

日本放射线育种场 诱发突变改良品种会议论文选

杨士杰 刘光珍 译

四川省原子核应用技术研究所

1983.10.

目 录

利用诱发突变改变作物个体发育类型.....	(1)
利用诱发突变改良小麦品种.....	(11)
271个水稻早熟突变体的农艺性状和品质性状的研究	(16)
利用 γ 射线培育水稻新品种.....	(21)
重粒子辐射在作物改良中的潜在用途.....	(29)
附:	
种子植物的诱变育种技术	
(一)亲本的选择和 M_1-M_3 代的管理.....	(1)

利用诱发突变改变作物个体发育类型

A·Micke

联合国粮农组织/国际原子能机构 植物遗传育种部

维也 纳

引 言

作物生产的主要目的为收获叶、果、种子、鳞茎、块茎等。产量最重要，质量也重要，但当收获需要的产品以满足人或动物的需要，以适应农业生产体制，以适应工业用户的需要时，时间同样是重要的。为了作物的安全，为了有效地使用能源及其它消耗功率，收获的时间同样是重要的。作物从播种到收获的时间称为作物周期。在作物栽培受到霜、热、雨、旱等季节限制而又要通过复种以最大限度的利用土地的情况下，时间也同样成为最重要的了。

早收获和短周期将导致产量降低，这是一个众所公认的相关。但是如果能得到好的品质，如果能躲过灾害的恶劣条件或病害的侵袭，如果对后季作物高产有利，那末由于早熟而降低产量是可以接受的。传统的耕作方法常在两季作物之间留一休耕间隙，以保持土壤的肥力。现代农业体制的轮作不需要这样的休耕间隙，那末传统的品种就需要适应这样的轮作制。作物周期，在某种程度上根据所论品种而定，例如有一年生植物、二年生植物和多年生植物，在一年生植物种中也有不同的类型。然而，大多数植物种内，生长周期有一个宽大的幅度，育种者已做了大量的工作，使品种间生长周期多样化。但是育种者的努力常常还不能满足需要。例如，当增加氮肥的用量时，当引进新的作物类型和轮作制度时，或者当一个植物品种的栽培扩展到气候不太适应的地区时，一个优良品种的熟期就会不幸延迟。

调整成熟期而不失去一个品种的其它特别优异性状，对育种者来说并非易事。而应用诱发突变技术对达此目的有可靠的成功机会，下面将予以论述。当然，诱发突变不仅仅是为了改变熟期或作物周期。有一些著名的突变体，其发育阶段类型已经改变（原来常未注意），这对其产量有明显的效益。提出这些突变体的目的是唤起对它们的重视，以引起育种家对作物生理方面的兴趣，并提醒诱发突变专家，在诱变实验中有相当大的潜力尚未利用。

I、改变了花期或熟期的突变体品种

诱发突变用于植物育种大约仅在35年前，迄今已提供了一批商业品种，且数量在不断增加。据估计在世界各地大约已有200个作物品种和同样数目的观赏植物品种。根据育种家提出的品种特点，这些品种约有三分之一带有早熟或迟熟突变。表1就是一些作物的突变体品种的例子。在这些品种中似乎早熟是特别常见的。这可能令人奇怪，因为一般认为早熟与低产相

表 1 改变花期或熟期的突变体品种的例子

种 和 品 种	发放国家和时间	性状 (与亲本品种比较)
洋 葱		
Brunette	荷兰 1973	特早熟、高产、品质好
花 生		
TG-1 号	印度 1973	晚熟(130天), 大果、高产
燕 麦		
Zelenji	苏联 1976	迟熟20天, 高产饲料
印度芥菜		
RLM 198	印度 1975	迟熟 5—6 天, 高产、含油量高
胡 椒		
Krichimskyran	保加利亚 1972	杂交品种、早熟、高产
大 豆		
Raiden	日本 1966	早熟25天
Raiko	日本 1969	早熟15天
Kex-2	朝鲜 1973	早熟11天, 增产16%
CERAG—1 号	阿尔及利亚 1979	早熟、高产、耐春寒
棉 花		
MCU 7	印度 1972	早熟10—15天, 高产
大 麦		
Haya Shinriki	日本 1962	特早熟
Mari	瑞典 1962	早 8 天
Gamma 4	日本 1965	早 2 天, 秆矮15公分
Diamant	捷克 1965	迟分蘖10天, 迟熟4天, 秆较矮, 高产
Betina	法国 1968	迟熟, 秆较矮, 抗倒伏
Amgi Nijo 1	日本 1971	早熟 3 天, 秆矮10公分

续表 1

种 和 品 种	· 发放国家和时间	性状 (与亲本品种比较)
RDB 1	印度 1972	早熟, 矮秆
Radiation	朝鲜 1974	早熟, 矮秆
Temp	苏联 1976	早抽穗 2—3 天, 熟期未变
Markeri 5	保加利亚 1976	早熟 6—8 天, 高产, 大粒
薄 荷		
Todd's Mitcham	美国 1971	早熟 5—10 天, 抗枯萎病
乌 足 豆		
Uniserra	澳大利亚 1970	早花, 株型好、产量好
水 稻		
Reimei	日本 1966	早播后耐低温
BPI 121—407	菲律宾 1970	早熟, 不受季节限制, 矮秆, 高分蘖, 叶直立
Iratom 24	孟加拉 1971	早熟, 高产
Iratom 38	孟加拉 1971	早熟 3—4 周
IIT 48	印度 1972	早一周, 日照耐性
IIT 60	印度 1972	65 天内开花, 早熟一月, 产量与亲本同
Nucleoryza	匈牙利 1972	早熟 3 周, 耐寒性好
Kashmir Basmati	巴基斯坦 1977	早熟 20 天, 适合生长在克什米尔海拔 1500m 地区 (短季节)
RD 15	泰国 1978	早熟 10 天, 耐旱性较好
菜 豆		
Alfa	捷克 1972	早 4 天, 抗病性较好, 增产 22%
Pusaparvati	印度 1970	早, 45 天成熟, 高产
杏		
Early Blenheim	加拿大 1970	早熟一周, 每年结果
甜 樱 桃		

续表1

种 和 品 种	发放国家和时间	性状(与亲本品种比较)
Compact Lambert	加拿大 1972	特早熟、高产、密果型
桃		
Magnif 135	阿根廷 1968	早熟7天、果较大
蓖麻豆		
Aruna	印度 1969	熟期从270天缩短到120天,高产
小 麦		
Lewis	美国 1964	早熟、抗倒、高产
Stadler	美国 1964	早熟、抗倒、高产
Zenkouzi - komugi	日本 1969	早熟2天,秆矮15—20公分,增产10—15%

联系,而所有这些品种,在它们被批准和推荐之前都表现出丰产性。很明显,这些品种有些带有其它优良性状,如抗倒伏、品质好、较高的抗病性等。同样重要的是,我们应看到,对于不同的作物来说,“早”有完全不同的含意。对谷类作物常常指早抽穗或早成熟,而对双子叶植物常常指始花期,首先现花的节即可能首先收获,而勿须整个植株成熟。

II、改变了发育类型的诱发突变体的回顾

对那些在文献上发表的改变了熟期、花期或其它发育性状的诱发突变体,进行较详细的观察,看来是有益的。

一、大麦:

1960年古斯塔夫逊等人报道了从大麦品种“Bonus”诱发的几个早抽穗和早熟的突变体。早熟超过4天的一般引起减产。在这些突变体中有一个叫“早熟8号”(=maT a-8)早抽穗7天,早熟9天,且茎秆较短。这一突变体由于根系发育较快而对于旱有一定的耐性。1962年作为品种发放,命名为“马里”(Mari)。这个品种在斯堪狄那维亚及其它地区推广了相当大面积,而且由于在不同纬度能保持相对早熟,被广泛地用于杂交育种。它对日照的耐性经鉴定证实,后来又在人工气候室的条件下进行了研究。图1表明这一突变体不能简单的称作“早熟”突变。在24小时光照下,“马里”比亲本早抽穗10天。在12小时光照下,“马里”比亲本早抽穗40天。在芬兰“马里”被用作杂交亲本创造了比现有早熟品种还早的品种。图2为“马里”×“Otra”的F₄和F₅代群体和“马里”×“Proctor”F₅代群体抽穗期分布频率比较图。在Tammisto的气候条件下(北纬60°),“Otra”通常比“马里”早抽穗一周。在“Otra”和“马里”的杂交中选出了超亲品系,其中之一“Eero”已作为品种发放。可以追踪到曾与“马里”杂交的大麦品种有:“Kristina”(1969)、“Mona”(1970)、“Eva”(1972)、“Salve”(1974)和“Stange”(1978)。

“Bonus”的另一著名突变体为“帕拉斯”(Pallas)，这一突变体品种具有与“Bonus”不同的光周期反应，它在短日照条件下比在长日照条件下有较高产量。“帕拉斯”亦广泛地用于杂交育种，培育出的品种有：“Hellas”(1966)、“Visir”(1970)、“Rupal”(1972)、“Senat”(1974)和“Atlanta”(1977)。

Gatersleben的作物研究所(G.D.R)的突变实验，得到了冬大麦和春大麦的早熟突变体，但没有一个能成为品种发放。Stephanov和Gorastev(1976)报道了具有较高产量的早熟突变体。Enchev(1976)报道了春大麦中诱发的一个突变体，有了春化需要并相应早熟。

在热带国家，短周期作物当然是特别有利的。如果能使后季作物有较高产量，或者能使轮作制有较高产量，则短周期作物的产量较低是可以接受的。因此，埃及一些早熟35天的突变体也是很有价值的。它们是辐射本地大麦品种“Giza 117”得到的，这些突变体茎秆较短，旗叶较大，且可用作有利的杂交亲本。

在澳大利亚，早熟和晚熟辐射诱发突变体似乎已具有经济效益。18个早熟突变体中的14个和所有晚熟突变体都比亲本品种“Prior”的产量高。早熟突变体242号为整个实验的最好的基因型，产量超过亲本品种约50%，在所有四个实验点中，其产量超过参试品种(包括11个商业品种)的平均产量。

最优异的突变体品种为“德阿蒙特”(Diamant)，它是捷克斯罗伐克用X射线辐照大麦品种“Valticky”选出的，茎秆矮15公分，由每株10—11穗增加到13—14穗，穗长增加5—10%，且千粒重增加。然而，所有这些变化可能是由于发育类型变化带来的从属性状。在春天短日照条件下，茎尖的发育延迟，但分蘖发生迟约10—14日，在可比较的分蘖阶段突变体的茎尖已有较多分化。在幼苗伸长期间突变体可发育较多的芽和较好的根系。抽穗到成熟的时间缩短了，因此成熟时间比亲本仅晚4天。虽然灌浆期缩短了，但突变体增产11%，并且收获指数改进了。突变体于1965年推广后，在捷克和其它国家获得显著的成就。它被广泛地用作杂交亲本，培育出一批新品种，如“Amethyst”(1972)、“Favorit”(1973)、“Hana”(1973)、“Trumpf”(1973)、“Nadja”(1975)、“Atlas”(1976)、“Rapid”(1976)、“Spartan”(1977)和“Safir”(1978)。其中“Trumpf”在1973年推广时，产量超过最佳品种15%，以后二年播种面积占东德春大麦的70%。

在其它国家选出的大麦突变体，有些与“德阿蒙特”改变了的发育节律相类似，其中两个突变体，芬兰的“Aapo”和丹麦的“Alf”已作为商业品种发放。

二、小麦

用X射线辐照小麦品种“Svalof Kolben”后，Mackey(1954)发现早熟及晚熟突变体。一个突变体抽穗和成熟晚1—2天，产量提高2.5%。另一个抽穗早2—3天，成熟早3—4天，且千粒重较高，产量略有增加。这一早熟突变体出乎意料的好的表现被认为是植株的抗杆锈的原因。植物发育节律的变化也可影响寄主/病原的相互作用，这一可能性应予牢记。冬小麦品种“Starke”和“Capelle-Deprez”经化学诱变处理，得到几个无需春化的突变体(Maia等1967)。法国也选得了一些早熟突变体(Touvin 1973)，其中一个的遗传方式特别值得注意。当突变体与原品种杂交时， F_1 代植株常较双亲早熟。当早熟突变体作母本时， F_1 成

熟更早；当早熟突变体作父本时， F_2 才发生分离（Dommergues等1978）。意大利Casaccia硬粒小麦突变育种目标主要集中于抗倒伏的改进，有几个突变体抽穗早2—3天，但对这一性状以后未加继续研究。

印度农业研究院（新德里）用 γ 射线和EMS复合处理小麦品种“Kalyansona”，选出一个特别有趣的突变体。突变体“HD2237”早熟25天，营养生长期由102天缩短到70天，生殖生长期由42天延长到55天，千粒重增加15%，原因大概是籽粒充实期较长。分蘖数没有变化，但分蘖更加整齐，茎秆矮10公分。1973—1976年（ M_4 — M_5 ），突变体在新德里的产量每公顷4.4—5.1吨，比原品种增产20—30%。在印度西北和东北部37个地区的试验中，突变体产量亦超过亲本。部分原因可能由于抗杆锈、褐锈、黄锈性状的显著改进（Kar等1978）。这个突变体的播种试验显示，早熟是根据播种期而定。播种期从11月12日延迟至12月12日，原品种生长周期从145天缩短到137天，其中营养生长期缩短3天，生殖生长期缩短5天。而突变体的反应完全不同，营养生长期增加16天，生殖生长期缩短18天。这个突变体肯定值得进一步研究。

三、水稻

1934年Ichijama报道了X射线诱发的水稻早熟突变体。自此以后，早熟成为报道得最多的水稻突变性状。印尼曾将地方推广品种“Pelita 1”用于诱变育种，以求获得早熟品种，因为国际水稻所最早熟的品种也不能适应需要。已经选出了产量令人满意的早熟突变体，收获时间从140—150天缩短到110—120天。这项研究是与国际原子能机构实验室（奥地利Seibersdorf）协作完成的。在匈牙利这样的协作也获得成功，选育出了早熟品种“核稻”（“Nucleoryza”）。

在美国的加利福尼亚州需要早熟水稻品种来达到迟播早收，以适应短季节区和在大麦收获后播种水稻的可能性。因为引进的早熟品种适应性不好，不得不寻找适应品种的自然突变体和诱发突变体。品种“Earlrose”和“M5”来源于自然突变。诱发的早熟突变体“D 18”被用来与半矮秆姊妹系突变体“SD7”及其它品种杂交。这个突变体比亲本“Calrose”早熟12—15天，早熟性状为单基因不完全显性遗传。

孟加拉国Haq等（1971）用 γ 射线辐照“IR8”，选出两个突变体品种（IRATOM24和IRA-TOM38），早熟25—30天，但产量依然很高。从早熟控制机制的观点来看，这两个突变体也是有趣的。图4表明亲本及两个早熟突变体在11月—5月播种期实验中的反应。三个品种对昼长、温度的季节变化都有明显的反应，突变体与亲本的差别在春稻季较明显。从表2、8的产量数据看，在12月21日和1月5日播种时，早熟突变体产量可以高于亲本“IR8”。“IR8”的另一突变体为印度用EMS诱发的，早熟28天，其产量仅降低3%。1975年Gangadharan和Misra选出一特早熟突变体，在印度Cuttack的冬季，80—85天内成熟，如在6月种植则68天内成熟。

由于早熟是水稻的一个常见的突变性状，因此对早熟的研究较其它作物广泛和深入。1971年Tsai在E位点发现一诱发的显性突变体等位基因，这个位点过去就发现存在有其它早花等位基因（图5）。所有这些等位基因是可以辨别的，但它们有共同点即圆锥花序的发育早8—9天，而抽穗仅早3—6天，且节间较短，Ganashan和Witting（1975）在开花时间与形态学性状间也发现类似的多效性。Hsieh和Chang（1975）研究了若干水稻突变体对日照和温度的

敏感性,他们发现至少7个位点控制光周期反应,在这些位点上隐性基因可导致对日照的耐性或中性。临介日照的变化不超过1—2小时即可使成熟时间相差20天。有些非常早熟的突变体,光周期反应没有改变,但对温度的增高较敏感了。

四、豆类作物

Wellensiek(1961)报道一中子诱发的豌豆突变体,在6—8节上开花而不是在15节上开花,因此开花早13—28天。Gottschalk(1961)在其它品种中选得一类似的突变体,其性状为单体隐性遗传。Blixt和Gottschalk(1975)报道许多早熟或迟熟的豌豆突变体基因型,对其中一些突变体(特别是偏化型)的遗传性状、生理性状和生态性状进行了广泛的研究,这些研究得到一个重要结论,即诱发突变体像其杂交后代一样可在本质上改变对环境条件的反应和与环境条件的互作。Sidorova和Khvostova(1972)也发现一些突变体最适宜的环境条件与其亲本显然不同。

Tedin 1954年就报道了早花的和改变发育类型的羽扇豆诱发突变体。Porsche(1967)选得5个羽扇豆早熟突变体,8个突变体改变了发育节律。虽然多数突变体生长活力较差,但其中二个产量正常,一个突变体对温度增加没有反应。在杂交中产生了超亲早熟类型,早熟20天而且高产,奇怪的是它开花并不比亲本早。澳大利亚选得了两种羽扇豆的早熟突变体,并成功地应用于杂交育种中。Anonymus(1977)报道一羽扇豆突变体品种,以Eregulla命名推广。Sjodin(1971)诱发出一些蚕豆早熟突变体,其中一个矮22公分,少4个节,在第6节(原第8节)开花,比亲本“Primus”早熟4—7天。杂交中,早花为半显性而早熟为隐性。另一突变体迟开花15天,这一性状为明显的显性。

大豆广泛地种植于全世界不同的生态区,然而其种植的扩大,因不适应寒冷气候和不同光周期条件而受到阻碍。因而,改变发芽、营养发育和种子产生的生理性状已被作为主要的育种目标。许多人企图利用诱发突变来产生这样的遗传改变。Gatersleben诱变计划在适应欧洲条件方面已获得很大成功。波多黎各已选出对日照和温度反应中间性的突变体。朝鲜已批准一突变体品种“KEX-2”,早熟11天,产量提高10—15%,乌干达选出一优良突变体“18/D/1/4”,早熟10天,产量提高25%。

牧草豆类,早花常对种子产量有重要意义。然而,对某些种来说,生殖阶段的开始标志实际牧草物质生产的开始。在这样情况下,早花即可早收,或者可以躲过环境灾害。早熟突变体品种“Uniserra”适合于澳大利亚低温落雨条件的冬季栽培。这一突变体仍有春化需要,但大概失去了花的发育初期的黑暗抑制阶段。

五、油料与纤维作物

印度亚麻品种“Neelum”64天后开花,130天内成熟,对其进行诱变处理以求获得早熟类型。已经选得一些突变体,苗期发育加快,37天后开花,在株高约50%时停止生长,90天内成熟。籽粒较大,油色较浅。始花到成熟期约短二周,产量较亲本品种约低25%。但日产量较高,因而突变体“TL 1”和“TL 2”已纳入国家实验,以备向农民发放。这个研究所也选出了芥菜的早熟突变体。印度已发放了一芥菜晚熟突变体品种“RLM198”,这一突变体宽叶深色,分枝较多,产果较多,种子稍大,含油量也有增加。印度的优质棉花品种向北扩大种植,需要

发育节律的遗传适应性, 这样的适应性已由诱发突变获得。品种“MCU5”的实变体在新德里开花只须60—80天, 而“MCU5”则须120天。突变体160天内可以收获, 而“MCU5”由于成熟太迟, 以至在晚秋温度不断降低的情况下不能爆桃。

黄麻对光周期亦十分敏感, 在孟加拉当晚季风雨使播种延迟时, 常引起开花太早而产量降低。对日照反应有耐性的突变体已经选出并用于杂交。

六、甘蔗

甘蔗对光期敏感, 在赤道 15° 内的炎热带区, 由于开花太早而产量大大降低。用光照处理阻止开花可增加蔗产量56%, 增加糖产量69%。因此, 有人企图培育完全不开花的突变体, 或花的发生对光期不敏感的突变体, 以便能显著增产。印度已选出一特别优异的甘蔗突变本, 发育特别快, 能提早30天收获, 而且仍然保持较高的产量。突变体的工艺性质没有改变。

七、果树和观赏植物

园艺家们作出了巨大努力来改变观赏植物的开花时间和果树的成熟时间, 以满足淡季的市场需要。Broerides和van Harten(1978)报道185个已经商业利用的观赏植物突变体, 其中就有许多改变了花期。最著名的例子为好望角苣苔的一个突变体品种“Margaret”, 它在冬季仍然开花, 因此能全年商业利用。

果树的早熟突变体品种有桃、苹果、杏、甜樱桃等。意大利选出一早熟22天的桃突变体。法国的INRA Angers、英国的Long Ashton、意大利的Casaccia对许多早熟或迟熟的突变体进行了长期的观察研究。

讨论和结论

从以上突变实验所得结果来看, 当育种者面对使一优良品种适应较短的生长期, 或使其符合于有限制的作物复种制的问题时, 毫无疑问, 诱发突变可作为一个较好的工具。较长或较短的作物周期显然能够得到, 且不降低产量。

获得早花或早熟的机率相当高。Yamagata(1964)发现水稻的早熟突变频率高于叶绿素突变。人们可以预期, 能够诱发出一些改变花期或熟期的等位基因。看来早熟比迟熟更多为隐性遗传, 这可能是早熟突变如此常见的一个原因。另一原因可能是许多植物种早熟容易认出, 即令在大群体中, 早的植株也是可以认出的(如谷类作物早抽穗)。

关于诱发突变实验最好的原始材料问题, 育种者肯定愿意接受一些建议。Brook(1976)强烈主张, 如果以前尚未对早熟进行过选择, 则选得早熟类型的突变体的机会是很大的。Yamagata(1964)报道了同样的经验。然而, 育种者要获得真正的进展, 必须在高产基因型中选最早熟的作为原始材料; 而且由于需要的突变体是极少的, 为了补偿这一点, 必须有较大的群体供筛选。幸运的是, 实践经验突出表明, 上述规律也有例外。Brock本人(1966)在辐照—澳大利亚早熟蕃茄品种的花粉后, 发现大量的更早熟的突变体, 其中许多果实产量并未下降。Bansal(1973)用不同诱变剂处理一个早熟和一个晚熟的大麦品种, 从早熟品种中选出的突变

体早熟达20天，而从迟熟品种中选出的突变体最早熟的仅早熟5天。Bagnara (1975) 从Casaccia(意大利)的硬粒小麦的大量实验中作出结论：早熟突变体(虽较迟熟突变体少)常常从早熟品种中获得。

就花期和熟期的遗传控制而言，研究中出现了一批不同的遗传类型。Eunus(1964)发现大麦的早熟性状为多基因遗传，但他引用的从前的文献却认为早熟性状为单体遗传，有时为显性，有时为隐性。Murfet(1977)、Lang(1978)的意见是，光周期反应和春化需要是由单基因控制的，这似乎是相当普遍的现象。春化需要大多为隐性，这表明它可以容易地诱发出来，但不容易为诱变剂所去除。然而，Maia等(1967)报道了相反的结论。花期改变的突变究竟为单基因、寡基因或多基因遗传，在某种程度上可能决定于选择过程(Bansal 1973, Brock 1976)。正如人们所预料，大多数诱发的突变为单基因隐性遗传。然而，Sjodiu (1971) 在蚕豆中，Mckenzie等(1978)在水稻中发现不完全显性遗传。Tsai (1971) 报道的突变体明显地表现显性遗传。Gustafsson的大麦突变体杂交中早熟表现杂种优势。Kivi等(1974)利用了超亲遗传。甚至，细胞质遗传似乎也有发生。在高多倍体植物中，染色体丢失可能成为改变营养发育速率的一种方法(Jagathesan和Ratnam 1978)。

用遗传方法如诱发突变来改变花期或熟期，常常会干扰控制机制，如春化需要、日照反应或温度敏感性等。从耐寒性中分离春化需要和日照反应，在大麦中已经获得成功。由国际育种计划倡导，在热带国家植物育种倾向于培育日照反应中性的品种，它们可以在不同纬度栽培，对农民比较方便，就是说它们的耕种不受季节的限制。日照反应中性为突变育种所首创，可以推测，许多报道的早熟或迟熟突变体，实际上是日照反应改变了。温度敏感性也同样。然而，有关这些控制机制的减少或去除尚无充分的结论。在热带地区，灌溉农业可能没有大的危险，但在作物栽培依靠降雨的地区，或者受霜、热、干旱等灾害期的地区，对上述控制机制进行有利的改组可能较好地防止作物遭受危害和增加产量。

随着产量成份(单位面积穗数、每穗粒数和千粒重)的重要性得到公认以后，近几年来，生理学家、农学家和育种家对所谓灌浆期给予极大重视。已经发现谷类作物如小麦，旗叶、穗和茎上部的光合效率形成粒重的主要部分。在育种中应用这些知识，对增加产量已获很大成功。但不应忘记，由于某种原因，植物的整个生活史与其产量有关。光合率、移位作用及其它生理过程并不是植物固定不变的性状，而在不同的器官中表现不同，且在植物的不同发育期不断变化。印度某些地区籽粒灌浆期适逢高温和气候干旱，其它发育阶段对高产可能更有决定作用。播种后第一个月内，小麦仅有2—3片叶，分蘖和穗分化发生。在这个阶段光肯定不是一个制约因素，但可能产生能量的缺乏和根、茎、花发育的严重竞争，而这些是决定产量水平的。大麦突变体“德阿蒙特”(Diamant)令人信服地表明，苗期的遗传改良是可能的，在温带气候区也有重要的经济意义。

Halloran (1975) 遗憾地指出，尽管有关开花生理的知识已经积累很多，但很少应用以有计划地改变发育类型。他进一步叙述，已做了大量工作来鉴定从播种到收获的最佳期，但在这一工作中，没有注意任何特殊环境最佳生长期范围内小麦发育类型遗传改变的可能性。看来直到现在，他的抱怨不仅对小麦而且对其它多数作物依然适用。

有计划地开发诱发突变技术改进植物不同发育阶段的潜力，人们当然需要在作物生理方

面了解比现在多得多的知识,正像诱发突变可用来研究寄主/病原的关系一样,它可以帮助植物生理学家洞察生理过程的控制。

所有上述的突变体本来都不是为生理方面的改变而选择的,而是由于突变性状易于认出而选得的。那末,突变体的早熟可作为生理类型变化的指示性状,看来是合乎逻辑的。大麦早熟突变体“马里”(Mair)有较好的根系,茎秆较短,对日照有耐性。其它的早熟突变体,如果仔细观察,也会发现类似的变化。早熟或晚熟突变体也可作为与环境互作类型变化的指示性状,在气候条件十分不同的条件下,突变体可有高产潜力。这样的观察结果不只限于早熟或晚熟突变体。通常认为这是基因的多效性而不是基因表达的例外,对突变基因来说同样如此。

显然,测定一突变体仅描述其最明显的突变性状是不够的。如果要为植物育种提供有用的种质,对突变体必须有详尽的鉴定。这个问题与积累数以千计种质资源的基因库所面临的问题相似。但诱发突变体有很大优越性,因为其遗传背景已为人们所了解。所以对其鉴定要容易得多,且任何已被鉴定的有益突变体,由于其遗传背景带有适于高产农业的染色体组,能较容易地并入现代的育种计划。欧洲大麦新品种的不断增长来源于用优良的突变体进行杂交育种,证明了突变体的这一潜力。

(杨士杰 译)

利用诱发突变改良小麦品种

K. A. Siddiqui等

(巴基斯坦 原子能农业研究中心)

引 言

突变在小麦进化中发挥了显著的重要作用。近年来,诱发突变对许多作物(包括普通小麦)的遗传改良获得成功。突变育种的原理与成就已为人们所熟知。我们已经选出普通小麦当前推广品种的各种有利性状的稳定突变体,包括抗病性、抗倒伏性、蛋白质含量和品质的改进等。此外,我们还发现了抗内吸杀真菌剂毒性的小麦突变体。也发现一些对氮肥反应不同的突变体,它们的固氮酶活性可能已经改变。

我们小麦育种的主要目标是诱发和积累具有优异产量和有效产量成份的有利变异性。因为普通小麦是巴基斯坦粮食自给计划中的中心课题,改良的高产品种对增加和稳定国家小麦产量是紧迫需要的。

当前有两个主要推广品种(Pak-70、Mexi-Pak),占信德省小麦种植面积的绝大部分。然而,这些品种感染锈病,而且随着时间的推移,表现较严重的遗传退化。因此迫切需要用优良小麦品种来代替这些品种。本文报道和讨论突变体115的选育,这一突变体的产量、抗病性和其它有利农艺性状,超过现有商业品种。

材料和方法

1972年将7个品种(Pak-70、Barani-70、Mexi-Pak、Nayab、Inia-66、6134×C-271和H-68)送维也纳国际原子能机构,用不同剂量的 γ 射线和快中子处理。处理种子及对照于1972—1973年麦季种植于Tandojam原子能农业研究中心,裂区设计,四次重复。小麦品种作为主区,辐照处理作为付区。每区5行,行长1.5米,行宽30公分。每区播75粒种子,每行15粒,行内株距为10公分。 M_1 代若干产量性状的数据已经报道。

将每一 M_1 植株的首3穗种成1973—1974年的 M_2 代。每个品种的每个处理种植30行作为株系行。行长1.2米,每行播13粒种子。 M_2 代表现出遗传变异性,在田间首次选出变异株1153个(表1)。对材料进一步筛选,最后留85株(表2)。对 M_2 代的观察指标有:抽穗期、株高、第一节长度、第二节长度、第一旗叶长度、宽度、第二旗叶长度、宽度、分蘖数、穗长、芒长、每穗小穗数、每穗粒产量、每株粒产量等。主要选择指标为产量和产量成份。1974—1975年的 M_3 群体种植

85个变异株, 2次重复。

一些高产突变体(包括突变体115)M₄代及以后世代的产量试验, 在原子能农业研究中心和信德省不同地区进行。对突变体115, 除测定其产量和产量成份外, 还测定其秆、叶特性、抗病性、和工艺特性。

突变体115的亲本品种为Nayab (Pj. 62-Gb. 55×Gb. 56) × (Tzpp×Nai. 60)。Nayab为农业研究所小麦专家Z. A. Munshi领导培育的。1967年Nayab有两个主要缺点, 即不育性和红粒色。1967年以来就对它进行诱变处理。突变体115是从快中子通量600拉德处理的群体中选出。

结果和讨论

1、突变体115的产量性能

“115”等四个突变体M₃代的株高和产量成份的详细数据见表3。第四代1975—1976年麦季, 对突变体115和其它突变体又进行了产量试验(表4)。变量分析表明, 在基因型间差异达极显著水平($P < 0.01$)。突变体115为最高产的基因型(表4), 被选入信德省小麦不同生长区适应性品比试验。

突变体115的高产性在1976—1977麦季M₅产量试验中得到进一步的证实。突变体115保持了在产量上超过其它基因型(包括亲本及其它对照)的优势(表5)。此外, 高产突变体115还保持了对秆锈和叶锈抗性(表6)。

为了再次证实突变体115的产量优势, 1977年—1978年进行了更加全面的试验。突变体115的田间表现给人以深刻的印象, 产量试验结果进一步证实了其高产性(表7)。突变体115在与其它基因型比较中, 产量(生物产量和籽粒产量)和收获指数都最高。突变体115较Pak-70增产22%, 较T.J.75增产25%(表8)。在两种不同肥料水平条件下, 研究了突变体115农艺性状的表现(表9)。试验1为中肥水平($N = 67$, $P = 34$ 公斤/公顷), 试验2为低肥水平($N = 34$, $P = 17$ 公斤/公顷)。在两个试验中其生物产量的t值都达到极显著水平($P < 0.01$)。突变体115籽粒产量连续不断地高于Pak-70。在试验2中, 产量差异达极显著水平($P < 0.01$)(表9)。

突变体115及其它基因型从1975—1976到1977—1978年的产量性能见表10。三个不同年份测定的相对平均产量列入表11。试验进一步证实了突变体115超过Pak-70、T.J.75、Nayab Mexi-Pak等及其它基因型的产量优势。突变体115产量高于Pak-70、Nayab、Mexi-Pak, 差异达显著水平($P < 0.05$)。

2、小麦突变体及它基因型的适应性试验

适应性试验的主要目的是: (1)研究基因型与环境的互作; (2)通过不同试验点, 测定突变体的相对产量性能并测定其产量的稳定性。

在信德省小麦不同生长区的国营农场和农民的土地上进行了适应性试验, 按照Finlay和

Willkenson(1963)、Eberhart和Russell(1966)提出的方法设计,这些方法通过信德不同环境,证明是有效的。

适应性试验结果,摘要列入表12。1976—1977,突变体115籽粒产量最高(所有点超过平均数)。这一性能在1977—1978年度得到进一步证实。突变体1977—1978在Perumal和Kot Diji等点显著高于Pak-70。1976—1977,在Tando Ghulam Ali、Perumal和Dadu等点,1977—1978在Tandojam、Derumal和Sakrand等点显著高于Mexi-Pak。各点各年份平均产量比较,突变体平均产量分别高于Pak-70 10%、Mexi-Pak 25%。表12的结果表明,除Tandojam(1976—1977)、Kot Diji(1977—1978)外,突变体115产量在所有各点超过了平均产量,这表明突变体两年对所有各点有普遍的适应性。但是,在信德省南部特别是在Badin尚待获得理想的高产量。突变体115适于正常播种。

3、稳定系数

稳定系数(表13)是按照Finlay和Wilkinson(1963)、Ghaffor Arain(1977)及Ghaffor Arain和Siddiqui(1977)的方法计算的。这些稳定系数表明突变体115的平均产量优于Pak-70和Mexi-Pak。突变体115的回归系数 $b > 1.0$,回归系数的标准误差值s.e.(b)为中等的。这表明它在1976—1977对高产环境特别适应。在最适宜的条件下(高产环境)它表现为最高产的基因型之一,在低产和中产点,它依然保持较Pak-70高产(表12)。Francis和Kannenber(1978)在研究短季节玉米的产量稳定性时,基因型是根据不同环境的平均产量和变异系数分类的,这也可证实我们的结论。

4、对突变体115形态和工艺的研究

突变体115的系统发育、形态、遗传力和工艺性状的特性见表14和表15。属小麦族,普通小麦的一个品种。有三个染色体组,A、B、D组,有42条染色体。它是一异源多倍体,但遗传行为像二倍体。

关于对产量有重要的意义的形态性状,我们对茎秆结构、叶和穗的特性进行了研究。株高($P < 0.05$)、第一节间长($P < 0.01$)、第二节间长($P < 0.05$)和第三节间长度,遗传型差异显著。这些与秆子结构有关的性状的平均值见表16。突变体115与Pak-70、Mexi-Pak、T.J.75、Z.A.76、Nayab的株高没有显著差异,但突变体115第一节间长度显著长于Pak-70、Mexi-Pak和T.J.75。第二节间和第三节间长度与其它品种的差异也有达到显著水平的(表16)。

叶子形态的显著差异见表17。突变体115的单位面积分蘖数多于Pak-70、Mexi-Pak、T.J.75、Z.A.76和Nayab。突变体115的穗长也显著高于Pak-70和T.J.75(表18)。似乎,这些成份对提高突变体115的粒产量起了有效的作用。

摘 要

异源六倍体普通小麦的遗传结构为诱发和利用质量性状和数量性状的突变体提供了巨大机

会。本文提出和讨论突变体115培育中产量改良及有关性状的试验数据。这一突变体的产量高于商业品种(Pak-70和Mexi-Pak)和亲本品种(Nayab),差异达显著水平($P \geq 0.05$)。在政府农场和农民土地上的区域试验中,突变体115的产量分别超过Pak-70 10%, Mexi-Pak 25%。

计算了突变体的稳定系数,突变体的回归系数 $b > 1.0$,回归系数的标准误差值 $s.e(b)$ 为中等。突变体表现抗秆锈和叶锈。突变体的工艺性状与当前商业品种相等。辐射处理也消除了亲本品种Nayab原有的两个缺点,即顶端不育和红粒色。由此可见,利用诱发突变可以成功地改良当前推广的小麦品种。

讨 论

A. Ando: 你分析过这一突变体的品质(蛋白质、维他命含量等)么? 结果怎样?

K. A. Siddiqui: 我们分析了蛋白质含量,准备分析维他命。

A. Ando: 很明显,你在报告中未用耐病性一词,耐病性与抗病性的意义是什么?

K. A. Siddiqui: 文献中充满了术语,我认为耐病性一词应该表示一个基因型或一个群体能够经受和克服病虫害的侵袭而不显著降低其产量。我们在“诱发抗性突变”一文中已经谈过。

T. Tulmann Neto: 你能谈谈你的原始材料的来源么? 在你的一个表中提到,原始材料表现高的遗传变异性。

K. A. Siddiqui: 原始材料来自一复合杂交($Pj.62 - Gb.55 \times Gb.56$) $\times$ ($Tzpp \times Nai.60$)。表1表明,对照材料没有变异性。表中仅有Nayab 22株与来自不同诱变处理的分离株相比较。

K. Nakajima: 我有一个关于术语的小问题,你的报告中的“生物产量”是什么意思?

K. A. Siddiqui: 在收获后,我们将植株地上部分全部称重,即秆+叶+穗(带粒),我们称之为“生物产量”,脱粒后记载籽粒产量。

A. J. Miah: 从实际育种观点来看,突变体115在你论文的所有突变体中是最令人感兴趣的。你研究过这一突变体的遗传性么?

K. A. Siddiqui: 我们希望对这个突变体进行遗传研究。

K. Borojevic: 你在报告中提到突变体穗重较低,那末哪一些产量成份有助于突变体增加产量呢?

K. A. Siddiqui: 请参考表18,单位面积分蘖数和每穗粒数都有助于突变体115产量的增加。

E. G. Niemanu: 我还想了解一下蛋白质问题,因为蛋白质含量常与产量成负相关,因此很想了解你们蛋白质分析结果,有这方面的分析数据么?

K. A. Siddiqui: 突变体蛋白质含量与亲本Nayab和推广品种Pak-70相等。因此,突变体115提高了产量但没有蛋白质含量降低的迹象。我已经谈了,我们正在分析突变体115及其它基因型的氨基酸成份。

A. Micke: 祝贺你的突变体115选育的成功,这个突变体通过“大库”增加了产量,即分蘖较多、穗子较长,小穗较多、穗粒数较多。从今天上午的讨论来看,我认为突变体在发育阶段

能较好地适应环境，这个阶段对原基分蘖和原基花有决定意义。它保持了对所有籽粒的灌浆能力，虽然千粒重稍有降低。亲本品种必须解决的问题是抽穗期的供应要能发育顶端的小花。这个突变体似乎已解决了这一难题。

K.A.Siddiqui: 非常感谢你的评价，Micke博士，因为你很透彻地指出，诱发突变实际上可以认为是改变一个品种个体发育类型的方法，通过更加适应某些环境条件的方式，打破了限制产量的难关。

(杨士杰 译)