

“十三五”国家重点出版物
出版规划项目



长江科学技术文库

杂交油菜的 遗传与育种

ZAJIAO YOUCAI DE YICHUAN YU YUZHONG

主编◎傅廷栋 副主编◎沈金雄 易斌



非
外
借

长江出版传媒 湖北科学技术出版社

“十三五”国家重点出版物
出版规划项目



长江科学技术文库

杂交油菜的 遗传与育种

ZAJIAO YOUCAI DE YICHUAN YU YUZHONG

主编◎傅廷栋 副主编◎沈金雄 易 斌



长江出版传媒 湖北科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

杂交油菜的遗传与育种 / 傅廷栋主编. —武汉: 湖北科学技术出版社, 2019.6

ISBN 978-7-5706-0582-8

I. ①杂… II. ①傅… III. ①杂交—油菜—遗传育种
IV. ①S634.303.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2019) 第 018527 号

策划编辑: 赵襄玲 曾凡亮

责任编辑: 赵襄玲 兰季平 刘 辉

封面设计: 胡 博

出版发行: 湖北科学技术出版社

电话: 027-87679468

地 址: 武汉市雄楚大街 268 号

邮编: 430070

(湖北出版文化城 B 座 13-14 层)

网 址: [http: //www.hbstp.com.cn](http://www.hbstp.com.cn)

印 刷: 武汉市金港彩印有限公司

邮编: 430023

787×1092 1/16

16.25 印张 320 千字

2019 年 6 月第 1 版

2019 年 6 月第 1 次印刷

定价: 168.00 元

本书如有印装质量问题 可找本社市场部更换

《杂交油菜的遗传与育种》

编 委 会

主 编：傅廷栋

副主编：沈金雄 易 斌

编 委：（按姓氏笔画排序）

王汉中 马朝芝 文 静 华 玮

刘 静 杨光圣 李殿荣 李树林

汪 波 沈金雄 易 斌 周广生

官春云 涂金星 傅廷栋

前 言

正当全国庆祝改革开放 40 周年的欢庆时刻,《杂交油菜的遗传与育种》一书付梓,是巧合,也是机遇吧!

早在 20 世纪 60 年代后期,我国就开展杂交油菜育种研究,但杂交油菜应用于生产实践是在 80 年代中期。杂交油菜从无到有,经历 40 年,种植面积已占全国油菜总面积(700 万 hm^2)的 70%(约 500 万 hm^2),可以说我国杂交油菜是乘着改革开放的东风而迅速发展的。

1972 年华中农业大学在国际上首次发现油菜波里马细胞质雄性不育(Pol CMS),1976 年湖南省农科院实现三系配套,Pol CMS 被公认为是“第一个有实用价值的油菜雄性不育类型”(Fang and Mcvetty,1987;Robbelen,1991),被国内外广泛应用于育种实践。1985 年陕西农垦中心育成国际上第一个油菜三系杂交种“秦油 2 号”并大面积推广,是世界杂交油菜实用化的标志。1988 年国外利用 Pol CMS 育成 Hyola 38、Hyola 40 等第一批双低杂交种。2000—2016 年中国通过国家审定油菜品种 299 个,其中杂交种 256 个,占 85.6%,常规品种 43 个,占 14.6%。经过大约 40 年的时间,中国杂交油菜种植面积占总面积 70%,世界杂交油菜种植面积约占总面积的 60%,说明油菜是应用杂交种发展最快的大田作物。

我主编的《杂交油菜的育种与利用》,第一版是 1995 年,第二版是 2000 年。杂交油菜研究与应用又经过了近 20 年的时间,有很多新发展和新成果,这次出版的《杂交油菜的遗传与育种》一书,是在原基础上进行修改、补充和扩展,以供读者参考。有不足之处,请批评、指正。

中 国 工 程 院 院 士
第三世界国家科学院(TWAS)院士
华 中 农 业 大 学 教 授



2018 年 12 月

目 录

绪言	1
参考文献	4
第一章 杂种优势的概念与油菜杂种优势的表现	6
第一节 杂种优势的概念	6
一、什么叫杂种优势?	6
二、杂种优势的划分	6
三、杂种优势的度量方法	7
第二节 油菜杂种优势的表现	7
一、营养生长的杂种优势	7
二、生理特性的杂种优势	9
三、抗逆性的杂种优势	13
四、生育期的杂种优势	16
五、产量及其相关性状的杂种优势	16
六、品质性状的杂种优势	19
参考文献	22
第二章 杂种优势的遗传学基础	24
第一节 杂种优势的遗传学解释	24
一、显性假说	25
二、超显性假说	26
三、杂种优势机制的研究进展	27
第二节 亲本的纯化与杂种优势	29
一、自交与杂种优势	29
二、利用单倍体获得纯化亲本	33
第三节 配合力与杂种优势	35
一、配合力的概念	35
二、油菜配合力的分析和杂种优势利用	36
参考文献	37
第三章 油菜杂种优势利用现状及发展方向	39
第一节 甘蓝型油菜含油量性状的遗传基础及其调控	39
第二节 甘蓝型油菜含油量的遗传改良	40
第三节 油菜含油量性状杂种优势	41
参考文献	42

第四章 油菜细胞质雄性不育及其杂种	45
第一节 细胞质雄性不育的遗传	46
一、细胞质雄性不育三系的遗传方式	46
二、油菜细胞质雄性不育的叶绿体 DNA 与线粒体 DNA	47
三、油菜细胞质雄性不育产生的分子机制	49
第二节 油菜细胞质雄性不育的类型	51
一、萝卜胞质雄性不育型	51
二、nap 胞质不育型	53
三、波里马胞质不育型	54
四、陕 2A 胞质不育型	55
五、tour 胞质不育型(原称 AnaCMS)	56
六、其他细胞质不育型	56
第三节 油菜细胞质的鉴定、不育胞质分类及其效应	59
一、油菜细胞质类型的鉴定	59
二、不育细胞质的分类	61
三、油菜不育胞质和核质效应研究	64
第四节 油菜细胞质雄性不育恢复基因的遗传及作用机制	65
一、恢复基因的来源	66
二、恢复基因的数目	67
三、恢复基因的等位性鉴定	69
四、恢复基因的作用机制(CMS 育性恢复的分子机制)	70
第五节 油菜细胞质雄性不育的解剖学特点	72
第六节 环境对油菜细胞质雄性不育的影响	73
第七节 油菜细胞质雄性不育三系选育的原理与方法	76
一、油菜雄性不育胞质的来源及其选育	76
二、保持系的选育	76
三、恢复系的选育	78
参考文献	80
第五章 油菜细胞核雄性不育杂种	90
第一节 油菜核不育型的来源、类型及细胞学研究	90
一、油菜核不育材料的来源	90
二、油菜核不育的育性表现类型	91
三、油菜核不育败育过程的细胞学研究	93
第二节 油菜核不育的遗传	93
一、隐性核不育的遗传	94
二、显性核不育的遗传	96
三、核不育株类型的鉴别	101
第三节 核不育两型系和恢复系的选育	102

一、两型系的选育	102
二、恢复系的选育	107
第四节 利用油菜细胞核雄性不育研究的新进展	107
一、油菜隐性核不育的遗传标记研究	108
二、隐性核不育三系法研究进展	110
三、转基因性不育的利用	114
参考文献	115
第六章 油菜自交不亲和系杂种	118
第一节 自交不亲和的一般特点	118
一、自交不亲和的概念及分布	118
二、自交不亲和的分类	119
三、孢子体和配子体自交不亲和的遗传特征	121
四、自交不亲和识别反应的细胞学特征	123
第二节 油菜的自交不亲和性	124
一、甘蓝和白菜的自交不亲和性	124
二、油菜(甘蓝型油菜)自交不亲和系的创建	129
三、油菜的 S 单倍型及 S 位点基因	132
四、油菜自交不亲和的信号传导途径	133
第三节 油菜自交不亲和的鉴定、克服和大量繁殖方法	135
一、油菜自交不亲和性鉴别方法	135
二、油菜自交不亲和性的克服方法	145
三、盐水大量繁殖油菜自交不亲和系的方法	152
第四节 油菜自交不亲和杂种选育与利用	157
一、利用油菜自交不亲和系配制杂种的途径	157
二、油菜自交不亲和系的选育方法	161
三、自交不亲和两系杂种的选育与利用进展	164
参考文献	168
第七章 化学杀雄杂种与其他利用途径	177
第一节 油菜化学杀雄的意义和机制	177
一、油菜化学杀雄的意义	177
二、油菜化学杀雄的机制	177
第二节 油菜化学杀雄剂种类和使用方法	181
一、油菜化学杀雄剂	181
二、油菜化学杀雄适宜时期	186
三、油菜化学杀雄喷药次数	188
四、喷药方法	188
第三节 油菜化学杀雄制种技术	188
一、隔离区选择	189

二、播种育苗	189
三、父母本配置	189
四、栽培管理	189
五、母本杀雄	189
六、除去母本中可育株及辅助授粉	189
七、收获	190
第四节 油菜天然杂交种的研究	190
第五节 油菜综合杂交种的研究	192
第六节 油菜杂种 F ₂ 代利用的研究	193
参考文献	194
第八章 强优势组合的筛选与杂种种子生产	197
第一节 强优势组合选配的原则和方法	197
一、杂交组合亲本亲缘关系要远	197
二、杂交组合亲本配合力要高	198
三、杂交组合亲本性状间差异要大	198
四、杂交组合亲本综合性状要好,优缺点要互补	199
五、杂交组合亲本之间性状有累加作用	200
六、将特殊种质基因导入杂交亲本	200
第二节 组合试验与示范	200
一、组合观察试验	201
二、组合预备试验	201
三、组合正式试验	201
四、组合区域试验和生产示范	202
第三节 繁殖制种的环境、亲本和媒介系统	202
一、环境系统	203
二、亲本系统	204
三、媒介系统	205
第四节 杂交油菜亲本的提纯和繁殖技术	206
一、雄性不育系三系亲本的提纯和繁殖技术	206
二、核不育两型系二系法和三系法制种的亲本提纯和繁殖技术	210
三、自交不亲和系杂种制种亲本的提纯和繁殖技术	211
第五节 杂交油菜制种技术	211
一、细胞质雄性不育“三系”杂交油菜制种技术	211
二、核不育两型系油菜杂交制种技术	216
三、自交不亲和系杂交油菜制种技术	217
参考文献	217
第九章 杂交油菜栽培技术	219
第一节 我国油菜栽培方式发展简史	219

一、我国油菜栽培方式变迁	219
二、直播栽培和育苗移栽的优缺点	220
第二节 直播油菜“五密”栽培技术	220
一、“五密”栽培技术的核心内容	221
二、“五密”栽培技术的密度及株行配置	224
三、“五密”栽培技术的肥料运筹和调控	224
第三节 机械移栽技术	227
第四节 杂交油菜多功能利用	229
参考文献	232
附录	238
附录 A 秦油 2 号及其亲本“三系”种子质量分级标准(陕西省地方标准)	238
附录 B 利用酯酶同工酶谱鉴定秦油 2 号及新培育杂交种种子纯度的方法	239
附录 C 分子标记检测油菜种子纯度的操作流程	242
附录 D 油菜 SNP 芯片分型流程	244
参考文献	247

绪 言

油菜是我国主要的油料作物。目前我国油菜栽培面积约 700 万 hm^2 , 面积和总产均占世界 1/4, 是继加拿大之后世界第二油菜生产大国。由于冬油菜是唯一的冬季油料作物, 可利用冬闲土地发展油菜生产, 加上它在轮作中有重要地位, 以及欧洲利用油菜油生 产生物柴油等原因, 所以世界油菜面积还在逐年扩大。

我国油菜品种经历了几个重大变革: ①20 世纪 60 年代, 白菜型油菜改革为甘蓝型油 菜, 代表性品种是中油 821; ②20 世纪 80—90 年代, 甘蓝型双高(高芥酸、高硫苷)品种改 革为双低(低芥酸、低硫苷)品种; ③20 世纪 90 年代以后, 双低常规品种改革为双低杂交 种。2010 年前后, 我国双低品种约占油菜总面积 90%, 双低杂交种约占油菜总面积 70%。从 20 世纪 60 年代开始, 加拿大与欧洲各国都先后开展了油菜品质育种研究, 80 年代初, 这些国家都普及了单低、双低优质品种。我国在 20 世纪 80 年代前后, 才引进优 质资源开展工作, 90 年代后期已普及双低品种。油菜食用油品质改良的重点是降低脂肪 酸中芥酸的含量, 即将芥酸含量从占脂肪酸总量的 40%~45%降至 1%左右(工业用油则 要求芥酸含量超过 55%), 以提高具有重要营养价值的油酸、亚油酸含量。菜籽饼粕品质 改良的重点是降低菜籽中有害物质硫代葡萄糖苷(简称硫苷)的含量, 使过去主要用作肥 料的高硫苷(硫苷含量为 80~200 $\mu\text{mol/g}$ 饼)菜籽饼(表 0-1), 改造成为能做优质饲料的 低硫苷(硫苷含量低于 30 $\mu\text{mol/g}$ 饼)菜籽饼。

表 0-1 油菜油中各种脂肪酸和菜籽饼中硫苷的平均含量

品种类别	油菜油中脂肪酸组成/%							菜籽中硫 苷总含量 /($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$)
	棕榈酸 C16 : 0	硬脂酸 C18 : 0	油酸 C18 : 1	亚油酸 C18 : 2	亚麻酸 C18 : 3	廿碳烯酸 C20 : 1	芥酸 C22 : 1	
双高品种	4.0	1.5	17.0	13.0	9.0	14.5	41.0	80~200
双低品种	4.0	1.5	50.0~73.0	15.0~27.0	9.0~10.0	<1.0	<1.0	<30

1985—1990 年, 我国虽然也育成一些单、双低常规品种, 但在产量、抗性或熟期上, 与 常规非优质双高(高芥酸、高硫苷)品种相比, 还有一定差距。为了达到优质与高产的目 的, 大幅度提高优质品种的产量, 国内外油菜育种家一致认为, 开展油菜杂种优势利用研 究, 把优质育种与杂种优势育种结合起来, 即“杂优+优质”, 选育优质杂交种是油菜育种的 主攻方向。

利用油菜杂种优势, 与别的大田作物相比, 更有其特点: ①杂种优势强, 增产效果显 著。国内外研究证明, 优良的油菜杂种组合, 一般可增产 20%~30%, 甚至更高(孙逢吉,

1943; Olsson, 1955; Schuster, 1969; Thompson, 1972; 华中农业大学油菜育种组, 1977; Shiga, 1976; Morice, 1979; 李树林等, 1980; Hutcheson, 1981; Sernyk 等, 1983)。②杂种制种技术易于掌握, 制种产量高而稳定。由于油菜花期长(30 天左右), 花龄长(3~5 天), 花器外露, 有利于父、母本花期相遇和传粉结实; 也由于油菜是无限花序, 分枝性强, 不但可通过分期播种, 而且可通过摘薹等措施, 有效地调整父、母本花期, 因此, 一般制种地每公顷产杂种都在 750~1000kg, 高的可达 1500kg 以上。③繁殖系数高, 种子成本低。1hm² 制种地按生产 1000kg 杂种计算, 能供 150~500hm² (直播的用种量要多一些, 育苗移栽的用种量少一些) 大田用种, 每公顷大田种子成本仅 60~200 元。因此, 推广杂交油菜, 投资少, 效益大, 有广阔的应用前景。

由于这些原因, 自 20 世纪 80 年代以来, 各国学者都十分重视利用油菜杂种优势的研究。第六届国际油菜会议(1983, 巴黎)、第七届国际油菜会议(1987, 波茨南) 和上海国际油菜科学讨论会(1990) 都对油菜杂种优势利用进行了专题讨论, 并认为选育杂交油菜是当前油菜育种的重要目标。在世界范围内, 20 世纪 90 年代是杂交油菜开始大面积应用的年代。

20 世纪 60 年代末至 70 年代初, 我国许多油菜育种单位都先后开展了油菜杂种优势的研究, 取得了许多重要成果, 在国际上有着重要的影响。主要表现在: ①1972 年傅廷栋等首次发现油菜波里马细胞质雄性不育(Pol CMS), 1976 年, 湖南省农业科学院在国际上最先实现了 Pol CMS 三系配套, Pol CMS 被认为是国际上第一个有实用价值的油菜细胞质雄性不育材料, 为油菜杂种优势的实用化铺平了道路(Robbelen, 1991); 使油菜杂种优势的应用真正用于生产实践; ②国际上第一个通过审定的细胞质雄性不育杂种油菜“秦油 2 号”(李殿荣, 1986) 的育成和大面积推广应用; ③对细胞核雄性不育系杂种(中国农业科学院油料研究所, 1973; 上海市农业科学院油菜研究组, 1973, 1975; 徐义俊, 1978; 顾锡坤等, 1980; 傅寿仲等, 1980; 李树林等, 1990; 潘涛等, 1988, 1990; 侯国佐等, 1990; 王华等, 1993)、自交不亲和系杂种(华中农业大学, 1975; 荆州地区农业科学研究所, 1977; 黎蜀乾, 1978; 张启华等, 1981; 王家训等, 1981)、生态型不育杂种、化学杀雄杂种(湖南农学院, 1979; 潘涛等, 1980; 官春云等, 1981, 1987)、天然杂交种(青海门源农业科学研究所, 1976; 田正科, 1979) 等各种利用途径进行了全方位的研究; ④在应用基础研究上, 发现两对显性基因互作控制核不育及其三系化繁殖、制种遗传模式(李树林等, 1985, 1986; 杜华平等, 1986); 发现两对隐性重叠基因控制核不育的遗传模式(侯国佐等, 1990; 李树林等, 1993); 隐性上位互作基因控制核不育三系繁殖、制种遗传模式的研究(陈凤祥等, 1993, 1995, 1998); 育成甘蓝型油菜自交不亲和系的保持系、恢复系, 并提出三系化繁殖、制种的原理和方法(傅廷栋, 1981); 盐水克服油菜自交不亲和性研究(胡代泽、安彩太等, 1983); 提出油菜起源进化与雄性不育三系选育关系假说(傅廷栋, 1989); 提出应用不育胞质的恢复系制种, 可大大降低 F₁ 代不育株出现频率的观点(李殿荣等, 1990); 孤雌生殖纯化自交系的研究(罗鹏等, 1979), 以及化学杀雄药剂筛选和最佳喷药时期研究(官春云等, 1987); 亚基因杂种优势利用(栗茂腾、孟金陵, 2004) 等。我国在杂交油菜方面的这些研究成果, 对国际油菜杂种优势的研究与应用做出了重要贡献, 产生了深远影响。

利用油菜杂种优势的研究, 从 20 世纪 40 年代开始, 就有比较系统的资料。回顾国际

杂种油菜利用研究的 70 多年历史,大致可分为 4 个阶段。

第一阶段(1940—1970)。孙逢吉(1943)、Ruforf(1950)和 Schuster(1969)等测定了油菜杂种的产量优势,盛永俊太郎(1940)发现甘蓝型油菜核不育,盛永俊太郎等(1949)在欧洲甘蓝型油菜中发现核不育,Olsson(1960)报道了甘蓝型油菜自交不亲和系的研究,四川省农业科学院(1972)报道,于 1965 年发现白菜型油菜“三天 A”和“87A”雄性不育材料,Ogura(1968)发现萝卜细胞质雄性不育材料,都是这一阶段的重要成果。这一阶段主要进行杂种优势的测定、可能利用途径的探讨,可以说是油菜杂种优势利用的探索阶段。

第二阶段(1970—1985)。Shiga(1971,1973)和 Thompson(1972)发现 nap,傅廷栋等于 1972 年发现 Pol CMS,李殿荣(1980)发现陕 2A 等一批油菜细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)材料;Bannerot 等(1974)把萝卜不育细胞质(Ogu CMS)转移到甘蓝型油菜中去,育成萝卜质-甘蓝型油菜不育系;湖南省农业科学院(1976)、李殿荣(1983)分别实现了 Pol CMS 和陕 2A 细胞质雄性不育的三系配套,雄性不育三系杂种(崔德诉等,1979;李殿荣,1985)、自交不亲和系杂种(华中农业大学,1977)、细胞核雄性不育杂种(顾锡坤等,1980;上海市农业科学院油菜研究组,1978,1980)和化学杀雄杂种(湖南农学院油菜杂优利用研究组,1979;官春云等,1981;潘涛等,1983)开始试种、示范。这一阶段主要进行雄性不育系和自交不亲和系及其杂种、化学杀雄杂种的选育,并开始杂种生产示范,可以说是利用油菜杂种优势的准备阶段。

第三阶段(1985—1994)。秦油 2 号(李殿荣,1986)、Hyola 40 和 Hyola 401(加拿大 Garst 公司,1989,1991)、华杂 2 号(华中农业大学,1992)、华杂 3 号(华中农业大学,1994)、川油 12 号(四川省农业科学院,1992)等细胞质雄性不育系杂种,油研 3 号(贵州省油料作物研究所,1991)、HC120(加拿大 King Agro 公司,1991)等自交不亲和系杂种,蜀杂 1 号(潘涛等,1989)等细胞核雄性不育系杂种以及蜀杂 2 号(四川大学,1990)等化学杀雄杂种,通过审定、登记,并在生产上推广。德国第一个 MSL 核不育杂种于 1994 年注册,并大面积推广。1985—1994 年 10 年中,世界各国育成各类型杂交种 33 个(中国 22 个),其中细胞质三系杂种 22 个,有 17 个注明细胞质来源,13 个为 Pol CMS 杂种,核不育等其他类型杂种 11 个。到 1994 年我国杂交油菜面积已超过 2000 万亩($1 \text{ 亩} \approx 667 \text{ m}^2$),约占我国总油菜面积的 20%。可以说是杂交油菜的实用阶段。

第四阶段(1995 至今)。新的不育系统实用化,提高了制种纯度和产量,如法国第一个萝卜细胞质(Ogu CMS)于 1997 年应用于生产,Bayer 公司的转基因核不育(PGS 系统)杂种于 1997 年应用于生产。目前欧洲以萝卜质(Ogu CMS)不育三系为主,加拿大以转基因核不育(PGS 系统)杂种为主,中国波里马细胞质 CMS(Pol CMS)与陕 2A 杂种仍占 60%以上。其次是核不育杂种和化杀杂种。杂种优势与品质改良紧密结合,国内外育成的杂交种基本都是优质(双低)杂种。杂交种种种植面积迅速扩大,到 2016 年,杂交油菜占各国总油菜面积:加拿大 90%以上,中国 70%左右,欧洲 70%,澳大利亚 20%,印度杂交种面积不大,估计全世界杂交种已占 60%。说明这一阶段是油菜杂种优势利用进一步发展和提高的阶段。

我们预计,在今后二三十年内,随着品质(包括高油分)、抗性育种、株型育种和杂优育种研究的发展,特别是生物技术在油菜育种中的广泛应用,将促进品质育种、抗性育种与

杂优育种在发展中进一步结合,使油菜杂种优势的研究与利用进入一个新的发展阶段。

如果说高芥酸、高硫苷杂种秦油 2 号是杂交油菜的第一代产品的话,那么低芥酸杂交油菜就是第二代产品,双低杂交油菜就是第三代产品。我国油菜育种工作者正在研究、探索着第四代产品和构思着第五代产品,并开展相应的基础研究和材料准备工作,满怀信心地迎接未来新的挑战。

(傅廷栋)

参 考 文 献

- [1] 上海市农业科学院油菜研究组. 油菜雄性不育两型系的选育[J]. 上海农业科技, 1978(17):7-9.
- [2] 王家训,周国林,朱朝富,等. 甘蓝型油菜自交不亲和系的选育及其利用价值[J]. 中国油料, 1981(2):14-17.
- [3] 王华,侯国佐,赵继献. 甘蓝型油菜隐性细胞核不育材料及双低转育研究[J]. 中国油料, 1993(1):1-2,6.
- [4] 中国农业科学院油料所油菜雄性不育系研究小组. 油菜雄性不育及杂种优势利用情况简报[J]. 油料作物科技, 1973(3):54-57.
- [5] 田正科. 白菜型油菜自交迟钝特性在杂种生产中的利用[J]. 青海农林科技, 1979(4):14-15.
- [6] 四川省农业科学院油菜研究室. 油菜雄性不育及杂种优势利用研究[J]. 四川农业科技动态, 1972(2):1-4.
- [7] 四川省农业科学院油菜研究室. 油菜雄性不育研究[J]. 油料作物科技, 1973(3):48-51.
- [8] 李殿荣. 甘蓝型油菜三系选育初报[J]. 陕西农业科学, 1980(1):26-29.
- [9] 李殿荣. 甘蓝型油菜雄性不育系、保持系、恢复系选育成功并已大面积推广[J]. 中国农业科学, 1986(5):94.
- [10] 李殿荣,夏永真. 甘蓝型油菜雄性不育三系选育的遗传研究[J]. 作物研究, 1990,4(3):20-26.
- [11] 李树林,钱玉秀. 杂交油菜组合比较试验[J]. 上海农业科学, 1980(5):8-9,26.
- [12] 李树林,钱玉秀,吴志华. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育的遗传规律探讨及其应用[J]. 上海农业学报, 1985,1(2):1-12.
- [13] 李树林,钱玉秀,吴志华. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育性的遗传验证[J]. 上海农业学报, 1986,2(2):1-8.
- [14] 李树林,周熙荣,周志疆,等. 显性核不育油菜的遗传研究[J]. 作物研究, 1990,4(3):27-32.
- [15] 李树林,周志疆,周熙荣. 甘蓝型油菜隐性核不育 S45 AB 的遗传[J]. 上海农业学报, 1993,9(4):1-7.
- [16] 华中农学院农学系. 杂交油菜——甘蓝型油菜自交不亲和系杂种[J]. 油料作物科技, 1977(4):48-58.
- [17] 杜华平,李树林. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育三系利用探讨[J]. 上海农学院学报, 1986(4):293-297.
- [18] 陈凤祥,胡宝成,李成,等. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育性的遗传研究[J]. 作物学报, 1998,24(4):431-438.
- [19] 张启华. 北方甘蓝型油菜自交不亲和系杂种优势的初步研究[J]. 陕西农业科学, 1981(3):48-50.
- [20] 罗鹏,苏静娟,兰泽蓬. 诱发孤雌生殖在杂交油菜生产上的初步应用[J]. 中国油料, 1979(2):21-24.
- [21] 青海省门源农业科学研究所. 油菜天然杂种增产显著[J]. 遗传与育种, 1976(6):19.
- [22] 官春云,王国槐,赵均田,等. 杀雄一号诱导油菜雄性不育效果及其机理的初步研究[J]. 遗传, 1981(5):15-17.
- [23] 胡代泽,安彩太,董惠珍,等. 用化学方法克服油菜自交不亲和性研究[J]. 中国油料, 1983(2):1-5.
- [24] 侯国佐,王华,张瑞茂. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育材料 117A 的遗传研究[J]. 中国油料, 1990(2):

- 7-11.
- [25] 徐义俊. 杂交油菜二系二级采种[J]. 农业科技通讯, 1978(3):22-24.
- [26] 顾锡坤, 唐桂英, 龚仁才, 等. 甘蓝型油菜胞核雄性不育两用系的选育与利用[J]. 中国油料, 1980(1):14-18.
- [27] 崔德诉, 邓锡兴. 甘蓝型杂交油菜的研究利用[J]. 中国油料, 1979(2):15-20.
- [28] 傅廷栋. 论油菜的起源进化与雄性不育三系选育[J]. 中国油料, 1989(1):7-10.
- [29] 傅廷栋, 杨光圣, 马朝芝, 等. 杂交油菜杂种优势利用研究的历史、现状与展望[M]//周光召. 科技进步与学科发展(下册). 北京:中国科学技术出版社, 1998. 742-748.
- [30] 傅寿仲, 伍貽美. 甘蓝型油菜细胞核雄性不育“两用系”的利用[J]. 江苏农业科学, 1980(2):35-37.
- [31] 湖南省油菜杂优协作组. 甘蓝型油菜雄性不育系湘一型及其恢复系的选育[J]. 湖南农业科技, 1976(5):15-19.
- [32] 湖南农学院油菜杂优利用课题组. 甘蓝型油菜化学杀雄利用杂种优势的初步研究[J]. 农业科技通讯, 1979(11):19.
- [33] 潘涛, 罗鹏. 孤雌杂交油菜的化学杀雄与制种研究[J]. 四川大学学报, 1983(3):100-108.
- [34] 潘涛, 赵云. 甘蓝型双低油菜核不育两用系的选育研究[J]. 作物研究, 1990, 4(3):47-49.
- [35] 潘涛, 罗鹏, 李惠筠, 等. 油菜化学药物诱发雄性不育及其杂种一代优势鉴定[J]. 中国油料, 1984(3):26-29.
- [36] 潘涛, 曾凡亚, 吴书惠, 等. 甘蓝型低芥酸油菜雄性不育两用系的选育与利用[J]. 中国油料, 1988(3):5-8.
- [37] 黎蜀乾. 甘蓝型油菜自交不亲和系杂种选育初报[J]. 四川农业科技, 1978(5):25-28.
- [38] 盛永俊太郎. 菜种农林三号型に偶发ちる不稔个体[J]. 遗传学杂志, 1940, 16(2):72-74.
- [39] 盛永俊太郎, 栗山英雄. ブテシカ (*B. napus*) に起った遗传性不稔[J]. 遗传学杂志, 1949, 24(1-2):35-36.
- [40] FU T D. Breeding of maintainer and restorer of self-incompatible lines of *Brassica napus*[J]. Eucarpia Cruciferae Newsletter, 1981(6):9-11.
- [41] FU T D, YANG G S, YANG X N, et al. Rapeseed varieties and improvement in China[J]. GCIRC Bulletin, 1997(14):90-95.
- [42] BONNET A. Introduction et utilisation d'une stérilité mâle cytoplasmique dans des variétés précoces européennes de radis *Raphanus sativus* L. [J]Ann Amélior. Plantes, 1975, 25:381-397.
- [43] OLSSON G. Self-incompatibility and outcrossing in rape and white mustard[J]. Heredity, 1960, 46:241-252.
- [44] SCHUSTER W. Vargleich von zwei Zuchtverfahren in der Erhaltungszucht von Winterraps[J]. Z Pflanzenzuchtg, 1969(62):47-62.
- [45] SERNYK J L, STEFANSSON B R. Heterosis in summer rape (*B. napus*)[J]. Can J Plant Sci, 1983(63):407-413.
- [46] SHIGA T, BABA S. Cytoplasmic male sterility in rape plant (*B. napus*)[J]. Jap J Breed. 21 Suppl., 1971(2):16-17.
- [47] SHIGA T, BABA S. Cytoplasmic male sterility in oil seed rape (*B. napus*) and its utilization to breeding[J]. Jap J Breed, 1973, 23(4):187-197.
- [48] TAKAGI Y. Monogenic recessive male sterility in oil rape (*B. napus*) induced by gama irradiation [J]. Z Pflanzenzuchtg, 1970, 64:242-247.
- [49] THOMPSON K F. Cytoplasmic male sterility in oil seed rape[J]. Heredity, 1972(29):253-257.

第一章 杂种优势的概念与油菜 杂种优势的表现

第一节 杂种优势的概念

一、什么叫杂种优势？

沙尔(Shull, 1907, 1914)提出“杂种优势”(heterosis)术语, 随后又提出“杂种优势就是大小、产量、生活力之增加”。这个解释后来从两个方面得到补充: 一是进化论者认为, 杂种优势也应包括生存(适应、选择、繁殖等)方面的优越性; 二是鲍尔斯(Powers)(1940)提出杂种优势应包括负杂种优势的内容。

因此, Mackey J. (1974)认为, 现代杂种优势的概念至少可以从下面 3 个方面来划分。

(1)方向。①正的杂种优势; ②负的杂种优势。

(2)功能。①繁茂的杂种优势; ②适应的杂种优势; ③选择的杂种优势; ④繁殖的杂种优势。

(3)通过有性时期的遗传传递。①不稳定的杂种优势(如显性、超显性基因作用的杂种优势); ②稳定的杂种优势(如基因上位性作用的杂种优势)。

上述 3 个方面, 实际上反映了广义的杂种优势概念。由于杂种优势的表现是复杂的, 原因也是多种多样的, 因此, 要对“杂种优势”下一个十分确切的定义, 也是不容易的。一般育种工作者都倾向于沙尔原来的定义, 认为杂种优势是杂种比亲本在大小、产量、生活力等方面的优越性。也就是说, 两个遗传特性不同的亲本有性杂交, 产生的杂种一代(F_1 代), 在生长势、抗逆性和产量性状等方面优于双亲的现象, 称之为杂种优势。

二、杂种优势的划分

根据调节体系把杂种优势划分为染色体组的杂种优势、细胞质杂种优势和不遗传的母体的杂种优势三种, 但表现最明显和利用价值最大的是染色体组的杂种优势。

(1)染色体组的杂种优势。

非等位基因的杂种优势: ①超亲杂种优势; ②重组杂种优势; ③上位性杂种优势。

等位基因的杂种优势: ①显性杂种优势; ②超显性杂种优势。

(2)细胞质杂种优势(杂种优势不仅表现为核内基因之间的互作, 而且也表现在细胞核与细胞质之间的互作)。

(3)不遗传的母体的杂种优势(这种效应不是通过遗传成分传递, 而是通过母体对子代的影响而起作用, 如母体对一些种子大小、胚乳特性等有决定性影响)。

三、杂种优势的度量方法

如何度量杂种优势的大小,对研究和利用杂种优势是十分重要的。一般度量杂种优势的方法主要有:

(1)平均优势。用杂种 F_1 代值与双亲平均值做比较,来表示杂种优势的大小。

$$\text{平均优势} = \frac{F_1 - \text{双亲平均值}}{\text{双亲平均值}} \times 100\%$$

(2)超亲优势。用杂种 F_1 代值与双亲中表现较优的一个亲本值(高亲值)做比较,以表示杂种优势的大小。

$$\text{超亲优势} = \frac{F_1 - \text{双亲平均值}}{\text{较好亲本}} \times 100\%$$

(3)超标优势。又称竞争优势或对照优势。是用杂种 F_1 代值与对照品种(推广品种)值进行比较,以表示杂种优势的大小。

$$\text{超标优势} = \frac{F_1 - \text{双亲平均值}}{\text{对照品种值}} \times 100\%$$

(4)显性程度。杂种 F_1 代值超过高亲值,为正向优势(以++表示); F_1 代值介乎双亲平均值与高亲值之间,为正向部分显性(以+表示); F_1 代值介乎双亲平均值与低亲值之间,为负向部分显性(以-表示); F_1 代值低于低亲值,为负向优势(以--表示)。如油菜单株产量,甲亲本 10g,乙亲本 8g,双亲平均 9g,若 F_1 代为 11g,为正向优势;若 F_1 代为 9.5g,为正向部分显性;若 F_1 代为 8.8g,为负向部分显性;若 F_1 代为 7.5g,则为负向优势。

一般而言,在遗传研究或对某性状的优势大小进行研究时,多用平均优势和超亲优势以表示优势大小。在生产上,某一杂种组合能否推广应用,其表现(如产量)不仅要优于双亲平均值,而且必须优于正在大面积推广的对照品种,因此,用超标优势来表示其优势大小,更有实用价值。

第二节 油菜杂种优势的表现

油菜杂种比其双亲有明显的优势,这是大家公认的客观事实。这里,我们着重讨论油菜杂种优势在不同性状、特性的表现特点和程度,为进一步分析油菜杂种优势的构成,充分利用各种性状、特性的杂种优势提供依据。

一、营养生长的杂种优势

油菜杂种在幼苗期就表现出明显的杂种优势。肖成汉等(1992)测定了 3 个细胞质雄性不育三系杂种及其亲本幼苗的生长情况,结果如表 1-1 所示。

杂种幼苗的幼根长度、侧根数目和子叶面积均有十分显著的杂种优势,反映油菜杂种从幼苗开始就有较强的吸收和合成能力。

油菜根系生长的杂种优势,不仅表现在幼苗期,而且表现在以后各个时期。李纯等 1980 年用盆栽法研究了甘蓝型油菜自交不亲和系杂种“211×华油 8 号”的根系生长情况,测定了根颈粗、单株根鲜重、单株根干重和单株根体积等四项指标。1 月 20 日测定,