态学特征）以及杂种的试验和推广。

关于种子的生产，着重强调以下几个方面：雄性不育系、保持系和恢复系的繁殖；化学杀雄剂（CHA）的应用，杂种种子的生产（包括同步开花、父本与母本的比例、风向和种植、隔离、栽培的要求、播种量）；在机械化条件下杂种种子的生产，杂种种子生产的经济，杂交种栽培的经济，杂种存在的问题，以及杂交种超越常规品种的优点。

禾谷类杂交种在欧洲的推广和种子鉴定以及美国对植物的法律保护问题由专门的会议进行了讨论。

每篇文章之后都有生动的讨论，讨论内容以“技术上应考虑的问题”为名摘要成单独一章放在后边。

总之，本书汇集了禾谷类、油料和蔬菜作物杂交种的培育、种子生产和质量控制的主要技术要点。对植物育种工作者、种子技术专家以及种子项目经理将特别有益。同时对学农学的学生也有价值。

FAO对所有参与本专集制作的协作者、特别对丹麦国际开发局（DANIDA）的经济资助和会议东道国印度尼西亚政府表示真挚的感谢。

植物生产和保护部

种子处主任

Walther Peter Feistrizier

（杜 允译，魏 钧校）

目 录

前言

页 次

植物育种..... (1)

- 小麦杂交种的培育.....I. B. Edwards (3)
- 杂交水稻育种.....S. S. Virmani (34)
- 玉米杂交种的培育.....S. K. Kim (53)
- 粒用珍珠粟杂种的培育.....D. T. Andrews (79)
- 向日葵杂交种的培育.....A. V. Vrânceanu(105)
- 杂交油菜的选育.....G. Röbbelen(124)
- 蔬菜杂种一代的选育.....J. J. Riggs(138)

制种..... (163)

- 杂交小麦制种的技术与经济问题.....J. E. Stroikey(165)
- 中国杂交稻制种的技术.....L. Xizhi(172)
- 高粱杂交种子生产的技术与经济.....K. R. Chopra(178)
- 珍珠粟杂种制种的技术与经济.....T. T. Patil(199)
- 向日葵杂种制种的技术与经济.....G. P. Vannozzi(230)
- 杂交油菜制种技术与经济.....M. Franen(254)
- 杂交马铃薯实生种子生产的技术与经济.....M. D. Upadhyaya(271)
- 日本杂种一代蔬菜的利用和制种.....O. Takahashi(280)

种子质量监督和保护..... (297)

- 欧洲禾谷类杂种的推广和种子鉴定.....H. W. Rutz(299)
- 美利坚合众国对植物的法律保护.....S. D. Schlosser(315)

技术上应改虑的问题..... (323)

植 物 育 种

小麦杂交种的培育

Ian B. Edwards

美国衣阿华州50131, 约翰斯顿, 派厄尼帕克韦6800,

先锋海外有限公司

摘 要

自从1951年首次报道小麦细胞质雄性不育性(CMS)以及1962年发现可用的杂种生产体系以来, 杂交小麦育种工作已取得了重大进展。杂交小麦发展的头十年主要集中于弄清其遗传机制, 而第二个十年则主要针对自交系农艺性状的改良、加强了对杂种优势、一般和特殊配合力的测定研究。与其它农作物相比, 小麦的播种量多, 而种子繁殖系数又低, 因而使测试工作受限。花粉育性恢复系统的复杂性也减缓了雄性自交研究的进程。1973年发现了第一个可用的化学杀雄剂(CHA), 从此开发出一些改进的产物。CHA具有许多优于CMS系统的优点, 使育种工作者现在有可能生产并测定比以前更多的杂种。通过大面积试验, 现已获得比推广的最佳品种增产10~15%的标准杂种优势, 未来十年由于有更多的公司和研究所将开展杂交小麦的研究, 预计杂种优势会进一步提高。

引 言

细胞质雄性不育性(CMS)被看作是发展自花授粉作物F₁代杂种的一种重要遗传工具。在商品杂交粒用高粱(*Sorghum bicolor*)良种生产过程中, 细胞质雄性不育性的成功利用, 促进了杂交小麦(*Triticum aestivum*)的发展。日本科学家(Kihara, 1951; Fukasawa, 1953)首次报道, 在带有代换的山羊草属(*Aegilops*)细胞质的小麦回交衍生物中出现了细胞质雄性不育性。美国的一些私人种子公司和几个公共的小麦计划都认识到该发现的商业应用潜力, 到1957年已推出若干杂交小麦育种计划。Wilson和Ross(1962)证实, 普通小麦细胞核与提莫非维小麦(*Triticum timopheevi*)细胞质的相互作用, 可产生有效的雄性不育小麦。Schmidt和Johnson(1962), Wilson和Ross(1962)发现, 用一种提莫非维普通小麦衍生物与‘比松’CMS系杂交, 能恢复其可育性。这一发现在美国和其它国家推动了对杂交小麦生产的广泛研究。由于育种和生产中遇到一些困难, 进展缓慢。在提莫非维小麦中确认的这套遗传体系必须转移到遗传上不同的亲本, 才能产生杂种优势。基因必须是来自提莫非维小麦和其它对花粉有稳定恢复作用的引进品种。其次, 还必须在杂交授粉、株型以及适应性方面对亲本进行改良。最后, 与其它杂交作物, 例如玉米、高粱和向日葵比较, 小麦具有播种量大和种子繁殖系数较低的缺点。Dekalb和Pioneer公司分别于1974

和1975年推出首批美国小麦杂种，现在有两个公司(Cargill和HybriTech International)继续销售CMS杂种。

与此同时，对选择性杀死小麦雄蕊或者使其失效的化学药物开展了研制工作。有好几家公司研究了这类化学杀雄剂 (CHAs)，到1973年，Rohm和Haas公司研制出第一种商品小麦CHA，接着于1982年推出第一批硬粒和软粒的红皮冬小麦杂交种。至今，已有好几个国家，包括美国、法国、南非和澳大利亚，通过CMS或者CHA途径生产杂交小麦。但是，无论在哪一个国家，杂交小麦的种植面积都不大，其原因主要是在常规育种中通过引入并利用矮化基因取得了进展，最新的结果表明，到下一个十年，这种情况会有明显的变化。本文综述了杂交小麦育种工作取得的进展，并比较了不同杂交体系的优、缺点。

杂 种 优 势

当Freeman (1919) 发现F₁代植株普遍比高亲本高时，首次报道了小麦的杂种优势。生产杂种的成功关键和前提是，通过特有的亲本组合产生最高的杂种优势 (heterosis)，以使其产量明显超过常规育种得到的最优良品种，这种差异称为标准的杂种优势，关于小麦杂种优势的文献，已由Briggle (1963)、Johnson和Schmidt (1968)、Zeven (1972)、Virmani和Edwards (1984) 进行了综述。

产量杂种优势

在小麦杂种优势的早期报道中，一个共同的缺点是，许多研究工作的规模和应用范围有限。通常只评价少数几个杂种，亲本选择未必能配置成最大的杂种优势组合；在田间或温室种植群体小，常常使用非商品和非生产性品种（因此失去了评价标准杂种优势的机会），对株高、成熟期和产量成分的测量常常比对籽粒产量杂种优势的测量更多。尽管有这些缺点，某些杂交组合的杂种优势仍然很高。

Livers和Heyne (1968) 报道了一项为期四年的综合性研究，在美国堪萨斯州的海斯，用9个适应性强的冬小麦品种进行杂交，测定其杂种优势。共有36个杂种在四年中（1964、1965、1966和1967）每年超过所有品种的20%、37%、37%和35%，杂种优势平均值为32%。在该地区，最好的杂种始终优于最好的品种。1982年，俄克拉何马州立大学在7个地方，用14个商品杂种和16个纯系品种进行了产量评比试验 (Pass和Smith, 1983)。杂种的平均产量比纯系品种的平均产量高出15%，最好的杂种比最好的纯系品种增产10%。

Edwards等 (1984) 报道了在北达科他和明尼苏达州的一些地方测定的春小麦三个试验水平的高于亲本和标准的杂种优势结果 (表1)。两个最高产的杂种，在每次试验中，高于亲本的杂种优势范围为18%~32%。在良种试验中，标准杂种优势不显著，但在其它两项试验中却接近20%。

在世界各种类型的小麦中都发现有正向结果 (Rodriguez等, 1967; Johnson和Schmidt, 1968; Jost和Jost, 1980; Bitzer等, 1982)。当前研究的目的在于确定标准杂种优势的总量，需要在不同的情况下 (种子成本、谷物价格、播种量以及籽粒产量)，从经济学角度证明杂交小麦是合算的。

因为普通小麦是三个二倍体种间杂交的产物，所以在遗传学上有明显的多样性。至今，

野生近缘种主要是用来增进抗病性，这些野生种的基因对普通小麦杂种优势的影响仍有待深入研究。育种工作者们已经认识到，为了获得令人满意的标准杂种优势，有必要用高产的自交系进行杂交。

表1 1983年种植的春小麦的产量、杂种优势和农艺性状

杂种/试验	产量q/ha	杂种优势%		50% 抽穗天数	株 高 (cm)
		高亲本	标 准		
良种试验（4个点）					
SHBO18	36.3	31.8	0.4	59.8	82
SHAOO3	36.2	23.4	0.3	60.9	83
Marshall*	36.1	—	—	62.3	74
高级试验（2个点）					
SHBO62	43.3	21.0	19.7	62.0	91
SHBO27	40.5	17.8	11.9	57.7	84
PR2360*	36.2	—	—	60.3	82
初级试验（1个点）					
SHBO32	28.6	20.8	19.8	56.0	86
SHBO35	27.1	21.1	13.5	52.7	81
Marshall*	23.8	—	—	56.0	71

* 最高产的对照品种

但是，对于杂种优势库中种质或自交系的分离以及测定自交系双亲配对的比例关系对产量和标准杂种优势的影响重视不够。

小麦的主要产量组成成分为：每平方米的穗数、每穗的小穗数、小穗育性百分比以及千粒重。Lives和Heyne（1968）指出，每个产量成分都是重要的，但在测产工作中，单一成分并不是主要的。他们的资料表明，虽然最高产的杂种其所有产量成分值都较高，但如果在只有一个成分的数值低，而其它两种成分值都高的情况下，也有可能高产。有许多文献证明了产量成分的补偿（Donald，1962；Bingham，1967），有几位工作者已得出结论，产量成分的选择在育种计划中的价值有限（Rasmusson和Cannel，1970；Fisher和Kertesz，1976）。但是，籽粒重量被认为是最独立的产量成分，因为籽粒发育得最晚，同时其表达水平又与其它成分补偿不产生变化。相反，Sinha和Khanna（1975）提出的假设认为，只有在每个小穗的产量提高时，小麦的杂种优势才有商品效益，因为每株分蘖数受环境条件强烈影响，而且可以通过播种量加以控制。Briggle等（1967）也指出，当亲本和杂种的群体增加时，分蘖数的杂种优势则下降。然而，Jost和Glatki-Jost（1976）发现，在单位面积上优良的杂种比自交系具有产生更多分蘖数的能力（不论播种量多少），而Wilson等（1980）确定，在全矮与半矮杂种中，超出亲本17%的杂种优势主要是由于单位面积穗数增加的结果。

品质杂种优势

小麦品质的基本定义随着市场的分类而不同。因此，本篇综述所讨论的品质问题将仅限于影响硬粒红皮冬小麦和硬粒红皮春小麦的磨粉和面包制作的一些特性。保持杂交组合品质

的重要因素有两个，一个是对遗传力和基因在品质特性中的作用模式的认识，另一个是对提莫菲维小麦和其它细胞质资源对面包制作质量影响的了解。

至今多数报道表明，虽然杂种的综合品质有很高的杂交特异性，但大多数单一品质性状是介于两亲本之间，偶而蛋白质含量接近或超过高亲值。Larrea (1966) 评价了一些亲本及其 F_1 代和 F_2 代杂种，它们是来自春小麦中8个亲本，与9个品质性状进行成双列杂交的后代。在磨粉和多数烘烤品质方面，亲本的性能预示了杂种 F_1 代的特性，只有少数杂种超过了最好的亲本。容重、面包体积、混粉团型式以及蛋白质的狭义遗传力（接近1）表明，在这些特性方面， F_1 代杂种与中间亲本值有密切的关系。有人提出，对品质特性起作用的累加基因的优点是选择亲本并预示杂种品质的能力。相反，Shebeski (1966) 指出，高品质的亲本未必能将其特性遗传给它们的杂种。‘Pembina’是一个优质的春小麦，对所有测定的特性它都有极好的一般配合力（GCA），而另一个高质量的小麦‘Cathatch’在经鉴定的多种遗传类型的小麦中，它是一个配合力很差的亲本。

在决定面包制作的性能方面，蛋白质的含量和质量是关键因素。蛋白质的质量主要由遗传控制，但环境条件却可以加强或减弱可遗传的效应。蛋白质的含量也由遗传决定，但受环境的影响很强。合理地施用氮肥，尽管产量增加，也能提高蛋白质含量，或者维持常规的水平。Edwards等(1984)报道了一项研究，对亲本和杂种的产量和蛋白质关系进行了比较（表2）。他们发现，在每项试验中，尽管杂种比两亲本显著超产，但其蛋白质的含量却与高含量的亲本相等。每个杂种的容重也相当于高亲本值。Bequette和Fisher (1980) 报道了1979年在美国堪萨斯、俄克拉何马和得克萨斯州的10个点进行的区域试验，鉴定了一些杂种和亲本的品质。杂种的容重、面粉产量、面粉灰分和面粉的颜色普遍地优于亲本系的平均值。有几个杂种的容重和面粉产量超过了最好的亲本，因此有人认为，即使早熟性的部分显性可能是杂种优势的主要原因，但仍可以出现容重高的杂种优势。当亲本在吸收、混合量和面包性质方面显著不同时，杂种通常接近于亲本的中间值。由此得出结论，假如亲本品系经过准确鉴定，完全有可能准确地预测相应杂种的品质。

表2 1983年在美国北达科他和明尼苏达州对亲本和杂种的产量、容重和蛋白质含量进行的评价

杂种/亲本	产量 (q/ha)	容重 (Kg/hl)	蛋白质 (%)
高级试验			
亲本 1	35.8	77.5	15.8
杂种SHBO62	43.3	77.1	15.9
亲本 2	29.0	71.9	15.6
最小显著差 (0.05)	3.4	1.7	0.5
初级试验			
亲本 1	23.7	74.3	16.5
杂种SHBO32	28.6	74.7	17.0
亲本 2	13.1	61.1	17.0
最小显著差 (0.05)	3.0	1.5	0.6

其它植株特性的杂种优势

许多研究表明,植株高度的杂种优势具有很高的杂交特异性,有的杂种比高亲本高 (Ingold, 1974)、有的比中等亲本高 (Amaya等, 1972)、有的接近中等亲本 (Wilson等, 1980), 而“Olsendwarf”的杂种后代则与矮亲本高度大致相等 (Virmani和Edwards, 1984)。因为株高是生长茁壮的表现, 它可以导致籽粒与麦秆的比例不协调而倒伏, 造成减产, 所以许多杂交计划正在利用亲本的矮化基因, 以便获得理想高度的杂种。

由正常和外来细胞质配制的小麦杂种, 其抽穗期比中等亲本的早, 而有些组合比早熟的亲本还早 (Virmani和Edwards, 1984)。对不同组合的春小麦杂种进行连续五年多的评价结果表明, 早熟性为显性或超显性。在美国北部春小麦区, 超显性早熟是一种优良的特性, 因为在籽粒灌浆前期常常遭受热的胁迫。

几位工作者都强调, 有必要在谷物“源” (由光合作用提供) 和“库 (Sink)” (潜在的籽粒) 之间保持一种互补的平衡。Benson (1978) 发现, 4个春小麦杂种的高产和杂种优势是随着容重和收获指数 (籽粒与总植株干物质重量之比) 的提高而上升。他发现, 在常规产量评比小区, 收获指数与产量之间有很高的相关性, 但单行小区的收获指数与常规小区的产量仅为弱相关。

Sage和Hobson (1973) 观察到, 有几个组合的线粒体活性都超过了高亲本的值, 并发现, 在播种密度较低的情况下, 对完全恢复的杂种而言, 线粒体活性的提高与产量杂种优势的百分比呈显著相关。他们认为, 线粒体互补作用对于作为筛选潜在亲本系的第一步可能有一些价值。

配合力

在鉴定亲本配合力的过程中, 一般包括使用产量较高的世代生产杂种种子, 以进行产量测定, 因为在近交或选择过程中可获得有效的遗传进展, 又因为最高产的亲本产生最高产的杂种, 所以要采用这个方法 (Wilson, 1968; Bitzer等, 1982)。另一个主要问题是, 与其它农作物相比, 小麦需要较大的播种量 (50~150公斤/公顷), 在旱田条件下种子繁殖系数低 (约30:1)。而玉米、高粱和向日葵一次人工授粉即可产生足够的种子在几处进行试验, 同样授粉, 小麦只产生10~30粒种子。正因为如此, 直到最近许多杂种计划还未进行适当的配合力研究, 以了解手头现有材料的潜力。由于测试杂种有这些限制, 常常使育种工作者只能选择本身高产的亲本, 而不是朝着开发遗传学多样性的方向努力。

多数研究表明, 对籽粒产量而言, 一般配合力 (GCA) 通常比特殊配合力 (SCA) 更为重要 (Virmani和Edwards, 1984)。大多数工作者报道, GCA对籽粒产量影响显著, 只有在间作试验田才出现明显的SCA效应。在竞争生长条件下缺乏SCA效应的事实说明, 在这样的环境下, 小麦的非加性遗传变异不能很好地表达 (Cregan和Busch, 1978)。

小麦近交衰退的问题几乎不被注意, 事实上它在评价杂种优点 (与常规育种比) 工作中具有重要的意义。Cregan和Busch (1978) 发现, 亲缘关系近的亲本之间杂交有明显的近交衰退, 杂合性每减少1%, 则产量下降0.23%。虽然减产明显, 但实际上比报道的玉米少1/2~1/3, 这可能是因为显性遗传变异明显少所造成的。Yadav和Murty (1976) 报道了在8个春小麦亲本的双列杂交研究中近交衰退的变化水平。在不同的杂交组合中, 高水平的近交衰退与强的杂种优势效应相关联。Shanley (1986, 个人通信) 在美国堪萨斯州的两个地

点, 用Shell化学杀雄剂(CHA811), 对 F_1 , F_2 代杂种的产量进行了比较(表3)。 F_2 代产量与 F_1 代产量的百分比, 取决于杂交组合, 变幅为+2%~ -24%, F_2 代平均减产10.2%。就一个组合而言, 用R423恢复系作的几个杂交组合, F_2 代产量降低的最多, 这个组也有一个产量最高的组合(见表3中的第9项2165/R423)。很明显, 即使用同样的父本与不同的母本进行杂交, 其近交衰退的程度也有很强的杂种特异性。有必要为杂种计划建立单独的培育父本和母本自交系的杂种优势库, 并将它们之间的遗传关系减至最少。自交系之间的关系效应, 以及与此有关的小麦杂种特性的很多问题仍有待继续研究。

表3 1985~1986年在美国塔萨斯州两处进行的18个HRW小麦杂种 F_1 对 F_2 代产量的比较

	杂 种 (母本/父本)	产量 (q/ha) *		F_2 代的变化 %
		F_1	F_2	
1.	2157/PL145	37.0	32.3	-12.7
2.	2550/PL145	35.0	35.7	+2.0
3.	W1404/PL145	36.4	35.0	-3.8
4.	W1407/PL145	36.4	34.3	-5.8
5.	2165/W8460C	37.0	36.4	-1.6
6.	HGY030/W8460C	38.4	35.0	-8.9
7.	W1407/W8460C	38.4	37.0	-3.6
8.	HVA114/R423	36.4	28.9	-20.6
9.	2165/R423	39.1	29.6	-24.3
10.	B110/R423	29.6	26.3	-11.1
11.	2550/R423	34.3	31.0	-9.6
12.	HVC001/R423	34.3	28.3	-17.5
13.	2157/R384C	33.0	29.0	-12.1
14.	2165/R384C	33.7	29.6	-12.2
15.	HVA114/R384C	35.0	31.7	-9.4
16.	B110/R384C	28.3	28.3	0
17.	2550/R384C	36.3	30.3	-16.5
18.	HVC001/R384C	35.7	29.6	-17.1
平 均		35.2	31.6	-10.2

* 两处的平均数

细胞质雄性不育

日本、美国和保加利亚对小麦亚族(*Tritinae*)的细胞质变异进行了研究, 已在小麦属(*Triticum*)和山羊草属(*Aegilops*)中鉴定出15种以上不同的细胞质。其中有几种能诱导普通小麦雄性不育, 从而构成生产杂种的代换体系的基础。然而, 大多数研究仍旧是以提莫菲维小麦(*Triticum timopheevi*)的CMS系统为基础, 主要是因为它对农艺性状和品质特性的影响不大。研究的其它一些细胞质, 虽然有些已提供了代换体, 但大多数产生了各种有害的效应。

当1970年美国南方流行玉米叶枯病[由玉蜀黍长蠕孢(*Helminthosporium maydis*) T小

种引起时,玉米带的大部分地区遭到毁灭,这充分说明,当一个杂种体系以一种单一细胞质来源为基础时,可能存在遗传脆弱性。目前看来,拟斯卑尔脱山羊草 (*Aegilops speltoides*) 好像可以对提莫菲维小麦提供最好的替换物。Ghiasi和Lucken (1982) 比较了拟斯卑尔脱山羊草和提莫菲维小麦对各种恢复基因组合的反应。农艺性状和品质评价的结论认为,在杂交小麦育种工作中,两种细胞质可以交替使用。拟斯卑尔脱山羊草的细胞质雄性不育系具有足够的花粉育性恢复基因。Edwards等 (1984) 用48个恢复系和2个母本自交系进行杂交,针对5个农艺性状,对细胞质(拟斯卑尔脱山羊草和提莫菲维小麦)的平均效应进行了比较。当在恢复系之间平均时,两种细胞质对产量、千粒重、抽穗期、株高以及秆锈病[由小麦秆锈菌 (*Puccinia graminis tritici*) 致病]的影响差异不明显,对籽粒蛋白质和面粉出粉率的作用也差别不大。拟斯卑尔脱山羊草细胞质杂种的水分吸收百分率较高,混合时间较长,但再一平均,差异并不显著。然而,拟斯卑尔脱山羊草细胞质的杂种显示出较大的耐混合性,并有较高的综合混粉图 (mixograph) 记录。Kofoid和Mann (1982) 指出,带有山羊草属 (*Aegilops*) 细胞质的品系与带有小麦属 (*Triticum*) 和簇毛麦属 (*Haynaldia*) 细胞质的品系相比,前者具有更多的蛋白质和较好的面包体积。

Washington和Maan (1974) 用春小麦品种 'Chris' 和 'Selkirk' 的真胞质和异胞质系,评价了细胞质来源对叶锈病菌 (*Puccinia recondita*) 抗性的效应。所有的 'Selkirk' 品系对所研究的三种叶锈菌小种都有抗性,但 'Chris' 品系则有差别。结果表明,某些外来细胞质可以改变宿主抗性核基因的表达,宿主细胞质因子、宿主核基因以及锈病真菌组合影响宿主与寄生物之间的相互作用。Edwards等 (1984) 将用同样的亲本 'Butte' 和 'R7738' 对三种不同的细胞质进行杂交所得的杂种进行了比较 (表4)。使用Shell化学杀雄剂 (CHA811) 生产小麦 (*T. aestivum*) 杂种。与外来细胞质的杂种相比,正常小麦细胞质的杂种容重较大、秆矮并明显晚熟。还能经常看到,CMS春小麦杂种在早熟性方面的表现不是显性就是超显性。看来另一种细胞质作用是使容重稍有下降。所有这三个杂交种都抗叶锈菌 (*Puccinia recondita*), 对褐斑菌 (*Pyrenophora tritici repentis*) 中抗,但评分差异显著。拟斯卑尔脱山羊草的转体对叶锈病的抗性显著地高于小麦杂种,而提莫菲维小麦杂种对褐斑病的抗性比拟斯卑尔脱山羊草转体强,产量差异不显著。据Edwards (1986) 报道,用不同的细胞质产生的相同杂种,其产量差异明显。1985年在三个地点,对提莫菲维小麦 (T) 和拟斯卑尔脱山羊草 (S) 细胞质配制的四对杂种进行了比较 (表5)。8个杂种由同一母本 (SAZ002) 与4个不同的父本配成。因此,在杂种之间,因 (T) 对 (S) CMS来源不同而呈现的产量差异,可能是由于父本核基因与每个母本相互作用的结果。同样是杂种SHE050, (S) 细胞质比 (T) CMS源显著高产,相反在SHC799杂种中 (T) 细胞质产量略有提高 (尽管不显著)。采用共同的恢复系R122配制的杂种SHE051, (S) 转体产量低的原因可能是R122不能充分地恢复拟斯卑尔脱山羊草的细胞质。用最高产的Pioneer商业品种 '2369' 作为对照,最高产的杂种 (SHC799) 可增产12%。其它性状显示,杂种SHE051对叶锈病,SHC805对褐斑病的抗性,细胞质差别明显。

不带有害边效应,只需要一个花粉育性恢复基因的细胞质,应该比提莫菲维小麦系统更为理想。Mukai和Tsunewaki (1979) 建议,使用只需要一个恢复基因的秣谷山羊草 (*Ae. kotschyi*) 的细胞质。然而几个工作者发现,该系统比原来想像的更为复杂,资料表明,其生

产的干物质大约减少10%，不许可在商业上使用。

表4 1984年在美国格林登、明尼苏达、卡斯尔顿和北达可他州进行的细胞质源对杂种农业病害和品质特性影响的研究

杂种	产 量 (Kg/ha)	容 重 (Kg/hl)	株 高 (Cm)	成熟 日期	叶锈 病*	茎锈 病*	褐斑 病*	蛋白质 (%)
杂种								
R7738 × Butte								
MS (拟斯卑尔脱山羊草)	4987	78.5	97.8	87.3	9.0	8.7	6.0	16.3
SM (提莫菲维小麦)	4852	78.6	97.8	87.4	8.5	8.0	6.9	16.4
MS (小麦)	4677	80.0	94.5	89.0	7.7	8.7	6.3	16.1
亲本								
R7738	4239	74.0	90.2	88.7	9.0	8.0	7.0	16.8
Butte	4939	81.7	95.3	87.0	6.0	8.7	6.0	14.8
最小显著差 (0.05)	660	1.7	4.1	1.0	0.8	0.7	0.5	0.5

* 评分1—9，此处9 = 高抗，1 = 高度敏感

表5 1985 年在美国明尼苏达和北达科他州的三个地方种植Pioneer Elite春小麦杂种对由提莫菲维小麦和拟斯卑尔脱山羊草产生的杂种进行的比较

杂种/细胞质*	产 量 (Kg/ha)	容 重 (Kg/hl)	到抽穗 的天数	株 高 (Cm)	倒伏 评分	叶锈	黑斑
SHC 799 (T)	6337	73.9	67.3	103	7.4	6.2	5.9
(S)	5998	73.9	68.0	105	7.1	7.0	6.3
SHC 805 (T)	6055	73.9	65.9	102	6.7	6.3	4.7
(S)	6169	73.1	67.3	103	6.8	7.0	5.9
SHE 050 (T)	5026	73.1	67.3	108	8.5	6.4	7.6
(S)	6112	72.4	68.0	106	7.8	6.6	6.3
SHE 051 (T)	6226	73.1	69.4	113	8.5	5.8	6.3
(S)	2399	68.7	68.7	115	8.5	7.3	7.0
2369 (对照)	5655	73.1	68.0	92	7.0	6.6	5.9
最小显著差 (0.05)	566	1.5	1.6	9	—	—	—

* (T) = 提莫菲维小麦细胞质

(S) = 拟斯卑尔脱山羊草细胞质

花粉可育性的恢复

充分恢复雄性可育性的研究是对杂交小麦育种工作者的一项重要挑战，并已成为决定杂交小麦发展速度的关键。能提供雄性不育细胞质的所有品种也是相应的育性恢复基因 (Rf) 的来源。至今所使用的大多数Rf基因是衍生自提莫菲维小麦，但也有一些是普通小麦。六

倍体欧洲品种‘Primepi’对好几个CMS系有恢复作用(Oehler和Ingold, 1966)。小麦经过代换回交,通常产生少数Rf基因,已提出三种假说,解释Rf基因在常规小麦中的保持问题:(1)确实影响表型的基因多向性效应;(2)与其它所需基因的连锁;以及(3)存在偶然性。Ghasi等(1982)认为,在美国北达科他州大学的春小麦项目中,Rf基因的保持就是偶然的。

Virmani和Edwards(1984)对已用于杂交小麦育种工作的某些Rf基因的来源进行了总结。在带有提莫非维小麦细胞质的杂种中,正常花粉可育性的恢复需要两个或两个以上的基因,由于该系统的复杂性,使得恢复系的培育过程很困难。单体分析表明,在恢复系R1、R2和R5中,每个A、B和D基因组都提供一个Rf基因。影响小麦生长和发育的环境因素(例如,温度、光周期和温度胁迫)也能影响Rf基因的穿透力和表达。国际小麦恢复种质筛选试验场(IWRGSGN)已在评价各种恢复系的稳定性,其方法是在几个国家种植同样的几套杂种(Jost, 1980)。雄性不育和恢复亲本的遗传背景对结实都有影响,在恢复系之间,恢复作用的稳定性有广泛的差异。越来越多的证据表明,高恢复度是由于几个染色体上的主基因和微基因的平衡和累加效应的结果。例如,Maan等(1984)报道,一个很适用的恢复系R113,它可在北达科他州生产完全雄性不育的杂交小麦,在其染色体1A和6B上带有Rf主基因(根据McIntosh, 1973报道,分别为Rf1和Rf4);在染色体1B、4B和4D上带有穿透力低的Rf基因(或者称修饰基因);在染色体5A、5B和6A上有Rf基因的抑制因子。环境因素对微基因的穿透力也有影响。因此,杂种育种工作者们从几个基因分离的群体中选择恢复系、恢复基因本身和可能对生产F₁代杂种所必须的恢复水平有控制作用的修饰基因。这也说明,有必要在几个季节和不同的环境下,用测交杂种的方法,对新恢复系的稳定性进行评价。

影响F₁代杂种育性恢复的另一个关键因素是母本恢复的容易程度(EOR)。其原因可能是,在CMS系之间不育性基数或效力的变异性,或者是可育基因的存在(对恢复基因起互补或累加作用)。Trupp(1976)评价了一系列软粒、红皮冬小麦的恢复容易程度,发现存在广泛的变异性。已确定EOR是一种由遗传控制的特性,可以用一种精确的量进行预测。Jost(1980)报道,在第二个IWRGSGN(1979),MS-Butte的EOR最高(结实率107.5%),MS-Tobari sib的EOR最低(结实率64.0%)。Edwards等(1984)在分析一批新的恢复系时,用MS-Tobari sib和另外四个EOR不同的母本自交系,作为恢复能力分级的一个关键。由此也许可以得出结论,杂交计划除了寻找更有效的Rf基因组合外,还应高度重视在有潜力的母本自交系中对EOR进行评价。论据指出,在不同的环境条件下,需要在Rf主基因和能增强EOR的修饰基因之间达到平衡,才能使恢复稳定并一致结实。

化 学 杀 雄 剂

生产杂交小麦的另一种系统是使用化学杀雄剂(CHA)。理想的CHA应该具备以下条件:

- 1.只能有选择性地诱导花粉不育,而不影响雌蕊的育性;
- 2.对早分蘖和晚分蘖穗都能因内吸或充分宿存CHA而持久地杀雄;

3. 为了克服气候条件和作物生长的变化，药效期要适当长以便能大面积处理；
4. 植物毒性效应最小；
5. 不仅诱导可存活花粉的功能性雄性不育，而且也能诱导不开裂的花药。

与 CMS 系统比较，CHA 系统具有下述优点：

1. 省去了育种所需要的细胞质和育性恢复基因 (Rf)，使育种程序简化；
2. 避免了为提高雄性不育性所进行的昂贵而又困难的操作；
3. 即使是花药伸出很差的基因型，也可用作母本；
4. 节省了将有希望的新基因型代换入 CMS (母本) 自交系所需要的时间；
5. 对一般配合力和特殊配合力的评估比较简便。

针对上述情况，还应该注意 CHA 方法可能有下列一个或多个缺点：

1. 为保证雄性不育，需要足够剂量的化学杀雄剂，这就有可能引起雌性不育，或缩短柱头受精力的时期，使结实率下降；
2. 连续的下雨和刮风天气会妨碍药粉的适时施用；
3. 必须评估基因型/药物/环境条件之间的相互作用；
4. 杂种田的雄性不育或自交都可以结实，但这些种子不符合杂种纯度的法规要求。

被作为小麦花粉抑制剂研究的首批化学药物在上述几方面标准都有缺陷 (Porter 和 Weise, 1961)。它们包括：2, 3-二氯异丁酸钠 (FW450)、赤霉酸钾、马来酰肼、2, 2-二氯丙酸盐 (达拉朋)、三碘苯甲酸 (TIBA)、二甲胺、三氯苯甲酸盐、萘乙酸 (NAA) 以及 2, 4-D 的乙基和异丙基胺盐系列。其中有的药物对小麦有害，只有马来酰肼可产生稍为明显的不育性。

叶面喷施 2-氯乙基磷酸 (乙烯利或艾斯勒尔)，能诱导小麦雄性不育，对雌蕊育性无明显影响 (Law 和 Stoskopf, 1973; Hughes 等, 1974; Rowell 和 Miller, 1974)。然而，由于它不利于抽穗 (对植物的药害)，而且需要精确的施用时间 (药效期短)，所以使其在商业上利用受限。自从 Faurey 和 Stoskopf (1975) 报道土壤施用乙烯利颗粒以来，尽管施用量大，而且不育性一般也达不到 100%，但还是克服了与叶施有关的植物毒性效应。

经鉴定，化学物 RH531 [钠 1-(P-氯苯)-1, 2-二氢-4, 6-二甲基-2-氧代烟碱盐；Rhom 和 Haas 公司] 可作为小麦的一种 CHA (Jan 等, 1974)。在减数分裂前，按 2.0 公斤/公顷有效成分 (ai) 的药物处理若干天，可使春小麦 ‘Anza’ 和 ‘Yecora 70’ 的育性最大限度地降低。‘Anza’ 表现出麦穗的密度增大，花组织增厚，它比 Yecora 对 RH531 更敏感。小花开放并不能导致杂交授粉，结果结实率很低。显然，一种 CHA 的效用及通用性将取决于基因型和化学药物、环境和药物、以及基因型和环境和药物之间的相互作用。Sapra 等 (1974) 注意到，对小黑麦 (*x Triticosecale* Wiltmack) 施用 RH531，出现若干不利的形态学效应。据观察，小穗数无变化，但麦穗密集，穗轴长度缩短。

Jan 等 (1976) 将 RH531 与 Rhom 和 Haas 公司的另外两种 CHA 进行了比较。RH532 和 RH2956 能诱导高度的雄性不育，对雌蕊育性损伤最小，而 RH531 则不然，它可使 ‘Anza’ 和 ‘Yecora 70’ 的雄蕊和雌蕊都不育，密集的麦穗限制了异型杂交的进行。在孕穗前或孕穗时施用 RH531 和 RH532，两个品种的株高都下降，而对 RH2959 则几乎不起作用。Miller 和 Lucken (1977) 用北方硬粒、红皮春小麦 ‘Boranza’、‘Olaf’ 和 ‘Waldron’，对四种