

Zazhong xiaomai
xuanyu fangfa gailun

杂种小麦 选育方法概论

刘仲齐 编著

四川科学技术出版社

杂种小麦选育方法概论

四川科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

杂种小麦选育方法概论/刘仲齐编著. - 成都: 四川科学技术出版社, 2000. 7

ISBN 7-5364-4556-3

I. 杂… II. 刘… III. 杂种-小麦-选择育种
IV. S512.103

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 66047 号

杂种小麦选育方法概论

编 著 者 刘仲齐
责任编辑 田 霞
封面设计 李 庆
版式设计 杨璐璐
责任校对 叶 战
责任出版 周红君
出版发行 四川科学技术出版社
成都盐道街 3 号 邮政编码 610012
开 本 787mm × 1092mm 1/32
印张 4.375 字数 100 千
印 刷 四川省农科院印刷厂
版 次 2000 年 8 月成都第一版
印 次 2000 年 8 月成都第一次印刷
印 数 1-5 00 册
定 价 12.00 元
ISBN 7-5364-4556-3/S·743

■ 版权所有·翻印必究 ■

■ 本书如有缺页、破损、装订错误, 请寄回印刷厂调换

■ 如欲购本书, 请与本社邮购组联系。

地址/成都市盐道街 3 号

邮政编码/610012

前 言

在现代作物育种史上,杂种优势无疑是一大亮点。它不仅引发出许多科学家的创造天赋,而且缔造了众多的种子企业,使农业生产向分工协作的工厂化模式靠近。在中国这样一个人口众多的农业大国里,农业的基础地位从未受到过任何怀疑。杂种优势的广泛利用被认为是解决粮食问题和实现农业产业化的核心技术。玉米、水稻等粮食作物和油菜、棉花以及蔬菜等经济作物成功地实现杂交化的成果,无疑向世人昭示了杂种优势的无穷魅力。一代又一代的科技工作者把自己的一生投入到这一研究领域,数以万计的企业家把自己盈利的赌注加载在杂交种上,千家万户的农民把自己的温饱寄托在杂种优势上,足以说明杂种优势的魅力不是人造的,而是经得起检验的。

小麦是世界上种植面积最大、总产量最高的粮食作物。通过培育新品种和利用杂种优势来提高小麦产量的努力始终没有间断过。无论是20世纪50年代开始的化杀杂种小麦研究,还是60年代开始的质核互作型杂种小麦研究,都经过了数十年的探索、试验和示范。虽然近二十年来不断地有杂种小麦通过审定或注册登记,但都未能产生显著的社会效益和经济效益。因此,杂种小麦的研究重点仍然放在育种方法和种子生产体系上。本人有幸涉足这一研究领域,在继承前辈研究成果的基础上,对三系杂种小麦和化杀杂种小麦选育方法、种子生产技术、杂种优势预测体系等方面作了一些研究,同时参阅了大量与此有关的研究报道和会议资料,感悟甚多,

遂提笔成书,以求教于各位先辈和同行。

本书的重点放在育种方法的分析和总结上。第一章和第二章简要概述了作物育种方法和自花授粉作物杂交种选育方法的发展历史和研究进展。第三章着重对小麦杂种优势的表现及其遗传生理基础和预测方法进行了讨论。第四章、第五章和第六章分别对三系、两系和化杀杂种小麦选育方法进行了系统的阐述。第七章对杂种小麦种子生产技术和杂种小麦的经济效益进行了分析。第八章对杂种小麦的发展策略进行了讨论。在本书所参考和引用的文献资料中,择其主要者分别附于各章之后,以便读者根据需要查读原文。

本书得以问世,首先应感谢本研究项目的前两位主持人肖子泉和饶世达先生,是他们的执著追求为杂种小麦的研究奠定了雄厚的基础,是他们的引导和关怀激发了我的求知热情。其次还应感谢四川省种子公司的的大力支持。以罗继荣、张志升、汪致庆等为代表的各级各届领导,在组织杂种小麦的开发利用研究方面作了大量的管理协调工作,充分地保证了杂种小麦试验示范、种子生产等研究的顺利进行,为杂种小麦迈入商业化生产打下了基础。最后,应特别感谢国内外从事杂种小麦研究的知名专家如黄铁城先生、张爱民先生、孙其信先生、杨天章先生、赵寅槐先生、J. A. Wilson 先生(美)、P. Wilson 先生(澳)等给予的无私帮助和殷切鼓励。

尽管作者从1997年就开始了本书的编写,但由于水平有限、资料来源有限、系统修改时间有限,所以书中还有许多不尽人意的地方,错误和不当之处敬请读者批评指正。

刘 仲 齐

2000年3月28日于成都



第一章 作物育种方法发展概况	(1)
第一节 选种和引种	(1)
第二节 杂交育种	(3)
第三节 杂种优势利用研究	(10)
第四节 其它育种新途径	(13)
小 结	(15)
第二章 自花授粉作物杂交种选育方法	(18)
第一节 遗传性雄性不育特性的利用	(18)
第二节 遗传与环境互作型雄性不育	(23)
第三节 化学杀雄技术的研究和利用	(25)
小 结	(27)
第三章 小麦杂种优势的表现	(29)
第一节 优势表现类型	(29)
第二节 杂种优势的遗传基础	(34)
第三节 杂种优势的生理生化基础	(37)
第四节 杂种优势预测研究进展	(40)
第五节 小麦杂种优势群分类方法的比较	(44)
小 结	(51)
第四章 三系杂种小麦选育方法	(56)
第一节 小麦细胞质雄性不育特性的发现和利用	(57)
第二节 T型杂种小麦选育	(59)
第三节 K、V型杂种小麦的选育	(75)

小 结	(78)
第五章 两系杂种小麦选育方法	(81)
第一节 隐性核基因控制的雄性不育性	(81)
第二节 显性核基因控制的雄性不育性	(86)
第三节 温光敏雄性不育	(91)
小 结	(93)
第六章 化杀杂交小麦的选育	(96)
第一节 化学杂交亲本的选择与改良	(96)
第二节 化杀杂种的优势表现及其利用策略	(99)
第三节 津奥琳的特点及应用效果	(100)
第四节 GENESIS的特点及应用效果	(101)
第五节 化杀杂种的表现及其种子生产体系	(104)
小 结	(106)
第七章 杂交小麦种子生产技术	(108)
第一节 小麦的开花习性	(108)
第二节 提高异交结实率和制种产量的主要措施	(110)
第三节 父母本花期调节技术	(115)
第四节 杂种小麦防杂保纯技术	(117)
第五节 杂种小麦生产效益分析	(120)
小 结	(123)
第八章 杂种小麦发展策略	(125)
第一节 杂交玉米和杂交水稻的发展经验	(125)
第二节 杂交小麦面临的主要障碍	(129)
第三节 突破屏障的策略	(131)
小 结	(133)

第一章 作物育种方法发展概况

第一节 选种和引种

人类在很古老的年代里就已经开始了选种的实践活动。最初,人类为了寻求食物,从周围的野生植物中挑选出最适合于食用和容易储存的植物进行留种和栽培,这种选择,不仅促进了植物类型的栽培化和产量的提高,而且使植物发生了多种多样的变异。由于人们很早就认识到了子代与亲代表现相似的遗传现象,因而能从这些变异中不断地选择出最适合需要的类型进行留种。西汉时期的农业名著《汜胜之书》里,已记载有“存优汰劣”的穗选法。北魏贾思勰编写的《齐民要术》一书中,关于人工选择育种的记载就更多了。

有计划、有意识、科学的选种工作,是在达尔文(C. Darwin)奠定了生物进化理论的基础上发展起来的。达尔文在他的第一部名著《物种起源》中肯定地指出,生物是由低级到高级,由简单到复杂,逐渐变化、逐渐发展、逐渐进化而来的。变异性、遗传性和自然选择是生物进化的三个基本因素。正是因为生物具有变异性,所以当环境条件改变时,生物得以改变自己的特性和性状,适应了新的环境条件。同时由于具有遗传性,所以它可以把已经获得的有利变异,通过自然选择而巩固起来,并遗传给后代。而那些不利的变异则逐渐退化、逐渐消失。选择变异和变异遗传的辩证发展,通过自然选择的创造性作用,导致了生物界的不断进化。所以,变异性、遗传性和选择是生物进化的基石,也是人工创造作物新品种的基石。与达尔文创立生物进化论的同时,不少人开始研究试验

误差及与之有关的圃系试验。从 19 世纪前半叶到中期,美国的 John de Couteur 和苏格兰的 P. Shirreff 分别创造了所谓的后代测验法。他们对麦田中表现奇特的单穗进行了选择和留种,次年种成不同的穗行,发现有些穗行内的所有植株具有几乎相同的株高,而不同穗行间的株高则明显不同。从这些稳定一致的穗行中,选择了一些优系,繁殖起来,产生了第一个由单穗选择而成的品种。用这种方法,他们分别育成了几个小麦和燕麦新品种,并应用于商业生产。

19 世纪中叶,英国的 T. Hallett 提出了“最好的选株将产生最好的后代”的假说,认为选择的性状可以从单株传递给后代。尽管在实践中他也选到了不能遗传的变异,但这丝毫没有影响他对选择的兴趣。通过选择优良植株,他育成了相当数量的好品种,特别是他培育的大麦品种“Chevalier”,在国际上得到了公认。在同一时期,法国的 Louis de Vilmorin 也非常有效地应用了单株选择法,从地方品种群体中育成了一大批小麦品种和甜菜品种,并成立了一家久负盛名的种子公司。

为了解释产生有效选择和无效选择的原因,丹麦科学家 Johansen(1909,1926)以菜豆品种 Princess 为材料,对选择个体的变异性和选择群体的遗传组成进行了研究。他把入选的单株后代按照高度、熟期、种子大小和其它性状的表现,分成 19 种类型,称其为品系。这些品系的后代都表现得很整齐、很稳定,继续选择并不能产生新品系。他把这种遗传上稳定一致且能将这种一致性传递给后代的品系称之为纯系。由此他还得出这样的结论:从自花授粉植物种类(小麦、大麦、菜豆等)的品种中进行选择时,只有这个品种不是纯系,而是由某些遗传性状不同的几个品系所组成时,选择才会有效;纯系内的任何选择都是无效的。从此,纯系学说成为自花授粉作物

选择育种的重要理论基础。“纯系选择法”(pure - line selection)由于只有选择优良变异和后代测验二个程序,所以,它在世界范围内得到广泛的采用,并沿用了相当长的时间。例如,我国 50 年代和 60 年代推广的许多稻、麦、棉良种,都是从地方品种中利用选择育种法进行优中选优和连续选优育成的。

引种的历史几乎和选择育种一样悠久,其主要操作程序也基本相同,只不过基础群体的来源有所不同而已。选择育种是以当地的植物类群为基础,而引种则是以外地的植物类群为基础。在历史发展长河中,世界各国之间、国内不同地域之间作物品种的相互引用非常频繁,有的作为新品种直接在本地区或本国推广种植,有的作为特殊材料以充实育种的物质基础和丰富遗传资源。这对于发展生产和推广育种工作起到了很大的作用。

第二节 杂交育种

人类对植物有性生殖过程的了解明显地滞后于对动物的了解。直到 18 世纪以后,植物人工杂交试验才得以认真实践。在这方面的首创应推 1719 年 Fairchild 使用美国瞿草与康乃馨杂交所产生的人工杂种,人们将其戏称为费氏骡子(Fairchild's mule)。而马与驴杂交产生骡子的实践在我国春秋时代(公元前 770 ~ 476)就已有记载。总的来说,20 世纪以前的大量杂交工作并非为了实现某种即定目标,而只是为了增加变异的类型。

真正有目的地选择亲本进行杂交育种,是在 1900 年孟德尔(G.J. Mendel)遗传定律重新发现以后才开始的。许多育种家开始仔细地选择亲本,制订育种目标,使育种逐渐脱离了

纯经验主义的色彩。植物花器构造和授粉能力的差异,使杂交育种很快演变成二种体系。一种是以组装双亲有利性状、培育可以稳定遗传的纯系为主的杂交育种体系,另一种则是以利用杂交一代种的优势表现为主的杂种选育体系。由于这两种体系在研究目的和研究方法上存在很大的差异,为了区别,把前者通常称之为杂交育种,后者称之为杂种优势利用研究。

19世纪的最后三十年,随着显微制片技术的改进,细胞学得到了迅速的发展。对性细胞的起源和受精及细胞内染色体数目的变化的研究,使科学家对性状遗传的细胞学基础有了较为清楚的认识。20世纪上半叶遗传学的发展,证明性状是由基因控制的,而基因是能够遗传、重组、互作的。于是利用近缘品种之间的有性杂交创造新变异和选择优良变异的杂交育种法逐步发展和完善起来,并成为近代作物育种史上应用最普遍、成效最大的育种方法。

杂交育种法包括两个基本的工作环节:即选配亲本创造育种所需要的遗传变异和在杂交后代中选择所需要的基因型并通过试验产生优良的品种和品系。因此,它的发展过程也突出地表现在这两大环节的变革上。

1. 亲本选择方法

亲本的遗传基础在很大程度上决定着杂交后代的表现,是杂交育种中最关键的环节。为了将分散在各个亲本中的优良性状聚积到一个新品系中,在选择亲本时,人们非常重视亲本间优缺点的互补性。在早期的杂交育种工作中,人们对性状遗传的本质知之甚少,只能根据亲本自身的表现来选择。性状遗传研究的进展,提出了数量性状和质量性状的概念。亲本选择的要素慢慢地从品种转移到性状上。主基因控制的

质量性状倍受育种家的青睐。令人遗憾的是,多数经济性状都是数量性状,其表现型是遗传型与环境相互作用的结果。为了使优良品种的杂交后代在整体水平或多数性状上不次于亲本,不少育种家提出了根据配合力选择亲本的方法(Simmonds, 1979; 吴兆苏, 1990)。Lupton(1961)及其他科学家认为,一般配合力好的亲本,可能在高代中出现优系;在多数情况下,高配合力表现为杂种优势。但在育种实践中常有许多例外,一般配合力高的亲本也会产生不良的后代。把这种现象往往归结于特殊配合力的作用。这种辩解虽然能使配合力理论自圆其说,但人们对它在亲本选择中的指导价值却产生了疑问。

为了使数量性状的选择更为可靠,尽量减少主观评价和其它遗传和环境因素对目标性状的影响,Smith(1936)提出了植物选择指数的概念。Hazel(1943)认为,要确定目标性状的选择指数,应该提供以下数据:

性状的相对经济价值;

性状的基因型方差和表现型方差;

性状的表现型与基因型协方差。

性状的相对经济价值根据性状的价值确定,以百分数表示。为了得到方差与协方差的数据,至少要进行两年两点两次重复的试验,以便对试验材料的目标性状进行分析。许多研究表明,当两个或几个性状间存在负相关时,指数选择法的效果更好;选择性状的遗传力越低,指数选择法的优势越明显(Pesek and Baker, 1969; Rosielle, 1975)。

分子生物学的发展使人们了解了目标性状的基因构成,可以直接在基因水平上进行选择。为了有效地鉴别基因,各种分子标记技术应运而生,标记程序越来越简化,标记的可靠

性越来越高,遗传连锁图上的标记密度越来越大。品种间的遗传差异、性状与基因的关系等都可以通过测定分子标记的多态性以及利用这些标记建立的遗传图谱来检验。从某种意义上说,亲本的选择已经变成了对基因的选择。

从根据性状选择亲本到根据性状的配合力选择亲本,从利用选择指数到利用分子标记,选择方法的精确度依次增加,但对育种家的素质和配套设施的要求也依次增长。在许多经济不发达的地区,应用最广泛的仍然是表型选择法。

为了提高新品种对当地环境的适应性,选择亲本时往往以当地表现优良的主推品种或表现突出的高代品系为骨干,针对其个别缺点,选择有“一技之长”的偏材进行有计划的“掺和”,以便在改良目标性状的同时,丰富新品种的遗传基础。产量性状大多由微效多基因控制,育种的目标是超高亲。所以,选择的亲本不能有明显的缺点,而且双亲的亲缘关系愈远愈好。

2. 亲本组配方式

选择亲本进行有性杂交的主要目的是为了把双亲的有利性状结合到一起。最初一般都采用两个亲本之间进行的单交法。这种方法简单易行,时间经济,杂交和后代群体的规模也较小。如果精心选择亲本,使其具有最多的有利性状和最少的不利性状,则具备双亲有利性状的植株在 F_2 代中出现的频率相当高。

随着育种水平的提高和生产力的发展,为了把存在于三个和三个以上亲本中的优良性状同时结合到一起,并为了丰富杂交后代的遗传基础,复交法很快就发展了起来,亲本间的组配方式也越来越多样化。常见的有三交、双交和四交等。三交是指先将两个亲本配成单交组合,再将这个组合与另一

优良亲本杂交,即 $A \times (B \times C)$ 。一般把最优良的亲本放在第二次杂交中,使其在后代的遗传组成中占 50% 的比例,另两个亲本则分别占 25%。双交是指先将四个亲本配成两个单交组合,然后以单交一代杂种为亲本再进行杂交,即 $(A \times B) \times (C \times D)$ 。四个亲本在杂交后代中所占的遗传比例相同,都为 25%。四交是指四个不同的亲本按先后顺序依次进行杂交,即 $(A \times B \times C) \times D$ 。在这种组合中,A 和 B 的种质分别占 12.5%,C 占 25%,D 占 50%。所以,把拥有最多有利性状的亲本放在最后一次杂交中非常重要。复交所需的亲本较多,亲本后代群体的规模较大,选择的难度也比较大。

为了在较短时间内有效地改良单交组合的某些缺点,或者是改进优良品种或品系的个别缺憾性状,可以选择单交组合中的优良亲本再次与 F_1 杂交,或与单交后代群体中的优良单株杂交。这种方法称之为回交法。回交次数因育种目标和亲本自身的表现而定,分有限回交法和充分回交法两种。有限回交法中通常以轮回亲本为父本,连续进行 1 次 ~ 3 次回交,或者是隔代进行 1 次 ~ 3 次回交,然后进行连续的自交选择。这样育成的新品种中,非轮回亲本的血缘尚占有一定的比重。充分回交法中,通常以轮回亲本为父本,连续进行 3 次 ~ 5 次回交,育成的新品种除目标性状来自非轮回亲本外,其它性状和遗传背景基本与轮回亲本相同。

3. 杂交后代的处理方法

最早的杂交试验和育种改良都着眼于简单遗传的质量性状。因此,对杂种的各分离世代进行单株种植、单株观察和选择的系谱法(pedigree method)便应运而生。系谱法的主要特点是:自杂种的第一次分离世代(单交 F_2 、复交 F_1)开始选株,并分别种成株行,每个株行成为一个系统(即株系)。以后各

世代都在优良的系统继续选择优良单株,继续种成株行,直至选育成优良一致的系统时,便升入产量品比试验。在选择过程中,各世代都予以系统地编号,能清楚地查找株系的历史与亲缘关系,故称之为系谱法。系谱法对杂交后的每一世代都有观察记录,各世代的系统关系清楚;单株种植时不良植株可及时淘汰;所选品系都有历代测定所积累的数据为依据,评价比较准确。但其工作量较大,在一定的土地、人工和物质条件下,势必限制所能处理的杂交组合数目和所能选择的植株数目,从而限制所能产生的遗传变异以及所能保持的变异类型。此外,单株选择属于劳动密集型,许多机械化设施难以在单株选择中应用,工作效率无法提高。对于复交后代,这种方法更加难以兼顾选择强度、选择规模和选择效率之间的关系。为了解决这些矛盾,特别是针对众多遗传力低的数量性状在早代难以准确选择的特点,发展了一种在分离世代进行混合选择、混合留种的混合选择法(mass selection)。混合选择法的主要特点是:在杂种分离世代不进行单株选择,而是按组合混合种植,只淘汰混合群体中明显的劣株,直到估计杂种遗传性趋于稳定,纯合个体数达80%左右的世代(约在 $F_3 \sim F_8$),才开始选择单株,下一代种成株系,然后选拔优良株系升级进入产量比较试验。混合选择法有效地解决了系谱法中存在的问题,在后代群体中能保存较多的变异类型。其主要缺点是群体的发展方向易受自然选择的影响,当自然选择和人工选择的方向相悖时,杂种群体中有用的基因型所占的比例甚少,而且这些基因型往往呈杂合状态,需要进一步的单株选择才能稳定成系,从而延长了选育年限。因此,后人根据各自的工作条件和选种经验,又提出了几种改良系谱法、改良混合法及系谱与混合的结合法等(吴兆苏,1990),以便在不延长育

表 1-1 系谱选择法和混合选择法的比较

科 目	系 谱 法	混 合 法
可靠性	对家系的连续记载提供了重复选择的机会,结果准确可靠。	缺乏系统的观察和亲缘参照,决定组合取舍的依据不充分,可靠性较差。
可控性	能根据性状的遗传力进行早代选择和定向选择,及时淘汰不良株系和劣质组合,可控性强。	无法实施定向选择。为了保留丰富的遗传重组类型,后代群体的规模往往越来越大,可控性差。
灵活性	后代材料须在正常生长季节播种;各世代都要求有严格的记录,灵活性差。	可以进行异地和非正季人工加代繁殖;选种谱工作环节较少,伸缩性大,灵活性强。

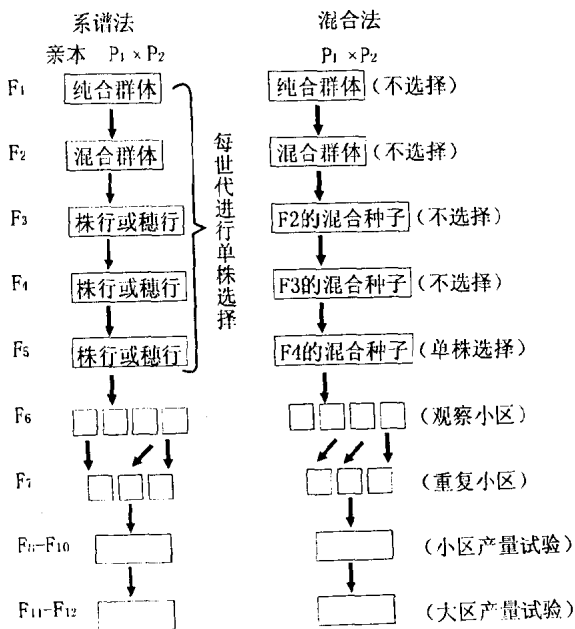


图 1-1 处理自花授粉作物杂交后代的系谱法和混合法流程图解

种年限的基础上,最大限度地保存更多的人类所需要的变异类型,提高选种的效率。

第三节 杂种优势利用研究

长期以来,人们就已经知道不同种的植物可形成杂种,但它们是偶然被发现的。第一个从事植物的系统杂交试验的人当首推科尔鲁特(Kolreuter, 1733 ~ 1806)。他从 1759 年开始从事植物杂交试验,成功地使早熟的普通烟草(*Nicotiana tabacum*)和较晚熟的品质优良的烟草(*N. glutinosa*)进行杂交,获得了集优良品质和早熟性于一身的杂种一代,并在 1760 年作了报道。他还用实验方法从另外几个属和种(石竹属、紫罗兰属、天仙子属、毛蕊花属、西葫芦属等)中成功地获得了杂种。非常遗憾的是,他得到的杂种很少得到同时代人的赞同。

18 世纪末和 19 世纪初,一些植物育种家为了提高产量而进行的植物杂交试验,有力地推动了植物杂交的科学研究。例如,托马斯·安德鲁·奈特(1759 ~ 1838)首先以豌豆为材料进行杂交试验,他一再观察到杂种生长旺盛的现象,并第一个发现种子的颜色中,灰色对白色是显性。以后,达尔文发现了玉米的杂种优势现象,指出“异花授粉一般对后代是有益的,而自花授粉往往对后代是有害的。”植物学家比尔(W. J. Beal)从达尔文的试验中受到启迪,在 1870 年进行了人工控制玉米杂交授粉的试验,进一步证实玉米杂交种的产量显著地优于其亲本品种。但这些试验并没有引起育种家的高度重视。因为玉米的自交衰退现象使相当多的科学家对培育玉米杂交种失去了信心。

尽管如此,当时美洲大陆玉米产量停滞不前的严峻局面