

国外农业科技资料

第 四 集

山东省农业科学院情报资料研究所

一九八三年十一月

目 录

国际玉米和小麦改良中心的小麦抗病育种方法.....	(1)
提高抗旱性和越冬性育种的生理学问题.....	(4)
高粱单宁含量的遗传.....	(7)
提高玉米蛋白质含量育种的现状及前景.....	(10)
早熟性和抗寒性育种的若干结论和展望.....	(15)
籽粒灌浆期间温度对玉米植株及籽粒产量的影响.....	(16)
不同密度下玉米植株间的差异.....	(21)
土壤阻力和磷肥对玉米根系形态及其机能的影响.....	(29)
乌克兰北部草原连作玉米的周期性施肥.....	(30)
豆科绿肥及无机氮对玉米产量的影响.....	(32)
玉米施多少肥好.....	(35)
变性聚乙烯醇吸附水对玉米幼苗生长的影响.....	(36)
二代巨座玉米螟对玉米的危害及影响.....	(39)
作物种质种传病毒的重要性.....	(41)
小麦长管蚜的为害损失和防治指标.....	(43)
叶面喷洒脱脂乳粉液防治甜椒病毒病.....	(45)
苏联苹果育种的成就和前景.....	(49)
与养蜂有关的牛急性乳酸中毒.....	(52)
停刊启事.....	封四

国际玉米和小麦改良中心 的小麦抗病育种方法

H. Jesse Dubin, Sanjaya Rajaram

国际玉米和小麦改良中心(CIMMYT)的小麦育种程序是为发展中国家培育高产、适应性强和抗病的种质。1967—68年间发展中国家种植高产的半矮秆小麦栽培种面积约500万公顷,1976—77年增加到近2900万公顷。大多数栽培种不是来自CIMMYT,就是在当地育种程序中利用CIMMYT种质的品种间杂交的品系。随着种植与CIMMYT种质有关的品种面积增加,对基础较广、抗病较持久的栽培种的要求变得日益重要。

本文介绍CIMMYT为增加和稳定普通小麦抗病性所采用的策略。该方法也适用于小黑麦、硬粒小麦、和大麦的育种程序。

基 本 策 略

起用多检化——混合遗传种质 因为CIMMYT培育的小麦栽培种植地区广大,自然条件极为不同,所用的种质必需尽可能地多样化。只要新品系对发展中国家有价值,肯定能迅速推广。要根据经验和对有用资料快速评价作出决定,而不详细分析每个杂交组合。必需避免“由分析造成停滞”的危险。

CIMMYT每年种两代,做8,000—10,000个杂交组合(每代4000—5000个杂交)。在索诺拉州的奥伯雷根城(27°21'N,海拔40米)种一代,在托卢卡(19°16'N,海拔2649米)种另一代,两地都在墨西哥境内。奥伯雷根城流行小麦叶锈(*Puccinia recondita*)和秆锈(*P. graminis*),托卢卡地区主要病害是条锈(*P. Striiformis*)个别偶然发生麦类颖斑枯病(*Septoria nodorum*)、叶斑枯病(*S. tritici*)、雪腐病(*Fusarium nivale*)和*F. roseum*。

两代的所有分离圃和亲本圃都用叶锈和秆锈的夏孢子接种。接种物采用地区优势锈病分离物和有显著致病力的混合物。进行种植通用的各种感病品系,以保持病原菌尽可能的多样化。

杂交所用的种质,来自世界各地,只要有某些有用性状就被选入。图1说明CIMMYT普通小麦育种程序中材料的流动和利用。由于种子的不良性状,每代要从选择株中淘汰40—50%,品系的数目年年不同。

从1969年起,CIMMYT大规模地进行春、冬麦间的杂交(每年1000—1500个组合),混合这两个相对隔离的基因库,可望增加产量潜力。春小麦还可引入对叶锈和秆锈的抗病性,增加耐寒性。另一方面冬小麦有助于抗干旱、抗条锈和抗斑枯病。国际冬小麦×春小麦筛选圃(1WSWSN)是从俄勒冈大学的选择系中进行筛选。这一程序的详细介绍见CIMMYT的小麦改良报告。

根据谷物育种的多年经验,CIMMYT十分重视系谱育种法和应用顶交和双顶(图

1)。双交可以在一年内迅速合并4个亲本的种质,较其它方法能更快增加遗传多样性。双交使育种者同时合并对一种病的许多抗性基因,还能迅速组合抗几种病的基因。这是非常重要的,因为CIMMYT的育种是针对具有许多不同病害的各种气候和地区。

多地区测试是CIMMYT的最重要的国际策略 遗传研究表明,许多不相类似的地区,抗锈病的小麦基因型(侵染系数低)常含有复杂的抗性因素,然而还不了解这些多基因抗性中有一些是否是非小种专化的。如果一个品系含有几个有效抗性基因,则抗性持久的可能性较大。由许多流行病学上不相同的地点做测试,使测试系经受最为可能的各种致病因素,可鉴定出最持久和最有效的抗病性。

显然这种完美而彻底的筛选在墨西哥是做不到的,而要将最好的简单杂交组合的F₂群体送给其它许多国家的合作者去选择(图1)。几代后,各地区最优良的繁育系返回CIMMYT的育种程序作为亲本。

平均侵染水平低,表明存在基础广泛的抗性,在许多有不同致病因素组合的地点分析病害反应情况,可以鉴定出有不同抗性基因的品系。虽然这种方法不能鉴定个别基因,但它提供了一种简单快速鉴定有不同抗性基因品系的方法。这些品系可在育种程序中的应用。

最近的叶锈侵染型分析表明,CIMMYT的Siete Cerros多系品种各材料具有许多抗叶锈基因,在有21个繁育品系材料的11个杂交组合中,根据30个地点侵染型分析,表明存在16个不同的抗性基因组。因而这些成分中至少有16个不同的抗叶锈基因。用培养叶锈的幼苗测试,证实有7个已知基因和3个未知基因。

虽然这个程序的目的是综合许多地区的基因,但有很多杂交是在同一地区的品系间进行的,为的是要适合个别国家的需要。在不同地区的高抗品系进行品种间杂交,能提高抗性水平和得到适应性更广的种质。

CIMMYT认为叶锈、秆锈和条锈最为重要,如果当地其它病害特别普遍,在经济上能举足轻重,对这些病的抗性进行筛选也是理所当然的。当前这类病害有麦类斑枯病(*S. tritici*),颖斑枯病(*S. nodurum*),白粉病(*Erysiphegraminis*),蠕孢菌类病(*Helminthosporium spp*)和大麦黄矮病毒病。

国际筛选圈系统 通过国际筛选圈从许多地点取得资料。这些国际筛选圈不是由墨西哥创立,就是由地区CIMMYT计划发起。图1列出了这些筛选圈与CIMMYT各部分和国家育种程序的联系。

主要的筛选圈是国际普通小麦筛选圈(IBWSN),它测试经过几年选择和产量试验的品系。现在已是第15个工作年,要测试根据墨西哥的育种程序选择的400—500个产量最高,最抗病的品系。这些品系的种子分发给全世界近240个中心。有近36%的中心可收回资料,用于计算各种病的侵染系数。然后把最好的品系再返回到墨西哥的CIMMYT基本育种程序。

有两个详细鉴定品系病害的筛选圈,就是与干旱地区农业研究国际中心(ICAR—DA)合作的位于埃及开罗地区的病、虫害筛选圈(RDISN)和在厄瓜多尔基多的拉丁美洲病虫害筛选圈(VEOLA)。RDISN和VEOLA种植的品系来自它们各自的地区和东、西半球最抗病、农艺性状最好的类型。具有最广谱抗性的品系被合作国家的育

种程序采用，也用于CIMMYT的基本程序（图1）。

地区病害诱发圃（RDTN）和拉丁美洲锈病圃（ELAR）是稳定当地小麦生产起重要作用的两个筛选圃。这两个圃的目的是要尽早地检测出病原菌致病力的变化，及时预报给生产上需要更换感病栽培种的国家，用以比较抗病的品种来取代。在这些圃内还同时种有商品栽培种、小麦三种锈病等基因鉴别种，繁育系和要测试其它病害的某些栽培种。

这些筛选圃通常设在这样一些地区，当地有许多不同的病原菌致病基因，而且是有代表性的小麦种植区。由美国农业部管理，工作了28年的国际春小麦锈病圃（LSWRN）是CIMMYT和发展中国家的另一个最好的抗病种质资源。

辅助策略

多系品种 另一个能使小麦产量比较稳定的方法，是通过培育和应用多系品种。这种处理抗锈方法和CIMMYT所用的方法在其它文献中讨论得比较详细。表1说明了目前CIMMYT培育多系品种的方法和传统方法之间的主要不同之处。CIMMYT方法被认为比较实用和有效，特别适合发展中国家的需要。

CLMMYT的任务是生产多系品种的各种材料，最近8年已用500个栽培种或品系同栽培种Siete Cerros顶交或双交，以产生8156多系品种的组成成分。各国病理

表1 培育多系品种CIMMYT所用方法与传统方法的区别

CIMMYT方法	传统方法
用三交或四交的方法	用回交的方法
每个材料有一至多个有效基因	每个材料有一个有效基因
材料产生快	材料产生慢且费工
所有材料抗所有锈菌菌系	有些特殊材料感某些锈菌菌系
合成是表现型相似系的组合	各材料是近等基因系
对非目标病害是异质的	对非目标病害是同质的
单材料可作栽培种用	单个材料不能作栽培种用

学家和育种家的任务是鉴定和选择对本国最有用的品系。

印度在1978年发放了一个多系品种（Bithoor）它是由CIMMYT育出的，但在印度进行选择的9个8156成分所组成。这是第一个由发放的8156衍生的多系品种。

慢锈或缓慢抗性的鉴定和利用，缓慢抗性（对锈病即所谓的慢锈）是区别于传统的早已了解和应用的过敏性抗性。慢锈在小麦育种程序中很少应用，但CLMMYT希望鉴定和利用这种抗病性与已使用的过敏性抗性一起来延长栽培种的使用年限。然而不能认为这种缓慢抗性是不变的非小种专化抗性或水平抗性，要鉴定它的特性，还需要做更详细的研究。

CIMMYT有一个简单程序用于鉴定对叶锈明显具有这种类型抗性的品系。选择1500—2000个繁育系中产量高但感叶锈的任何品系，收集亲和锈菌的夏孢子并增殖。然后用类似Wilcoxon等人的方法测试这些系，将始终显示慢锈的品系用于杂交程序

中。在F₂群体，对锈病反应小于10S（感病少于10%—译者注）的植株也要保留。

Torim73是一个慢锈栽培种，广泛种植于墨西哥索诺拉的亚基流域。虽然它能感几个叶锈小种，这些小种1976—77年在这一地区的栽培种Jupeteco73上流行，而栽培种Torim73的大田，甚至在接种水平很高时，也很少造成重大减产。Torim73已广泛种植了5年，其抗性仍然有效。

合并外来抗病性 将小麦中已有的外来抗性基因合并到CIMMYT抗性基因库中去，已作了一点工作。含有这些基因的系，在以后回交程序中用作轮回亲本与感病、高产、适应性好的栽培种杂交。待其后代稳定后，最好的系用于正常的杂交程序中。

结 论

CIMMYT能向发展中国家提供适应性广、抗多种病原小种的高产小麦品系，最好的方法是通过大量的双交育种程序，加上多地区测试。这是CLMMYT的基本策略，但多系品种、缓慢抗性和外来基因也可用于扩大抗性。要做到这一点，最重要的是各国要相互交流种质（图1）。

李耀煌 译自《Plant Disease》66（10）967—971，№2

提高抗旱性和越冬性育种的 生理学问题

Г.В.ЯДОВЕВКО等

在苏联不同地区要获得农作物的稳产，必须提高作物的抗旱性和越冬性。而解决这个问题基本途径，就是育种。为此，就要充分了解作物抗旱性与越冬性的生理学本质。

【抗旱性】各种生理学机制对于实现作物品种所应有的抗旱潜力，有时起着决定作用。因此，当前在育种工作中确立直接应用生理学成就的新概念，是一项十分重要的任务。

这具体反应在：第一、制订群体和个体抗旱性鉴定方法；第二、用这种方法研究原始材料，以便选出抗旱性强的原始材料，并与遗传学家共同鉴别其供体能力；第三、查明在育种各阶段利用生理参量选择希望类型的可能性；第四、培育适合本国不同地区的理想型品种。

但是，完成这些任务会有许多困难。因为苏联的干旱类型差异很大。例如，在干旱作用的性质、深度和干旱到来的时间上（土壤干旱和空气干旱、干旱的基础环境是高温的或低温的、中等的或酷烈的、干旱危害是在作物发育初期或较后阶段）每个干旱地区的原始材料鉴定标准的选择是具有特异性的。

现行的多数方法只有综合应用才能对抗旱性作出客观的评价，这样既费工，并且在

育种后期才能采用。实际上育种初期所必需的个体鉴定方法还未制订出来。

抗旱性鉴定标准和方法的探索之所以进展缓慢，在于对抗旱性遗传学问题缺乏研究。除抗旱性是一种多基因性状外，与抗旱性有关的各种生理性状的遗传，几乎一无所知。问题的复杂还在于，从生理学观点看，通常抗旱性强与作物高产并不是连锁的。

全苏作物所通过大量研究，探讨了作物适应干旱的一般规律，其特点是细胞器在物质交换、结构、机能活力上有一系列的连续变异。那些抗旱品种表现适应过程进行得快、受害程度小、结构和机能恢复较充分。还查明，受遗传制约的保护适应力的显示程度，主要取决于干旱作用的性质和时间。这些论点曾作为制订研究方法、鉴定世界收集材料的依据。

作物所制订了许多方法，既有助于最初的原始材料混合鉴定的方法，也有用于进一步鉴定的方法，如确定供水指标、原生质渗透力等。前一项也可用于育种中间阶段对育种材料的混合淘汰；后一项可用于育种后期。对多数禾谷类作物的最初鉴定，曾使我们揭示出起源于中亚育种中心的抗性品种最多，并推荐出许多用于抗春旱育种的有用材料（见1978年全苏作物所世界收集材料编目）。进一步的综合鉴定使我们得以选出许多可作为不同干旱型抗源的材料，如抗春旱的品种有：库尔干作物所培育的维拉麦，古比雪夫农科所培育的“女共青团员”品种；抗夏季持续酷旱的品种有：东南农科所培育的萨拉托夫46、萨拉托夫48，抗长期中等干旱和花粉形成—受精期高温的有：印度品种P. V.18和Sona227。

利用远缘杂交可以提高遗传变异性并使获得的类型得到可塑性和适应性。为此，全苏作物所已着手研究小麦属各个种及其野生近亲的生理学特性。该项研究成果应当揭示出抗旱育种中利用原始材料的新途径，并认识抗旱性在小麦进化过程中是怎样形成的。对各基因组生理学本质及其潜力的揭露，可成为基因组及基因组内重组产生软、硬粒小麦高抗性同源染色体的基础。

开始还研究了各品种（有芒~无芒，有绒毛~无绒毛）在干旱作用下同性状相似物的生理学特性。在研究抗旱性遗传时，这些相似物可充当遗传测验种。为了利用适于育种早期选择抗旱性的生理学标准，就要研究某些生理性状的遗传特点。例如，个体鉴定时，植物组织持水力的研究表明，通过抗性强的品种爱瑞841与抗性弱的“慧星”杂交，所得第一代杂种的高度持水能力是由爱瑞841遗传的。另一些资料证明，培育抗性品种时，在F₂进行抗旱性选择是有效的。

鉴于存在受不同基因控制的各种抗旱性机制，所以在培育抗性品种时必须进行复合杂交。在选复合杂交所必需的材料时，起主导作用的应是生理学家，他们会同遗传学家应当解决按某种抗旱性生理学标准进行有效选择的问题，并向育种工作者提供适当的方法。

【越冬性】对不同生态地理类群的越冬禾谷类作物研究证明，苏联汇集的小麦和黑麦品种，在抵抗冬季不良条件上都是很不错的。近几十年苏联育种工作者在培育具有综合经济性状，包括越冬性强的集约型品种上，取得了显著成绩。但是，很多越冬作物栽培区常出现极不利于作物越冬的条件，因此，即使现有品种中那些越冬性最强的，也不能担保早春植株的完全保存率，这类地区如乌克兰、伏尔加河流域、中央黑土地带、西伯利

亚。

对于新划区栽培和有栽培前途的冬小麦品种，在冷冻室内进行了为期三年的相对抗寒性鉴定，结果表明，苏联各育种中心培育的119个品种中，抗寒性高的仅占17.6%，中等抗寒品种63%。

提高抗寒性仍然是苏联许多地区越冬禾谷类作物育种的一个十分重要的问题。这个问题的复杂性在于很难克服品种产量与其对越冬不利因素的抗性之间所存在的负相关。越冬性这一性状本身，其组成是多成分的，并且在时间上是极为活动的。它形成于日照缩短、气温和地温逐渐下降的秋季，在冬季最寒冷的月份达到最高水平，早春则急剧下降。此外，各种机体应激因素，如低温、解冻天气、地表结冻、雪害、水淹、冻拔等，以及这些因素多种形式的结合。对于这些因素各品种应具有综合抗性，并对于某个地区的不良条件有尽可能大的适应范围。这种抗性的基础是品种的高度适应性，即基因型在遗传上控制物质交换强度、转换生理生化过程到与变化了环境相适应的另一条代谢途径上的决定能力。研究越冬禾谷类作物世界基因资源的越冬性所得的资料证明，作物生长区的生态地理条件与作物受遗传制约的对某些极端因素的长期或短暂作用的抗性水平之间，有着明显的联系。例如，绝大多数冬黑麦抗寒品种，与北俄或西欧类群相比，具有东、西西伯利亚生态类群的特点；而冬小麦则具有伏尔加草原和北部草原生态类群的特点。也就是说，它们具有这种地区的特征，在这种地区自然选择的方向是系统淘汰抗性差的类型。但是，每个生态群范围内，作物品种对该条件下限制其越冬性的综合因素的抗性范围，是相当宽的，这一范围内既包含抗性弱的类型也包含抗性强的类型。看来，这既与大区生态条件的局部变异有联系，也与育种方针有联系。

大量研究确定，越冬作物各种品种对不良条件的适应所通过的途径是不同的。有些品种在该地区的越冬性可能与日照反应及零上低温下生长过程的特点有联系；而另一些品种，可能与强迫休眠的深度及器官发生的阶段有关；有些品种的越冬性则取决于形态解剖结构及分蘖节的埋藏深度。但是，各品种在这些性状上越冬性水平之间的差异不明确。已指出代谢各方面由低温诱发的生理生化参量，这些参量是与作物越冬性的提高相联系的。这就是：DNA结构和机能活力的变化、核酸组蛋白中各种组蛋白的更紧密排列，各种保护物质的积累（一切形式的可溶性碳水化合物、某些可溶性蛋白、氨基酸）、各种非专有和专有的膜稳定机能，通过控制膜结构和机能状况的磷脂及多种不饱和脂肪酸类含量的增加以调节细胞膜弹性的各种适应机制的存在，磷脂化和氧化过程配合程度的提高及高能化合物含量的增加，牢固结合水数量和持水能力的提高、各合成过程最低温度界限的降低，耐温型叶绿素的积累以及叶绿素与蛋白质联系牢固性的提高，许多酶的活性和异质性的提高以及激素平衡中抑制剂活力对生长刺激剂的优势。

包括细胞调节系统（遗传系统、激素系统、酶系统等）和代谢水平在内的保护适应反应都有其特异性，而且各个成分在参加这些反应的速度和强度上也有区别。即使那些越冬性相同的品种。在先前列举的生理生化标准的单个成分表现程度上也不一样，并且某种成分与抗性水平之间也可能不存在完全的平行关系。因为抗性水平决定于受多基因控制的不同适应机制的结合。因此，在育种计划中要把与越冬性相关的生理生化指标谱上互为补充的类型合理地包括在复合杂交之中。为此，生理学家应当制订按越冬性生理生化标

准比较鉴定原始材料和育种材料的方法，以便用这种方法揭示越冬性生理生化标准的这样一种结合，这种结合能开阔作物体内平衡能力以及在越冬的某些极端条件下使作物保持自身机能的稳定和效率。这项任务的完成有许多困难，因为，对于与越冬性相关的生理状况的遗传学特性，还几乎一无所知，另外，对于按越冬性不同成分进行单株诊断的可靠方法缺乏深入研究，因而无法在育种初期就淘汰抗性弱的育种材料。

最后应再次指出，每个生态区域中一个品种的高度抗旱性和越冬性，都将取决于该品种各生理学特性的特殊状况，因为作物抗性的复杂性就是由这些生理学特性构成的。应把对本地区有决定意义的抗性性状作为育种工作的目标。

车建中 译自苏《育种与良种繁育》 1983. № 2, 7~10页

高粱单宁含量的遗传

B. J. Woodruff等

在自然界许多不同植物中发现有单宁。如胡枝子，普通豆类，未成熟的果实，如柿子和苹果，橡树叶，高粱以及许多其它植物。在高粱籽粒中发现的凝缩类单宁（Pro-cyanidins和Leycoanshocyanidins）以及在其它可食的植株器官中的大量单宁是“flavan—3—ols和flavan—3—4 diols”的聚合物体。凝缩单宁经酸性处理后产生花氰甙（anthocyanidins）和红粉（Phlobaphens）。

Mcmillian等对140个高粱品系对鸟害的抗性进行了测定，发现鸟害与种子单宁含量呈负相关。其它与气候条件有关的不理想质量性状（如收获前种子发芽和籽粒霉病），在高单宁高粱中比较少。在这些地区种植高单宁高粱，市售困难。

Mcmillian等发现，种子颜色和单宁含量之间呈显著正相关。Harris发现，褐色种子的杂交种单宁含量大约比红色或黄色种子杂交种高百分之三。Wall和Ross指出：深红色或褐色果皮并有带色素的外种皮酚类化合物一般高于浅色品种。外种皮的存在通常表现抗鸟害。高粱外种皮的有无着色由二个互补基因B₁和B₂控制。

Paioda等用6×6双列杂交研究了饲用优一高粱（En~Sorghum）的单宁含量遗传。发现低单宁是高单宁的显性，狭义遗传力高（60.9%）。Ma和Bliss研究了普通菜豆（Phaseolus vulgaris L.）的杂交F₂代单宁含量，发现广义遗传力高。他们提出：可能少数基因决定了单宁的差异，并指出在F₂代低单宁为高单宁的显性。Hartigan提出：在组群Ⅰ高粱中发现上位基因控制单宁性状。当二对基因都分离时，组群Ⅰ与组群Ⅱ期望值的比例为13：3。实验室之间以及实验室内的结果的重演性变化很大，因而可能限制了单宁含量遗传的研究，在改良香草醛化验分析法中设空白处理，减少了样品之间由于在加入显色试剂之前出现颜色所引起的一些变异性。Eltuhan等指出：通过应用改良香草醛—盐酸法分析，提取物颜色对测定含量具有显著效果。改良的方法表明，不可测的色素量因成熟期、地区、杂交种和年限而异。应用提取物颜色的校正数，使其标准差和变异系数低于未校正的方法。

由于缺少有关高粱籽粒单宁含量遗传的研究报导,因而为开展这次研究提供了基础。本研究的目的在于确定高粱籽粒单宁含量的遗传模式。

材 料 和 方 法

从“世界高粱资源”农艺性状好的品系中选择57个无亲缘关系的高粱近交系,1977年种在Purdue试验农场。在生育期类似而单宁含量不同的品系之间做了人工去雄杂交。从代表22个无亲缘亲本的13个不同杂交组合中获得了 F_2 种子。

1979年,把这13个杂交组合的 F_1 种子和其亲本系一起种在Purdue试验农场。在开花前给 F_1 植株套袋以防止串粉。开花结束后摘去袋子,在可能情况下 F_1 植株也与其各亲本回交。每一杂交亲本之间再做人工去雄杂交,以增加下一年试验的种子量, F_1 及所有组合单个脱粒。

1979年把13个杂交组合的亲本, F_1 , F_2 和可用的回交后代种在Purdue试验农场试验,采用完全随机区组设计,二次重复。

为了获得较准确的结果,杂交组合的全部后代种在同一小区内,鉴定自交株和非典型株。 F_2 种子每小区6行,每行来自 F_1 的一个单株。在同一小区内尽可能种一行亲本、 F_1 和回交后代。每行间苗至株距约为8厘米。

1979年,全部后代任其自由授粉。每行人工收获大约30个单株,每个穗子单独机械脱粒。

单宁分析前的样品准备工作包括:手工清理5克样品——从每一脱好的穗中除去颖壳、破碎粒和其它杂质。然后把这些样品用去掉真空装置的Udy—旋转碾磨机(0.4 mm筛孔)在单宁分析前6小时粉碎。

Price等建议应用改良香草醛—盐酸化验来测定单宁含量。用10毫升甲醇提取0.200克粉碎样品20分钟,随后离心。把上清液放在30°C水浴中进行测定,试剂在应用前预热。从每份样品中得到二份1毫升的上清液样品。第一份样品加入5毫升香草醛试剂,试剂为当天用同体积的含1%香草醛的甲醇液配制的。然后再把5毫升含4%浓盐酸的甲醇液加入第二份样品中做为空白。把这些试管放入30°C水浴中20分钟,然后在S—Pectronic 20分光光度计500nm下读数。从加入香草醛试剂的样品吸收率中减去空白的吸收率,根据这些读数,由儿茶素标准曲线计算单宁含量。

若双亲都有可测单宁,则双亲以及 F_1 的平均方差用作各杂交的环境方差估计值。 F_2 方差减去环境方差再被 F_2 方差除求得广义遗传力。

结 果 和 讨 论

表1列出了亲本和子代的平均值。广义遗传力为中到高(除1,2和8杂交组合外。)这表明单宁含量为一高遗传力性状。亲本方差并不象Hargigen和Ma与Biss所论述的那样随单宁含量的增加而增大。

在杂交组合1、2和8中,亲本、 F_1 和 F_2 的平均值在各杂交中类似。 F_2 的低遗传力和明显的常态分布,意味着缺少任何主效基因的遗传分离。杂交组合1和8的BCP₁和BCP₂表现型与 F_2 分布相似,这就进一步证明了没有单宁含量主效基因的分离。杂交组

合1, 2和8表现下列的表现型种类: 分别为5.01—8.00CE儿茶素当量)直到3.00CE和4.01—6.00CE。因杂交组合1和8的单宁含量分布范围重叠, 这意味着包括不同的基因位点和等位基因。

杂交组合3、6和13虽为不同的亲本, 但平均单宁含量和方差相似(表1)。正如 F_2 表现型分布所证实的那样, F_1 值表明高单宁为低单宁的显性。根据亲本和 F_1 变化范围, F_2 好象分离为三种表现型。这些类型被指定为低单宁(3.00EC以下), 中单宁3.01~5.00CE), 和高单宁(5.0以上)。各 F_2 低单宁类型的频率意味着二基因模式。 F_2 数据适合9:6:1比例(表2)。这表明是二个基因的分离, 其中一个基因在另一基因为显性纯合状态存在时, 为不完全显性, 否则, 它起完全显性的作用。组合3也可以同样的不完全显性基因分离, 但这点不能被证实。组合3的 P_1 由于缺乏外种皮, 使单宁含量基因不能在表现型上得以表达。

表2. 单宁含量分离的卡平方(X^2)测验

组合	世代	观察比例	期望比例	X^2	P
3	F_2	123 : 110 : 14	9 : 6 : 1	5.22	0.05~0.10
	BCP ₂	9 : 41 : 12	1 : 2 : 1	6.74	0.025~0.05
4	F_2	17 : 98 : 88 : 11	1 : 8 : 6 : 1	2.91	0.25~0.50
6	F_2	112 : 54 : 14	9 : 6 : 1	4.51	0.10~0.25
7	F_2	170 : 45	3 : 1	1.90	0.10~0.25
	BCP ₁	5 : 3	1 : 1	0.50	0.25~0.50
10	F_2	22 : 46 : 22	1 : 2 : 1	0.04	0.97~0.99
11	F_2	13 : 58 : 20	1 : 2 : 1	7.95	0.01~0.025
12	F_2	46 : 49 : 4	9 : 6 : 1	6.26	0.025~0.05
13	F_2	46 : 49 : 4	9 : 6 : 1	6.26	0.025~0.05

杂交组合12也好象分离出三种有低单宁类型的表现型, 再次意味着二基因模式。亲本和 F_1 的分布表现了 F_2 表现型种类与前四个杂交组合的略微不同。这说明与前四个杂交组合有不同的基因位点和等位基因。 F_2 数据为: 46高单宁(6.01以上); 49中单宁(3.25—6.00CE); 4低单宁(3.25CE以下), 在0.025机率水平上适合9:6:1的比例。

7、10和11各杂交组合的后代好象按一对基因分离, 虽然所有的杂交并不包括同一基因。杂交组合7的 F_2 分离似乎与组合12所示的二种表现型相似, 如同组合12一样, 没有观察到低单宁类型。这一点意味着组合12中所指出的二对基因中只有一对基因分离。所观测的 F_2 数据为: 170高单宁; 45中单宁, 适合假设的3:1比例。BCP₁适合1:1比例(表2), 但只有8个后代能用于分析。在BCP₂中只期望有高单宁后代, 但又得到了4个中单宁类型。

组合10和11都有一个共同亲本, 它也作特高单宁品系用于组合4中, 组合11产生了与组合4的 F_1 具有相同分布和相同单宁含量平均值的 F_1 , 但组合4的 F_2 没有分离出低

单宁的后代(3.00CE以下)。没有低单宁后代和特高单宁类型的重新出现说明了仅仅是在组合4中所观察的不完全显性基因的分离。 F_2 为: 13特高的单宁含量: 58高单宁: 20中单宁, 适合1:2:1比例达0.01机率水平(表2), 这进一步说明在特高单宁基因型中部分显性基因的存在, 组合10的 F_1 也表明了存在一不完全显性基因。 F_2 适合假定的1:2:1比例(表2), 但表现类型与组合11的类型不同。表现类型与在组合7和12中所见的相同。

在组合5中, F_1 表明了高单宁亲本为显性。亲本类型似乎不同于上述类型。

组合9的 F_2 类似于 F_1 和 P_2 的平均值, 呈正态分布。 F_2 好象不是简单的遗传比例。

在大多数情况下若根据亲本和 F_1 的变化范围, 是不能清楚地辨别 F_2 分布的各类表现型。因此, 各类表现型内的期望分布是根据亲本和 F_1 的平均值和方差计算的。一般地, 亲本和 F_1 的方差在一个组合内是类似的。因此假设 F_2 各类表现型的方差是相似的。那么, 这些期望分布就适合所观察的 F_2 分布。对以前根据各组合的亲本和 F_1 分布范围, 所表明遗传模式, 偏差极显著。这表明一或二个基因的模式不足以解释本研究的 F_2 数据。

虽然从这些数据不能提出一个确切的基因模式, 但得到以下观察结果: 1. 在大部分杂交组合中, 中至高的广义遗传力, 表明了单宁含量有遗传差异; 2. 许多组合表现了类似的 F_1 和 F_2 分布, 意味着少数基因控制单宁含量; 3. 高单宁表现为低单宁的显性。

译自《The Journal of Heredity》1982.73: 214—218

译者: 郭梅 校者: 刘海军

提高玉米蛋白质含量育种的 现状及前景

К.И.ЗИТА等

奥帕克—2突变的遗传学和生物化学特性决定了玉米蛋白质品质育种的三个主要方面: (1) 利用区划杂种和有前途的杂种的亲本自交系培育奥帕克—2的同型系和同型品种; (2) 在Zeamays L.种的广泛遗传多样性的基础上进行新自交系和新杂种的选育; (3) 与奥帕克—2突变体杂交培育高蛋白质的杂种。上述三个方面都获得了研究结果。

玉米在苏联的粮食平衡生产中占据着重要的地位。但是玉米籽粒中蛋白质含量低(8~11%), 氨基酸组成不平衡大大地降低了它的营养价值。因此提高玉米蛋白质含量和改善品质的问题具有非常现实的意义。

尽管查明了玉米具有很高的遗传变异性和对蛋白质含量的选择效果, 但在提高玉米

籽粒蛋白质含量的育种上一直没有获得良好的效果。只是在分馏玉米胚乳蛋白质组成的过程中，摸清了突变基因（奥帕克—2 和弗洛里—2）的生物化学作用时，才进入了高蛋白质玉米育种的新纪元。奥帕克—2 突变体改变了蛋白质组成部分的相互关系，提高赖氨酸的含量60~100%，色氨酸的含量40~60%。

实验动物学证明奥帕克—2 玉米籽粒中的蛋白质具有很高的饲养价值，因而引起了育种学家们、生物化学家们和饲养学家们的广泛注意。更进一步的大量研究证明了蛋白质在人类和动物营养中具有很高的效果。这就确定了培育高氨基酸玉米的重要性。因此世界各国的许多育种机构在制定育种规划时都有培育具有优质玉米杂交种的任务。

苏联是在1967年首先由М.И哈吉诺夫在利用奥帕克—2 的基础上开始改善蛋白质品质的玉米育种工作的。他的研究查明了突变基因的生物化学和遗传学特性，确定了玉米高氨基酸育种的主要方向。最初的工作方向是利用区划杂种和有前途的杂种的亲本自交系培育奥帕克—2 同型系和同型品种。这就能够在培育高优势组合的自交系和单交种上节约人力和时间。此外，由于基因高度纯合的同型系存在，就为查明在各种不同的基因型中奥帕克—2 突变体的特点提供了可能性。

在不同基因型的自交系中，应用奥帕克—2 隐性等位基因时，育种学家们看到了奥帕克—2 基因的某些特性对轮回亲本类型产生变异的影响。同时我们还确认：第一，奥帕克—2 隐性等位基因的应用没有影响蛋白质的含量，并且提高了籽粒中赖氨酸的含量（提高50~100%）；第二，奥帕克—2 突变纯合体能降低籽粒产量（降低程度取决于上述原有基因型中修饰基因的作用）。

影响高赖氨酸玉米发展前途的主要因素之一是它的籽粒产量。克拉斯诺达尔农业科学研究所对奥帕克—2 同型杂种作了奥帕克—2 隐性等位基因多效性效果的研究。其结果奥帕克—2 杂种的植株高度、主穗穗位高度、节间数、果穗结实部分的长度和穗行数等都与同一组的一般杂种没有区别，但在植株高度和主穗穗位高度上都有降低的趋势（这些差异在统计上不显著）。由于在植株和果穗个别因子上差异不显著，因此可以认为奥帕克—2 突变基因对上述性状没有一因多效性的影响。另外一些研究者也获得了同样的结果（4—8）。所有报导一致指出，奥帕克—2 突变体能使玉米籽粒产量显著降低。根据对亲本组成的研究分析，其产量平均降低10—12%（8—11）。奥帕克—2 杂种的千粒重与其同型组合的千粒重相比，无论是杂种的基因型还是栽培条件都降低了奥帕克—2 的千粒重，其中杂种的基因型是决定性的因素。

在已确定的降低奥帕克—2 籽粒重的原因中，必须首先提出的一点是胚乳的粉质型，它降低了籽粒的比重。在培育典型奥帕克—2 胚乳的自交系和杂交种的过程中，对改善玉米籽粒的生理特性，最近又引起一定的兴趣。在一定产量上降低粒重的因子具有十分明显的重要性，但它的遗传学和生物化学特性的研究资料尚感贫乏。由于整个的或者个别的成分干物质缺乏（例如碳水化合物），一时还难以查明其产量降低的原因。

此外，还查明了奥帕克—2 同型系和同型杂种在很大程度上易遭受各种凋萎病的侵害。而且奥帕克—2 同型系的受害率在很大程度上又与原来的奥帕克—2 受害率有关。经过对大量奥帕克—2 同型系的研究证明，以这些同型系为基础就能在实践中把抗凋萎病基因型的杂种鉴定出来。同样也查明了奥帕克—2 隐性等位基因带来的其他不良性

状：收获时籽粒的湿度和损伤率提高了，在春寒季节降低了田间发芽率。

在此以前高赖氨酸玉米的育种已获得了大量的杂种。为了查明奥帕克—2等位基因的作用，对比了奥帕克—2同型系的产量，其结果奥帕克—2型杂种的产量比同一组合的普通杂种产量平均降低10—15%，有少量组合产量降低2—5%（8，12—14）。许多研究者指出，在现有的杂种组合中奥帕克—2型组合的籽粒产量接近于一般杂种。我们的结果是奥帕克—2型杂种比同一组合的一般杂种产量平均降低10%。其中有一个奥帕克—2型的产量高于同组合的一般杂种。

由此可见，尽管培育一个赖氨酸含量高、产量等于或者接近于普通奥帕克—2型的杂种是一项十分艰巨的任务，但是对于个别的基因型是完全能够实现的。同时必须注意到在培育奥帕克—2型玉米时，往往采用同一来源或者不同来源但却是近亲的奥帕克—2作杂交母本。由于自交系中包含着基因阻碍，近亲不仅对奥帕克—2等位基因有利，而且对着丝点也有利，基因与着丝点之间的交换率显著降低。这认为是奥帕克—2同型杂种优势降低的原因。因此要注意寻找和应用新的和来源不同的奥帕克—2等位基因。

培育奥帕克—2同型系的方法是用高产杂种亲本自交系作亲本，而培育高赖氨酸杂种时就不一定是这样。众所周知，本世纪普通玉米的育种工作是以选择优良修饰基因为基础，而优良修饰基因对奥帕克—2是无效的。从而产生了培育新育种材料的必要性，在新的育种材料中选择出改善奥帕克—2等位基因的修饰基因是可能的。我们认为在种的广泛遗传多样性的基础上，结合新自交系的选育，培育具有改善蛋白质品质的玉米杂种，应作为玉米育种的主要方向。在培育自交系的方法和对自交系经济性状的评价上，应当与普通玉米育种是一致的。特别是对籽粒的生理学特性、抗凋萎病、以及生物化学指标等应当给予足够的重视。

这些重要性状表现的变异范围很广，如在不同近亲繁殖系和普通玉米群体中发现的产量、粒数的减少程度、抗病性等的变异。今后高赖氨酸玉米育种改良是建立在对奥帕克—2等位基因及其修饰基因选择的基础上。

在普通玉米育种中，无论是进一步提高杂种优势和充分发挥其增产潜力，还是改善玉米一系列的重要经济性状都已经做出了很大成就，各种轮回选择的方法都是最有效的。同时必须估计到高赖氨酸玉米的育种成就与奥帕克—2隐性等位基因的修饰基因的选择有关，事实上许多世纪以来的玉米育种，已经通过修饰基因的选择而得到了奥帕克—2显性等位基因。在育种群体内具有广泛的遗传变异潜在能力，它是取得轮回选择效果的必然条件。因为我们没有从前保留下来的本地的奥帕克—2群体，在利用优良自交系的奥帕克—2同型系时，还必须创造新的奥帕克—2综合种。

正如研究结果所表明的那样，导致不同程度的胚乳正常化的修饰基因十分广泛地分布在普通玉米的群体中。多基因决定镶嵌遗传，在 F_1 和 F_2 表现出籽粒多样性的现象，这种现象与参加杂交时的基因型有关。此外，查明了基因的相互作用和基因的剂量效应。在墨西哥的国际玉米和小麦品种改良中心对修饰基因作了最广泛的研究工作。

根据变异的奥帕克—2籽粒生物化学研究的资料可作出以下结论：第一，在发生变异的籽粒中，胚乳蛋白质的含量有所增加；第二，蛋白质和干物质中的赖氨酸含量往往随着奥帕克—2典型性的降低而减少；第三，在发生变异的奥帕克—2中，也存在着赖

氨酸含量的变异，这就能够用选择的方法来培育赖氨酸含量高而又接近于典型的奥帕克—2的类型。最近的趋势是培育硬质胚乳的奥帕克—2型群体。我们的工作是在采用标准法——近亲繁殖法培育新自交系的过程中选择修饰基因。最后对胚乳发生变异的自交系（类型、材料）建立蒐集区，蒐集区中有30个不同来源的自交系。在胚乳变异（即硬质胚乳）的自交系中，蛋白质中的赖氨酸含量平均为3.9%，变异范围为3.2—4.4%（表1）。显然，以这些自交系为基础就可获得F₂中将有100%的籽粒发生变异的杂种。

国际玉米和小麦改良中心培育出的硬质胚乳的奥帕克—2群体，作为培育高赖氨酸杂交种的原始材料被引起很大的重视。利用这些群体作为发生变异的奥帕克—2等

表1. 发生变异的奥帕克—2类型的玉米籽粒中蛋白质和赖氨酸的含量

群体，	类型	蛋白质的含量%	赖氨酸的含量%	
			绝对干物质中的含量	蛋白质中的含量
4个自交系的平均数 + / +		13.9	0.39	2.7
4个自交的平均数 O ₂ O ₂		13.7	0.62	4.5
19个自交系的平均数，变异的 O ₂		12.1	0.48	3.9
Temp. Trop. H. E. O ₂ flint		12.1	0.55	4.5
Temp. Trop. H. E. O ₂ dent		11.5	0.47	4.1
Temp. White H. E. O ₂		11.7	0.50	4.3
Pool 34 H. E. O ₂		11.5	0.42	3.7
Amarillo Bajio H. E. O ₂		11.8	0.48	4.1

位基因的供体，可用饱和杂交的方法获得有价值的近亲繁殖系的同型系。发生变异的籽粒中赖氨酸的含量比典型奥帕克—2有所降低。然而在回交后代中赖氨酸的含量发生变异，可通过选择的方法培育具有接近典型的奥帕克—2赖氨酸水平的自交系。第二个方法是利用这些材料培育综合种。可见，在利用奥帕克位点修饰基因的基础上进一步揭开改良高赖氨酸玉米的可能性。按新方法进行研究发现了奥帕克—2等位基因的生物化学作用，提出了提高蛋白质含量的玉米育种问题。O. E. Nelson曾指出，从这个突变体中获得的高蛋白质类型的基因型其蛋白质中的氨基酸组成对于奥帕克—2突变体是特殊的。奥帕克—2高蛋白质类型的生物学评价表明了它具有很高的饲用价值。蛋白质含量15%的奥帕克—2型玉米变成了一种平衡饲料，并且是不同类群和种的农畜饲料。

由此可见，培育具有氨基酸组成平衡的高蛋白质玉米杂种具有重要的国民经济意义。但是在工作上也存在着以下一些主要困难：杂种籽粒总产量与蛋白质含量成负相关；与亲本自交系相比杂种蛋白质的含量降低；提高普通玉米的蛋白质含量往往是提高了玉米醇溶性的胶蛋白的含量，这就使饲料中的蛋白质品质变坏，而奥帕克—2等位基因在很大程度上消除了使高蛋白质变坏的这个不良特性。然而必须指出，从近亲材料的研究中在一定程度上已明确了这些规律性。对玉米高蛋白质自交系广泛而深入的研究后，查明了降低或者完全抑制这些负相关性是可能的。

用饱和杂交法和由专门选择杂交组合的系谱法来培育奥帕克—2型高蛋白质的自交

系。在培育奥帕克—2型高蛋白质同型系的过程中，我们发现了饱和杂交次数决定于轮回亲本中控制蛋白质含量的基因数量。奥帕克—2型高蛋白质自交系中的赖氨酸含量平均超过一般的同型系含量的82%。

从包含IHP蛋白质的不同杂交组合中，采用系谱法培育出一些自交系，其蛋白质的含量为15.5—19.0%，而每百克蛋白质中的赖氨酸含量为3.6—4.6%。个别品系蛋白质的含量为18.2%，蛋白质中赖氨酸的含量为4.56%或者是籽粒干物质的0.76%。

研究自交系中蛋白质含量和赖氨酸含量的相互关系，弄清了它们之间是弱负相关， $R = -0.35 \pm 0.04$ ，而杂种 $R = -0.40 \pm 0.1$ 。在不同原始材料蛋白质含量和赖氨酸含量相互关系的研究中，弄清了它们两者相关系数的差异。

测定具有累加效应的多隐性基因控制的玉米籽粒蛋白质含量的多少，可采用统计方法进行遗传分析。用多系相互杂交和测交进行高蛋白质品系配合力的测定。通过对蛋白质含量的分散分析查明了杂种间的差异。不同年份的栽培条件对研究性状的变异具有很大的影响。然而在这种情况下遗传差异还是极为显著的。对自交系蛋白质含量的配合力分析查明了基因的加性效应起着重要作用。加性效应对特殊配合力的影响不显著。但必须指出的是，在个别年份的分析中，也曾发现加性效应对特殊配合力的影响是显著的，这大概是外界环境条件对特殊配合力产生的巨大影响。

玉米自交系蛋白质含量的一般配合力的效应从 $R = -2.36$ 到 $R = +2.3$ 。表明一般配合力的效应取决于自交系中蛋白质含量的多少（ $R = +0.7$ ）。

通过多系相互杂交方式对高蛋白质配合力的研究分析，确定蛋白质多少的主要因素是基因的加性效应。不用考虑自交系蛋白质来源的亲缘关系就可查明一般配合力的本质差异。非近亲自交系杂交比近亲自交系杂交在很大程度上是低蛋白质含量占优势。然而无论是非近亲的高蛋白质自交系相互搭配，还是高蛋白自交系和高产自交系相互搭配，都能在高蛋白质杂种的育种中获得良好的效果。

我们在高蛋白质自交系同测验种、自交系和杂交种的杂交实验时进行了配合力的测定，虽然没有经过蛋白质含量的专门选择，但在籽粒产量方面的配合力都是良好的，也就是说都是优良的自交系。在测交时（如多系相互杂交）对蛋白质含量用遗传分析统计法弄清了以上的规律性。此外，根据蛋白质含量一般配合力的差异显著性来确定利用的测交种。杂种籽粒产量每公顷为25.4—73.1公担，蛋白质含量为6.8—13.4%，它具有一般负相关性（ $R = -0.49 \pm 0.1$ ）。在高蛋白质自交系同测验种杂交时没有进行蛋白质含量的专门选择，就能获得满意产量的杂种，同时籽粒中蛋白质的含量增加了1.5—2.0%，与对照种相比蛋白质的收获量每公顷增加了0.5—1.25公担。

总之，进行高蛋白质自交系和杂交种育种工作的结果表明，在利用突变型奥帕克—2等位基因杂交时，有使玉米高产、高蛋白质（12—12.5%）、高赖氨酸（为蛋白质的3—4%）三者结合在一起的可能性。这样杂种的选育应当建立在具有奥帕克—2型高蛋白质（16—19%）自交系的区划品种的优良同型系杂交的基础上。（本刊有删节）

梁立兴 译自苏联《农业生物学》1983，№1，70—71。

早熟性和抗寒性育种的 若干结论和展望

И·Д·冠卡尔等

玉米的早熟性和抗寒性在生育期受温度限制的苏联北部地区具有重要意义。

分析近十年来不同成熟期的出现期限可以看出，早熟杂交种于8月和9月上旬达到乳熟~蜡熟期的有6年，中早熟种有7年，中熟种有5年；而在8和9月上、中旬达到完熟期的则分别为7年、5年和4年。由此可见，做青贮用都愿意种植早熟种和中早熟种，而做粮食用则愿意种早熟的高产杂交种。

尤其是在温度偏低的一些年份为避免田间植株因受害而缺株，并获得优质高产。因此，玉米早熟性和抗寒性育种的根本任务是在种植玉米的北部边缘地区育成稳定的自交系和杂交种。

在沃龙涅什试验站我们从1961年就研究原始材料的抗寒性，分为早期播种（4月8日到30日）和适期播种（5月6日到20日）两种试验。播种部位的土壤温度除1973年达到 12.6°C 外，其余皆为 $6.6-9.2^{\circ}\text{C}$ 。1974、1976、1978和1980年的条件很不适宜，这些年份内播种以后8—10天遇到霜冻，隔了30—44天，当昼夜平均气温和地温高于 16°C 时才出苗。

萌发种子一级抗寒性的标准是根据小区的出苗数，出苗日期、目测幼苗初期生长势、以及2~3叶期温度下降后的反应和恢复情况判定的。

1961—1980年在选种圃及其后代的试验圃里鉴定了3300多份材料的抗寒性，其中1972年1980年有505个自交系和884个杂交种，在杂交种中有414个单交种、159个顶交种、217个双交种和68个三交种。

根据十年的结果，早期播种的田间发芽率最高的是综合品种（74.1%）、顶交种（74.1%）和双交种（71.3%）。单交种和三交种按同样标准则逊于上述各种类型，相应地达到65.6%和66.8%。适期播种的试验中则这种区别不甚明显（78.3~83.5%），在两种播期中自交系的田间发芽率都很低（相应为57.1%和70.8%）。

早期播种选育杂交种的多年研究资料证实，顶交种和双交种是高度抗寒的。

鉴定原始材料和新杂交种的抗寒性时，用没有拌药的种子于早期（比适宜播期早20~30天）和适宜期播种，然后再与实验室内和田间的在一般条件下经过低温催芽种子的发芽率指标进行比较。

研究结果表明，这个催芽的方法对新样本的抗寒性可以得到十分可靠的鉴定效果，室内低温催芽和早期田间播种的发芽率的相关系数为 $R = +0.736$ 。1971、1974、1976、1978和1980年春天的不良气候给大量的杂交种和原始材料提供了在低温条件下客观地鉴定发芽特性的可能性，也明确了性状遗传的规律性。抗寒的样本于早期在土壤中播种以