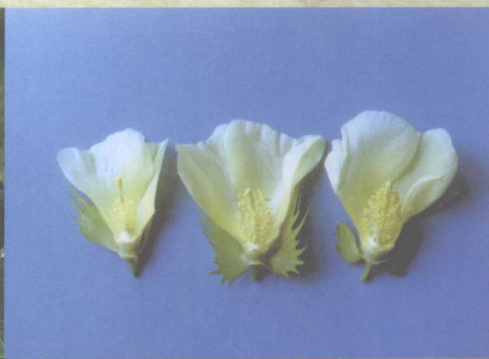


三系杂交棉

——棉花细胞质雄性不育的研究与利用

王学德 著



科学出版社

社

5562
98

三系杂交棉

——棉花细胞质雄性不育的研究与利用

王学德 著



GD 01595413

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是在系统总结作者二十余年对三系杂交棉的研究成果和实践经验的基础上写成的,既阐述了棉花细胞质雄性不育和杂种优势的生物学基础,又介绍了三系杂交棉育种、制种和高产栽培等方面的关键技术。书中对棉花细胞质雄性不育的机理,从细胞学、遗传学和分子生物学等角度进行较深入的探讨,并采用较多的图和表,便于读者的理解和识别。

本书理论与实践紧密结合,对于从事作物遗传育种和栽培的科研、教学和农业技术推广的人员,以及高等院校农学相关专业师生,均具有良好的参考价值。

图书在版编目(CIP)数据

三系杂交棉:棉花细胞质雄性不育的研究与利用/王学德著. —北京:科学出版社, 2011

ISBN 978-7-03-031262-4

I. ①三… II. ①王… III. ①杂交棉-研究 IV. ①S562

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 101178 号

责任编辑:王海光 景艳霞/责任校对:纪振红

责任印制:钱玉芬/封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011 年 6 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2011 年 6 月第一次印刷 印张:18 1/2 插页:4

印数:1—1 200 字数:427 000

定价:68.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

三系杂交棉是指利用棉花细胞质雄性不育系、保持系和恢复系，通过三系法制种而产生的杂种第一代棉花，其杂种优势利用是提高棉花产量和品质的有效途径之一。我国三系杂交棉的研究，虽起步较晚，但进展较快，近年来育成的新组合不断涌现。可以预期，三系杂交棉将像三系杂交水稻、三系杂交玉米和三系杂交油菜一样，具有很好的发展前景。与其他作物相比，棉花三系法制种具有三个突出的优点：①不育系为无花粉不育类型，育性稳定，不受气候等环境的影响，可保证杂交种的纯度；②棉花开花期长达两个月，基本不存在制种时花期不遇的现象，制种产量有保证；③棉花生态适应性广，育成的组合可在各地种植，种子产业化效益明显。所以，三系杂交棉引起人们的兴趣是必然的。

作者对此研究的兴趣源于 20 世纪 70 年代在农村插队落户期间看到的三系杂交水稻和三系杂交玉米生产，当时作为农业生产技术员对植物雄性不育和杂种优势深感神秘。幸运的是，1978~1996 年作者先后在浙江农业大学学习，在浙江省农业科学院从事科研工作，在南京农业大学攻读硕士、博士学位，以及在武汉大学做博士后期间得到了系统的学习和训练，特别是在硕士、博士生导师潘家驹教授和博士后导师朱英国院士的指导下，对棉花细胞质雄性不育的机理和三系杂交棉育种进行了较广泛的研究，积累了较丰富的研究数据和种质。自 1997 年从武汉大学博士后科研流动站出站并于浙江大学任教以来，在学校、学院和系的有关领导，尤其是在作物遗传育种学科带头人季道藩教授和朱军教授的关心和支持下，本研究方向先后得到了浙江省科技厅、国家科技部、教育部和国家自然科学基金的资助，促使研究更趋深入和广泛，内容涉及棉花细胞质雄性不育的细胞学、遗传学和分子生物学，以及三系杂交棉的育种学和栽培学。因此，本书是作者 20 余年来对三系杂交棉研究的总结，也是对支持过本课题研究的相关职能部门领导和导师的汇报。

在研究期间，本课题组招收过近 30 名研究生，如蒋淑丽、李悦有、徐亚浓、李晓、孙志栋、朱云国、赵向前、倪西源、程超华、张小全、华水金、朱伟、张昭伟、邵明彦、蒋培东、王晓玲、袁淑娜、解海岩、张海平、倪密、刘英新、文国吉、赵亦静、诺林、范凯、张改霞等，他们的刻苦钻研精神和创新思想对本研究的深入进行起到极其重要的作用，研究工作对他们的成长也有过良好的影响。如今他们已成为高校、科研单位或管理部门的骨干。可以说，这也是本课题的成果之一。

近年来，三系杂交棉在我国已受到广泛重视，参与研究的科学家不断增多。我们相信，随着研究的深入，三系杂交棉在棉花杂种优势利用中将起主导作用。但在目前，与水稻、玉米、油菜等农作物比较，棉花在该领域的研究仍显滞后，尚有许多问题需要研究解决，需要更多的人参与。有兴趣的读者可凭单位介绍信向我们索取本书中涉及到的三系杂交棉的种质（e-mail: cottonbreeding@zju.edu.cn），通过合作一方面使三系杂交

棉的研究更加广泛和深入，另一方面也可对本书中的研究结果和观点做进一步的验证和提升。

虽然课题组积累了一定的研究资料和数据，但在写作过程中仍感不足，本书只是研究工作的阶段性总结，为的是抛砖引玉，书中的观点不一定成熟，又由于作者的学识有限，疏漏在所难免，敬请有识之士批评指正。

著 者

2011年4月于浙江大学紫金港校区

目 录

前言

第一章 杂交棉	1
第一节 棉花杂种优势利用的简史	1
第二节 杂交棉的优势表现	5
第三节 棉花杂种优势产生的原因	12
第四节 棉花杂种优势的利用途径	16
参考文献	21
第二章 棉花细胞质雄性不育和三系杂交棉	24
第一节 植物细胞质雄性不育的概念	24
第二节 棉花细胞质雄性不育	27
第三节 三系杂交棉	37
参考文献	41
第三章 棉花细胞质雄性不育的细胞学基础	43
第一节 棉花正常花药的结构与花粉的发育	43
第二节 棉花不育花药的细胞学特征	47
第三节 棉花不育花药的超微结构变异	52
第四节 棉花不育花药的程序性细胞死亡	54
参考文献	61
第四章 棉花细胞质雄性不育的遗传学基础	63
第一节 恢复基因及其遗传效应	63
第二节 恢复基因与育性增强基因间的互作效应	69
第三节 不育系细胞质基因组	73
第四节 不育细胞质的遗传效应	78
第五节 F_1 花粉育性对高温和低温胁迫的反应	84
第六节 外源 GST 基因提高三系杂交棉花粉育性	90
参考文献	105
第五章 棉花细胞质雄性不育的生理生化基础	108
第一节 不育花药的碳水化合物代谢	108
第二节 不育花药的蛋白质及其氨基酸组成	112
第三节 不育花药的内源激素代谢	115
第四节 不育花药细胞色素氧化酶的特点	117
第五节 不育花药的活性氧代谢	124
第六节 棉花细胞质雄性不育的机理	131

参考文献	135
第六章 三系杂交棉的育种	138
第一节 三系杂交棉的亲本选育	138
第二节 三系杂交棉的亲本选配	146
第三节 彩色三系杂交棉的选育	156
第四节 种间三系杂交棉的选育	165
第五节 具标记性状的三系杂交棉的选育	184
参考文献	198
第七章 三系杂交棉的制种	200
第一节 三系的开花习性、传粉媒介与制种	200
第二节 三系杂交棉的制种条件	213
第三节 三系杂交棉的制种	218
第四节 棉花授粉昆虫	233
第五节 三系的提纯复壮和原种生产	244
参考文献	258
第八章 三系杂交棉的栽培	260
第一节 节省种子用量的栽培措施 I —— 营养钵育苗移栽	260
第二节 节省种子用量的栽培措施 II —— 地膜点播栽培	267
第三节 提高结铃率的栽培	274
第四节 防止早衰的栽培	282
参考文献	287

图版

第一章 杂 交 棉

杂交棉 (hybrid cotton) 是指不同遗传组成的两个纯系棉花品种间进行有性杂交而产生的杂种第一代棉花, 常表现为比纯系品种 (inbred cultivar) 有更高的产量和更好的品质, 这是生物界普遍存在的被称为杂种优势 (hybrid vigor, heterosis) 的一种现象。我国目前大面积种植的具有增产优势的杂交水稻、杂交玉米、杂交油菜和杂交棉花等, 均是生物杂种优势利用的成功例子。现在, 利用杂种优势已成为提高植物产量、品质和抗逆性的有效途径。

第一节 棉花杂种优势利用的简史

一、棉花是重要的经济作物

棉花在植物分类学中属被子植物锦葵目 (Malvales)、锦葵科 (Malvaceae)、棉族 (Gossypieae)、棉属 (*Gossypium*)。棉属包括 39 种, 分布在亚洲、非洲、美洲、大洋洲和欧洲, 其中陆地棉 (*G. hirsutum* L.)、海岛棉 (*G. barbadense* L.)、亚洲棉 (*G. arboreum* L.) 和非洲棉 (*G. herbaceum* L.) 4 种为栽培种。目前, 世界上种植的棉种主要是陆地棉, 约占 90%, 海岛棉、亚洲棉和非洲棉种植面积不大, 约占 10%。据国际棉花咨询委员会 (International Cotton Advisory Committee, ICAC) 统计资料 (表 1-1) 显示, 20 世纪 50 年代以来, 世界棉花种植面积常在 3000 万~3700 万 hm^2 变动, 皮棉总产在 1000 万~2500 万 t 波动, 但皮棉单产的总趋势是逐年提高的, 由 1950 年的 233 kg/hm^2 提高到 2007 年的 766 kg/hm^2 。

表 1-1 1950 年以来世界棉花面积、单产和总产

年份	面积 /万 hm^2	单产 /(kg/hm^2)	总产 /万 t	年份	面积 /万 hm^2	单产 /(kg/hm^2)	总产 /万 t	年份	面积 /万 hm^2	单产 /(kg/hm^2)	总产 /万 t
1950	2854	233	665	1960	3245	314	1020	1970	3178	369	1174
1951	3604	234	843	1961	3306	297	983	1971	3302	392	1294
1952	3545	246	874	1962	3263	320	1044	1972	3382	402	1360
1953	3342	271	907	1963	3297	330	1088	1973	3256	418	1362
1954	3345	267	893	1964	3337	345	1150	1974	3329	418	1393
1955	3408	279	951	1965	3313	359	1170	1975	3000	390	1171
1956	3342	275	918	1966	3092	350	1084	1976	3151	393	1239
1957	3203	283	905	1967	3067	351	1078	1977	3497	396	1386
1958	3166	308	976	1968	3169	374	1186	1978	3400	380	1293
1959	3233	318	1029	1969	3266	348	1138	1979	3310	425	1408

续表

年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产 /万 t	年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产 /万 t	年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产 /万 t
1980	3363	411	1383	1990	3304	574	1898	2000	3193	609	1944
1981	3397	442	1500	1991	3468	596	2067	2001	3354	640	2147
1982	3259	444	1448	1992	3226	556	1794	2002	3107	645	2003
1983	3215	451	1449	1993	3043	554	1686	2003	3428	616	2112
1984	3522	546	1925	1994	3212	584	1876	2004	3702	714	2645
1985	3278	533	1746	1995	3659	556	2033	2005	3610	706	2547
1986	2947	518	1527	1996	3409	574	1958	2006	3565	745	2656
1987	3126	563	1761	1997	3386	593	2006	2007	3412	766	2612
1988	3352	546	1830	1998	3293	568	1872	2008	3106	730	2264
1989	3162	549	1737	1999	3194	597	1908	2009	2998	740	2220

数据来源：国际棉花咨询委员会（International Cotton Advisory Committee, ICAC）(<http://www.icac.org/>)。

棉花是世界性的重要经济作物，分布在南纬 32°到北纬 47°，生产棉花的国家和地区有 90 多个，但世界棉花总产的 98% 产自 25 个国家，其中年产 100 万 t 以上的国家有中国、美国、印度、巴基斯坦、巴西和乌兹别克斯坦。棉花纤维是重要的纺织原料，虽然 20 世纪 30~50 年代化学合成纤维的兴起，使棉花等自然纤维的生产和消费受到冲击，但由于棉花纤维具有吸湿、透气、保暖和不带电等突出优点，并恰好与化学合成纤维的缺点互补，棉花在纺织品中的主导地位正在恢复，其消费量现已超过其他各类纤维的消费量。而且，随着化学合成纤维的原料（如石油，不可再生资源）的日趋短缺和价格的不断提高，以及随着人口增长、经济收入增加和人们对自然产品喜好的增加，对棉花这种优质天然纤维（可再生资源）的需求将会有增无减。

棉花纤维占籽棉（纤维、短绒和种子）重量的 35%~40%，棉籽（短绒和种子）占籽棉重量的 65%~60%。除了纤维，棉籽也是重要的农产品。在棉籽中，7%~10% 为短绒，40% 为棉籽壳，50% 为棉仁。棉仁中，油脂含量为 30%，蛋白质含量为 30%~35%。棉籽上的短绒是纺织、医药、火药、造纸等工业的上等原料。棉秆可用来制作纤维板和充当造纸的原料。

中国是产棉大国，从表 1-2 可看出，自 1950 年以来，中国棉花种植面积在年度间变幅不大，常年为 400 万~600 万 hm²。但产量变化很大，表现为逐年提高。在皮棉单产上，由 1950 年的 183kg/hm² 提高到 2009 年的 1288kg/hm²。其中，20 世纪 50 年代的年平均皮棉单产为 247kg/hm²，60 年代为 349kg/hm²，70 年代为 454kg/hm²，80 年代为 732kg/hm²，90 年代为 870kg/hm²，到 21 世纪初（2000~2009 年）增加到 1173kg/hm²。在年总产量上，由 1950 年的 69 万 t 提高到 2009 年的 638 万 t。其中，50 年代的年平均皮棉总产量为 135 万 t，60 年代为 167 万 t，70 年代为 222 万 t，80 年代为 401 万 t，90 年代为 447 万 t，到 21 世纪初（2000~2009 年）增加到 600 万 t。特别是自 1982 年以来，年皮棉总产增幅更大，使我国棉花总产常年居世界第一位。

表 1-2 1949 年以来中国棉花面积、单产和总产

年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产量 /万 t	年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产量 /万 t	年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产量 /万 t
1950	379	183	69	1960	522	203	106	1970	500	456	228
1951	548	188	103	1961	387	207	80	1971	492	428	210
1952	558	234	130	1962	350	215	75	1972	490	401	196
1953	518	227	117	1963	441	272	120	1973	494	518	256
1954	546	195	106	1964	494	338	166	1974	501	483	246
1955	577	263	152	1965	500	417	210	1975	496	480	238
1956	626	231	145	1966	493	474	234	1976	493	417	206
1957	578	284	164	1967	510	462	235	1977	484	423	205
1958	556	354	197	1968	499	473	235	1978	487	446	217
1959	551	311	171	1969	483	431	208	1979	451	489	221
平均	544	247	135	平均	468	349	167	平均	489	454	222
年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产量 /万 t	年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产量 /万 t	年份	面积 /万 hm ²	单产 /(kg/hm ²)	总产量 /万 t
1980	492	476	271	1990	559	807	451	2000	403	1080	435
1981	519	573	297	1991	654	867	568	2001	481	1107	532
1982	583	618	360	1992	684	660	451	2002	418	1177	492
1983	608	762	464	1993	499	750	374	2003	511	951	486
1984	692	905	626	1994	553	785	434	2004	569	1110	632
1985	514	807	415	1995	542	879	477	2005	506	1129	571
1986	431	822	354	1996	472	890	420	2006	541	1247	675
1987	484	876	425	1997	449	1025	460	2007	593	1337	792
1988	553	750	415	1998	446	1009	450	2008	575	1302	749
1989	520	735	379	1999	373	1028	383	2009	495	1288	638
平均	540	732	401	平均	523	870	447	平均	509	1173	600

数据来源：中华人民共和国农业部种植业管理司 (<http://zzys.agri.gov.cn/>)。

我国棉花主产省（直辖市、自治区），在西部有新疆（约 2000 万亩^①）、陕西（约 90 万亩）和甘肃（约 80 万亩），在东部有山东（约 1200 万亩）、河北（约 930 万亩）、江苏（约 370 万亩）、天津（约 80 万亩）和浙江（约 30 万亩），中部有河南（约 800 万亩）、湖北（约 690 万亩）、安徽（约 520 万亩）、湖南（约 220 万亩）、江西（约 110 万亩）和山西（约 100 万亩）。我国 90% 左右的棉花产自以上省（直辖市、自治区）。

我国也是用棉大国，1980~1984 年，我国棉花消费量（未包括台湾、香港、澳门地区）年均 348 万 t；1990~1995 年，年均消费量增加到 449 万 t；特别近年来年均消费量更是逐年大幅度增加（表 1-3），2000~2005 年，由 520 万 t 增至 835 万 t，是世界上消费量最大的国家。比较表 1-2 和表 1-3 可知，我国自产棉花量远不能满足国内消

① 1 亩≈667m²，后同。

费所需,从而需要大量进口,出口很少。特别在 2003~2005 年,进口量年均均为 207 万 t,居世界第一位。我国棉花消费量的 85%左右用于纺织以及其他用棉,包括民用絮棉、军用和其他工业用棉。棉纺织品是中国传统出口商品,1986 年以来纺织品出口额占全国出口商品总额的 20%左右,成为我国第一大宗出口商品。

表 1-3 2000~2005 年世界和中国棉花消费、出口和进口量 (单位:万 t)

	年份					
	2000	2001	2002	2003	2004	2005
消费						
世界	1983.7	2028.8	2118.4	2127.9	2259.0	2301.0
中国	520.0	570.0	650.0	700.0	800.0	835.0
出口						
世界	588.0	644.8	665.9	727.5	676.0	787.0
中国	9.7	7.4	16.4	3.8	4.0	4.0
进口						
世界	573.7	622.7	653.9	727.8	676.0	787.0
中国	5.2	9.8	68.2	192.9	180.0	250.0

数据来源:国际棉花咨询委员会(International Cotton Advisory Committee, ICAC)(<http://www.icac.org/>)。

二、棉花杂种优势利用的简史

棉花产量和品质的提高,除了与品种相配套的栽培措施优化外,品种的遗传改良也起着关键作用。棉花具有十分明显的杂种优势,杂交棉通常比亲本纯合品种(也称常规棉)增产 15%以上,同时也可综合亲本优质和抗病虫等性能。在生产上种植杂交棉,其目的就是利用杂种的超亲优势,以提高棉花的产量和品质,获得更大的经济效益,这种生产实践被称为棉花的杂种优势利用。

棉花是最早被用来研究杂种优势的作物之一。1894 年 Mell 首次描述了陆地棉与海岛棉杂种第一代的优势表现。1908 年 Balls 也报道了陆地棉与埃及海岛棉种间的杂种一代在植物高度、早熟性、纤维长度、种子大小等性状上具有杂种优势。关于陆地棉品种间的杂种优势,20 世纪 30 年代才有较系统的研究。此后,许多植棉国家开展了棉花杂种优势的研究和利用。

较大规模的棉花杂种优势研究和利用始于美国。20 世纪 50 年代 Easton (1957) 研究化学杀雄剂致使棉花雄配子不育,以简化杂交棉的制种环节和制种成本,但由于棉花开花期长和杀雄剂效果等问题,没有得到应用。70 年代 Meyer (1975) 通过棉种远缘杂交育成哈克尼西棉(*G. harknessii* Brandegee)细胞质的雄性不育系,形成三系配套的制种方法。虽然这两个阶段的研究达到了高峰,但杂交棉的种植仍不广泛。

印度是最早大面积种植杂交棉的国家。20 世纪 70 年代印度古吉拉特邦农业大学的 Paul 博士选育出“杂种棉 4 号”,且在生产上大规模加以利用,是世界上第一个成功利用杂种优势的杂交棉组合。之后,大量杂交棉组合的育成和推广,使印度成为世界上最

早大规模种植杂交棉的国家。目前,印度杂交棉种植面积为棉花种植总面积的40%,产量占总产的50%。其中,陆陆杂种(陆地棉种内杂种)面积占35%,陆海杂种(陆地棉与海岛棉的种间杂种)面积占5%,亚洲棉与非洲棉的种间杂种占1%,同时也有少量第二代杂种(F_2)的种植。

中国在20世纪20年代已有关于棉花杂种优势的研究。冯泽芳(1925)以“浦东紫花”与“青茎鸡脚棉”杂交,其杂种 F_1 的株高和抗病性均表现出杂种优势。奚元龄(1936)证明亚洲棉不同生态型的品种间杂种一代,在株高、衣指、单铃重和纤维长度等性状上都表现有显著或弱的杂种优势。50年代后期,江苏、浙江、上海等地研究了陆地棉与海岛棉杂种优势的利用问题,并配制了一些组合在生产上试种。陆地棉品种间杂种优势的利用研究,始于50年代,至今始终围绕制种方法和筛选强优组合进行研究。70年代中期,河南、山东等省利用人工去雄授粉制种的杂交棉开始生产试种。尤其是湖南省采用人工去雄授粉法制种的杂交棉发展迅速,1998年全省杂交棉面积已占总棉田面积的90%以上。90年代是中国杂交棉迅速发展的时期,其中以抗虫棉作为亲本而制成的抗虫杂交棉的发展尤为突出。迄今为止,我国仍普遍用人工去雄授粉法制种,在生产上具有代表性的组合有“豫杂74”、“冀杂29号”、“中杂028”、“苏杂16号”、“湘杂棉1号”、“湘杂棉2号”、“中棉所28”、“中棉所29”、“皖杂40”、“鲁棉研15”和“中棉所47”等。因人工去雄授粉法制种成本较高,除了利用杂种第一代(F_1)优势外,利用其第二代(F_2)优势也较普遍。在利用棉花雄性不育制种方面,我国最早是用四川“洞A”核不育的两系法制种,如“川杂1号”、“川杂3号”、“川杂4号”等,在90年代初期杂交棉占四川棉田面积的25%~30%。到21世纪初,随着棉花细胞质雄性不育研究的深入,三系杂交棉的育种在全国广泛开展,育成的组合不断出现,如“新(307H×36211R)”、“新杂棉2号”、“豫棉杂1号”、“银棉2号(sGKz8)”、“浙杂166”、“浙杂2号”、“新彩棉9号”和“邯杂98-1(GKz11)”等(黄滋康和黄观武,2008;中国农业科学院棉花研究所,2009)。

历史上棉花生产习惯于直播,用种量大,而杂种优势利用需要每年制种,种子生产成本较高,从而使棉花杂种优势的生产利用受到一定限制。自20世纪90年代以来,随着棉花精细播种、育苗移栽、地膜覆盖和点播稀植等技术的推广,以及制种技术的不断改良,棉花杂种优势的大面积应用成为可能。近年来(2000~2007年),我国杂交棉种植面积已达棉田总面积的15%~30%。

第二节 杂交棉的优势表现

一、杂交棉的优势度量与评价

杂交棉高产和优质的表现,实际上是棉花植株诸多性状综合优化的结果。例如,皮棉产量高,是铃数、铃重、衣分3个产量性状优化组合的结果;纤维品质好,是因为纤维长度、强度、细度、整齐度和色泽等性状的组合处于最佳状态。在科学研究和生产实践中,评价一个杂交棉组合的优势强弱,首先是对各个性状的优势逐个加以分析,然后

作出综合性评判。评价某一性状的杂种优势强弱，通常用下列公式度量。

(1) 中亲优势——杂交种某一数量性状的观测值超过双亲相应性状观察值平均数的百分率。

$$\text{中亲优势}(\%) = [(F_1 - MP)/MP] \times 100\%$$

(2) 超亲优势——杂交种某一数量性状的观测值超过高值亲本相应性状观察值的百分率。

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

(3) 对照优势——杂交种某一数量性状的观测值超过对照品种（当地推广良种）相应性状观察值的百分率，也称为竞争优势或超标优势。

$$\text{对照优势}(\%) = [(F_1 - CK)/CK] \times 100\%$$

上述三公式中， F_1 为杂交种的观察值； $MP = (P_1 + P_2)/2$ 为两个亲本（ P_1 和 P_2 ）观察值的平均数； HP 为高值亲本的观察值； CK 为对照品种的观察值。杂种优势度量值可为正值，如杂交种产量超过双亲或对照品种，也可为负值，如 F_1 表现为抗病，发病率低于双亲或对照品种。

中亲优势和高亲优势在理论研究时使用较多，而从生产角度上看，更多地用对照优势，因为只有杂交种的性状优势超过对照品种，其生产推广才有意义。

不是任意两个亲本杂交其后代都会表现出杂种优势。不同杂交组合表现如此，同一杂交组合不同性状也是如此，有的表现出优势，有的不表现优势，有的甚至出现劣势。杂种优势概念是与人类对杂种的要求相对应的，一般而言，那些符合人类所期望的表现才可称为杂种优势，否则为劣势。例如，棉花衣分、杂种衣分比亲本高，对于人类期望而言，是有用的，是优势；但对棉花本身而言并不是优势，因为高衣分不利于棉花繁殖系数的提高以及种子的自然传播和发芽。

杂种优势的表现是多方面的，既可表现在产量、品质、抗性、生育期、株型等方面，也可表现在化学成分（蛋白质、脂肪、糖类等）、特殊的化学物质（激素、维生素、色素、核酸等），以及生理代谢方面，如光合作用、呼吸作用和酶活性等。

二、棉花杂种优势的表现

棉花有4个栽培棉种，即陆地棉、海岛棉、亚洲棉和非洲棉。其中，陆地棉和海岛棉是四倍体棉种（ $2n=4x=52$ ），不但能在种内不同品种（系）间杂交产生种内杂种（intraspecific hybrid），而且也能在陆地棉与海岛棉间进行杂交产生种间杂种（interspecific hybrid）。亚洲棉和非洲棉是二倍体棉（ $2n=2x=26$ ），也可种内杂交或种间杂交，分别产生种内或种间杂交种。棉花不但有种内杂种优势，也有种间杂种优势。目前，世界上最常见的杂交棉为陆地棉种内杂交种，其次是陆地棉与海岛棉的种间杂交种，简称为陆海杂交种或海陆杂交种（反交），还有少量的海岛棉种内杂交种，以及亚洲棉和非洲棉的种内或种间的杂交种。种内和种间杂种优势的表现各有其特点（表1-4），现分别简述如下。

表 1-4 种内和种间杂交棉产量和纤维品质的一般表现

品种类型	产量比对照 品种增产/%	纤维品质		
		长度/mm	比强度/(g/tex)	细度/(马克隆值)
种内杂种 (陆地棉杂种)	15	28~30	20	3.8~4.9
种间杂种 (陆地棉与海岛棉杂种)	20~25	33~34	25	3.5~4.0
新品种 (陆地棉纯系品种)	3~8	28~31	20~21	3.3~4.9

注：引自国家攻关新品种选育技术资料。

(一) 种内杂种优势的表现

1. 陆地棉种内的杂种优势

陆地棉是世界上种植面最广的棉种，其特点是产量高和纤维品质适中，具有适应性广和遗传多样性的特点。因此，对陆地棉不同品种间杂种优势的研究与利用最为系统和深入，已有大量相关资料和报道。表 1-4 所列的陆地棉种内杂种优势为 15% 左右，这是一般的表现；不同研究者因所选用亲本及其试验环境的不同，得出的杂种优势率会有较大差异。

陆地棉的杂种优势首先由 Ayers (1938) 报道，他发现两个杂交亲本的单株平均产量分别是 84.41g 和 79.93g，而它们的杂种 F_1 单株产量达 151.58g，即产量的中亲优势为 84.47%，高亲优势为 79.58%。Kime 和 Tilley (1947) 用珂字棉、斯字棉和岱字棉的选系，配制了 6 个组合的杂交种，通过连续 3 年的产量比较试验，发现杂种第一代有明显的优势，但杂种第二代优势不明显；并首次提出了双亲血缘关系较远，产生杂种优势的可能性也较大。但亲本间的差异与杂种优势并非呈直线关系，而是呈复杂的非线性的抛物线关系（王学德和潘家驹，1990），因此亲本差异并非越大越好，而应在产量水平较高的基础上选择遗传差异适当的材料为佳。

Davis (1978) 统计近 20 篇代表性文献表明，陆地棉品种间杂种的竞争优势为 10%~34%，最高纪录为 138%，平均为 30.67%，而且杂种幼苗活力显著增加。1991 年 Davis 又报道了他所在的新墨西哥州立大学自 1988 年以来杂种组合的多点试验结果，有两个杂种 N-89217 和 N-89229 的产量比对照良种 Paymaster HS-26 增产 12%~42%。Meredith (1984) 总结约 30 年的有关棉花杂种优势方面的代表性文献时指出，陆地棉品种间的杂种优势十分明显。他发现皮棉产量的平均优势最大，可达到 18.0%；产量构成因素次之，铃数为 13.5%，铃重为 8.3%，衣分为 1.5%；纤维品质性状杂种优势较弱，但也明显存在，纤维长度为 1.2%，强度为 2.5%，细度为 1.3%。

我国学者孙济中等 (1994) 综述，陆地棉品种间 F_1 杂种皮棉产量的竞争优势为 10%~30%，平均为 20% 左右，而在印度则高达 50%~138%，甚至有超 200% 的报道。中国农业科学院棉花研究所统计了 1976~1980 年主要产棉省（自治区）15 个科研教学单位的 1885 个陆地棉品种间杂交组合，其中， F_1 减产组合占 29.2%，增产 0~10% 的组合占 22.1%，增产 11%~20% 的组合占 18.5%，增产 21%~30% 的组合占 13.5%，增产 30% 以上的组合占 16.8%。张正圣等 (2002) 根据 31 个陆地棉组合统

计, 籽棉、皮棉产量、单位面积铃数和铃重都具有明显的中亲优势和高亲优势, 对产量优势的贡献主要来自铃数和铃重的增加, F_1 一般比对照增产 25%, 纤维 2.5% 跨距长度提高 10%, 比强度增加 10%~20%。

从生产应用角度看, 上述的对照优势, 即杂交种比生产上推广品种表现优越, 应该最有利用价值。然而, 根据杂种优势的概念, 杂种优势应是杂交种表型值偏离双亲表型值的比例, 即杂交种比其两个亲本表现优越的评价指标——中亲优势或高亲优势。王学德和潘家驹 (1989) 以 7 个陆地棉芽黄品系为母本与 8 个陆地棉品种 (系) 进行杂交, 并用芽黄作为指示性状保证 56 个 F_1 组合的杂种纯度, 进行了连续两年的 3 次重复随机区组比较试验。试验表明 (表 1-5), 中亲优势和高亲优势以产量最大, 产量构成因子 (其中, 铃数和铃重优势强于衣分) 次之, 纤维品质性状较弱。在对照 (泗棉 2 号) 优势方面, 就 56 个组合平均优势而言, 17 个性状中籽棉产量、单铃重、籽指、果节数、2.5% 跨距长度、比强度和马克隆值 7 个性状有明显优势。虽然从总体 ($n=56$) 上皮棉产量为负优势, 但在 56 个组合中仍有 8 个组合显示出对照优势, 幅度为 1.85%~15.21%。

表 1-5 陆地棉 56 个杂交组合的优势表现 (%)

性状	中亲优势		高亲优势		对照优势	
	平均	全距	平均	全距	平均	全距
籽棉产量(kg/hm ²)	28.08	0.57~56.66	15.97	-4.22~43.05	0.29	-15.18~20.58
皮棉产量(kg/hm ²)	28.64	2.57~61.39	10.65	-18.26~38.35	-11.77	-33.94~15.21
单株籽棉产量 (g)	25.81	-10.97~49.00	13.41	-15.50~44.05	-1.77	-23.80~16.93
单株皮棉产量 (g)	26.27	-9.00~52.99	8.12	-18.86~45.89	-13.67	-38.11~8.80
单株铃数 (个)	16.88	-17.90~41.50	7.80	-23.33~40.77	-5.14	-27.15~9.07
单铃重 (g)	11.40	-1.05~31.33	3.52	-7.33~23.03	7.56	-10.02~31.17
衣分 (%)	2.72	-6.12~12.56	-4.70	-20.52~6.93	-11.41	-25.90~1.20
籽指(g/百粒)	3.12	-8.89~20.51	-2.21	-15.66~18.60	18.43	-0.32~34.48
株高 (cm)	13.34	0.32~28.69	5.06	-10.08~16.97	-2.37	-14.78~9.17
果枝数(个/株)	12.40	-3.82~33.22	8.20	-4.73~30.60	-0.81	-13.64~12.66
果节数(节/株)	21.71	-9.05~79.09	11.81	-12.06~50.57	4.69	-12.70~36.16
开花期 (天)	-3.07	-12.72~9.28	-8.03	-18.54~3.14	4.86	-5.06~9.82
全生育期 (天)	-2.93	-6.59~1.63	-5.45	-10.95~-1.56	0.01	-6.23~5.58
霜前籽棉产量(g/株)	25.58	-15.26~68.83	2.71	-27.53~50.70	-18.83	-55.64~15.23
2.5%跨距长度 (mm)	3.73	-5.62~9.18	0.90	-6.82~8.13	5.03	-5.06~15.24
比强度(g/tex)	4.35	-8.25~15.03	0.68	-9.82~13.26	5.51	-9.55~16.65
马克隆值	-0.09	-17.18~10.66	-4.64	-18.77~9.09	-0.17	-13.72~10.23

注: 平均是指 56 个组合的平均优势值; 全距是指 56 个组合优势值中最小优势值和最大优势值的间距。

陆地棉种内杂种除了产量 (生殖生长) 优势外, 还有明显的营养生长优势。Harris 和 Loden (1954) 指出, 种内杂种茎秆的干重、叶的干重、铃子的干重、地上部分的干重、花蕾数和铃数都表现出杂种活力。Galal 等 (1966) 在研究陆地棉的干物质积累时

发现,在生长6个星期后,杂种与亲本间就开始不同,在经历了3个星期的分化期后,各自保持各自的生长速率一直到成熟;杂交种在整个开花结铃期间都保持旺盛的营养生长,植株比亲本高大,棉铃多。朱伟等(2005)以鸡脚叶标记的雄性不育系与恢复系杂交获得的三系杂交棉,不但叶面积系数和干物重有显著的杂种优势,而且在光合作用的诸多指标上也有突出的优势。

杂交棉在抗逆性上也有明显优势,常表现为耐高温、耐湿、耐旱、耐瘠、抗病、抗虫等。因抗性常受显性或部分显性基因控制,亲本表现为抗逆,其杂交种也常表现为抗逆,这是杂交棉具有广泛适应性的主要原因。中国农业科学院棉花研究所选育的“中棉所29”,其父母本均来源于黄河流域品种(系),对高温和肥水具有一定的敏感性,但其杂交种“中棉所29”对长江流域高温和高肥水具有较强的适应性,目前广泛种植于长江流域;这可能由于杂种还存在耐高温和高肥水的基因累加和互作效应。印度在推广杂交棉之前,很多干旱和半干旱的地区不适宜种植棉花,自从推广杂交棉以来,这些地区可种植杂交棉,并获得了较高的产量(Kairon, 1998)。抗虫性是近年杂交棉选育中一个重要目标,目前多数抗虫亲本均为转基因抗虫棉,其抗性遗传受显性基因控制,亲本之一为抗虫棉,杂交种一代也具有抗虫性,表现抗虫优势(靖深蓉等, 1987)。

2. 其他栽培棉的种内杂种优势

除了陆地棉种内杂种优势外,还有少量关于其他栽培棉的种内杂种优势的报道。Marani (1963, 1967) 研究认为,海岛棉种内杂种籽棉产量和皮棉产量都有显著的杂种优势(23.3%和24.2%),并指出这种优势主要是得益于铃数的增加,而铃重和单株铃数的杂种优势不显著,衣分和籽指的杂种优势显著(2.9%和1.2%)。纤维长度有显著的中亲优势(4.0%),纤维强度与高值亲本相近,差异不显著。马克隆值介于双亲之间,还有一点变小的趋势。

奚元龄(1936)研究表明,亚洲棉不同生态型的品种间杂种一代的植株高度、衣指、单铃重、单铃种子数和纤维长度等性状都表现为显著或微弱的杂种优势。

(二) 海岛棉与陆地棉种间杂种优势的表现

自从1894年Mell发表了第一篇有关陆地棉与海岛棉种间杂种 F_1 (陆海杂种)具有生长优势的研究论文后,Balls(1908)进一步证实海岛棉与陆地棉种间杂种(海陆杂种)在株高、开花期、果节等农艺性状,纤维长度和强度、种子大小等品质性状上都具有明显杂种优势。Davis(1978)统计近20篇代表性文献表明,海陆杂种产量的对照优势为7%~50%,平均为33.6%;并认为,与陆地棉相比较,种间杂种在抗病虫性方面有很好的应用前景,尤其具有抗黄萎病特性。国外大量的研究(Weaver et al., 1984; Percy, 1986; Percy and Turcotte, 1988, 1991)表明籽棉产量的中亲优势为60.8%~97%,皮棉产量的优势为63%~82%。另一些研究还认为籽棉产量超亲优势可达26%~65.6%。

在我国, 20 世纪 60 年代已有不少学者(刁光中和黄滋康, 1961; 曲健木, 1962; 华兴甬等, 1963)对海陆杂种进行研究, 认为其在产量、品质和抗性上均有很强优势。70 年代, 浙江农业大学遗传选种教研组(1974a, 1974b)用 7 个陆地棉品种与 7 个海岛棉品种杂交, 对 14 个组合的杂种优势进行观察, 发现杂种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, 由于海陆杂种普遍表现籽指大和衣分低, 14 个组合的杂种皮棉产量没有超过推广品种“岱字棉 15”原种, 平均产量为“岱字棉 15”的 80%。海陆杂种的生育期常处于两个亲本之间, 具有一定的早熟优势。纤维强度略高于陆地棉亲本, 但不及海岛棉亲本。

华中农业大学孙济中(1994)认为, 海岛棉与陆地棉种间杂种的优势较陆地棉种内杂种要大, 高产杂种与对照比较, 增产幅度为 21%~50%, 平均为 38%, 在苏联还有增产 80%以上的记录。张金发和冯纯大(1994)对 33 个陆海杂种的研究发现, 大多数纤维长度大于 34mm, 比强度大于 25g/tex, 马克隆值小于 3.7, 中亲优势超过 10%。

中国农业科学院棉花研究所邢朝柱等(2000)对 24 个陆地棉品种间杂交组合及其亲本和 18 个陆地棉与海岛棉种间杂交种及其亲本的苗期(5 叶期)鲜重和干重进行测定, 结果表明所有的杂交种一代其干重、鲜重均超过亲本。其中, 陆地棉品种间杂交种鲜重和干重分别为其亲本均值的 112.3%~134.1%和 104.3%~125.1%, 平均分别为 122.8% 和 112.7%; 陆海种间杂交种鲜重和干重分别为其亲本均值的 116.1%~148.4%和 108.9%~124.0%, 平均分别为 127.4%和 116.1%。在 7 月 15 日调查杂交种一代及其亲本株高, 陆地棉品种间杂交种一代株高要比亲本均值高 15.5%, 陆海种间杂交种株高比亲本平均高 17.8%。

浙江大学张小全等(张小全和王学德, 2005; 张小全等, 2007; Zhang et al., 2008)研究发现, 用细胞质雄性不育三系法制种的海陆种间杂交种在株高、果枝数、果节数、单株结铃数、不孕籽率上显著地高于陆地棉种内杂种, 但单铃重和衣分则显著低于陆地棉种内杂种。一般地, 海陆种间杂种的皮棉产量显著低于陆陆种内杂种, 但也有个别组合与陆地棉品种和陆陆种内杂种没有显著差异。在品质性状方面, 海陆种间杂种在长度、整齐度、比强度、伸长率和马克隆值都显著地优于陆陆种内杂种, 尤其海陆种间杂种的长度、比强度和伸长率最高分别达到 35.3mm、43.6cN/tex 和 7.8%。

文国吉等(2011)用海岛棉“H08B”和陆地棉“Z08B”(棕色纤维)、“L08B”为亲本, 比较了 2 个棕色棉种间杂种 Z08B×H08B、H08B×Z08B, 1 个棕色棉种内杂种 Z08B×L08B 及其棕色棉亲本 Z08B(CK)在苗期、蕾期、初花期、盛花期、花后期和吐絮期 6 个时期植株叶片叶绿素 a 和叶绿素 b 含量、叶绿体希尔反应活力、净光合速率等光合生理指标和碳水化合物含量及其产量、品质性状的差异。结果表明: 3 个棕色棉杂种的籽棉产量和皮棉产量均显著高于对照, 平均分别提高 46.71%和 38.57%; 3 个杂种的品质性状也显著优于对照, 尤其是棕色棉种间杂种, 其纤维长度平均比对照增长 7.59 mm, 增幅达 35.53%, 比强度比对照增加 5.96 cN/tex, 提高 23.51%; 与棕色棉亲本相比, 棕色棉杂交种植株叶片的叶绿素含量较高, 叶绿体希尔反应活力增强, 淀粉含量较大, 使得其净光合速率升高, 营养物质供应充足, 是棕色棉杂交种高产和优质的