



草业科学研究系列专著

中国小麦族内多年生牧草 远缘杂交研究

云锦凤 于 卓 主编



科学出版社

S543.035

1

草业科学研究系列专著

中国小麦族内多年生牧草 远缘杂交研究

云锦凤 于 卓 主编



科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是我国第一部禾本科小麦族多年生牧草远缘杂交研究的专著，是编者多年来承担各类国家课题的研究成果总结。书中介绍了我国小麦族禾草，主要包括冰草属、披碱草属、赖草属及大麦属等牧草种、属间远缘杂交的研究进展和成果，综述了国内外小麦族禾草远缘杂交研究的概况，并提出了今后小麦族禾草远缘杂交育种的研究方向，力求将小麦族禾草远缘杂交的新技术、新手段、新成果呈现给读者。

本书可供从事植物种质资源和育种研究的教学及科研人员参考，也可作为高等农林院校生物科学专业研究生和本科生的教学参考书。

图书在版编目(CIP)数据

中国小麦族内多年生牧草远缘杂交研究/云锦凤,于卓主编. —北京:科学出版社,2014. 1

(草业科学研究系列专著)

ISBN 978-7-03-039022-6

I . ①中… II . ①云… ②于… III . ①禾本科牧草-多年生植物-远缘杂交-研究 IV . ①S543. 035. 1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 257811 号

责任编辑：韩学哲 贺窑青 / 责任校对：鲁 素

责任印制：赵德静 / 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>

骏杰印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2014 年 1 月第 一 版 开本：720×1000 1/16

2014 年 1 月第一次印刷 印张：20 插页：4

字数：381 000

定价：128.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《草业科学研究系列专著》编辑委员会

主编 云锦凤 韩国栋 王明玖

编委 (以姓氏笔画排序)

于 卓 卫智军 王明玖 王忠武 王俊杰

王桂花 云锦凤 石凤翎 付和平 乔光华

米福贵 红 梅 李 红 李造哲 李德新

张 众 武晓东 杨泽龙 金 洪 郑淑华

珊 丹 赵 钢 赵萌莉 侯建华 格根图

贾玉山 高润宏 高翠萍 韩 冰 韩国栋

秘书 高翠萍 李治国

本系列专著是内蒙古农业大学草业科学国家重点学科、草地资源教育部重点实验室、草地资源可持续利用科技创新团队、内蒙古草业研究院和内蒙古自治区草品种育繁工程技术研究中心建设项目的成果，并由其资助出版。

《中国小麦族内多年生牧草远缘杂交研究》
编辑委员会

主编 云锦凤 于 卓

编委 (以姓氏笔画排序)

于 卓 马艳红 云锦凤 王树彦 王照兰

杜建材 李小雷 李造哲 李景环 赵 彦

侯建华

序　　言

《草业科学研究系列专著》是内蒙古农业大学草业科学国家重点学科和草地资源教育部重点实验室等建设项目的重要成果之一。该重点学科和实验室源远流长，底蕴深厚。从1958年建立我国第一个草原专业开始，半个世纪以来，他们立足于内蒙古丰富的草地资源，经过几代人筚路蓝缕，开拓前进。《草业科学研究系列专著》就是他们在草业科学教学和研究的漫长道路上，铢积寸累的厚重成果。

这一系列专著涉及了牧草种质资源与牧草育种，牧草栽培与利用，草产品加工，草地生态系统，草地资源监测、评价和合理利用，草原啮齿类动物防治等众多领域。尤其在牧草远缘杂交、雄性不育、冰草转基因以及草地健康和服务等方面，取得了很大成就，赢得了国内外学界认可。

我国是草地资源大国，草原面积占国土面积的41.7%，居世界第二位。草原与森林共同构成了我国生态屏障的主体。草业“事关国家生态安全和食物安全，事关资源节约和环境友好型社会建设，事关经济社会全面协调可持续发展”（杜青林，2006，《中国草业可持续发展战略》序言）。这也正是我国新兴的草业科学面临的重大历史任务。

我们欣慰地看到，《草业科学研究系列专著》由科学出版社组织出版，对这一重大历史任务作出了正面响应。这一系列专著不仅是内蒙古农业大学草业科学国家重点学科和草地资源教育部重点实验室的宝贵成果，也是我国草业学界对祖国崛起的精诚贡献。

我祝贺《草业科学研究系列专著》的出版。衷心祝愿这一系列专著与它所代表的学术集体相偕发展，不断壮大。

中国工程院院士

任继周

于2009年建国60周年端午节

前　　言

小麦族（Triticeae）是禾本科植物中与人类生存关系最为密切的一大类群，包括小麦、大麦和黑麦3种重要的粮食作物，以及冰草属、披碱草属、赖草属等具有重要生态价值、经济价值的多年生牧草。多年生牧草约占小麦族植物的70%以上，广泛分布于南北半球的温带、寒温带地区，成为天然草地的主要构成成分。它们中的很多种类既是优良的饲用植物、人工栽培牧草，又是重要的水土保持植物，具有抗寒、抗旱、抗病虫、耐盐、耐瘠薄、优质等优异特性，是禾本科小麦族牧草及麦类作物品种改良宝贵的基因库。

植物远缘杂交一般是指分类学上属于不同种、属或关系更远的植物类型间的杂交。通过远缘杂交，不仅能够获得结合亲本优良性状于一体的新类型，而且还可以产生新性状、创造新物种。此外，远缘杂交也是研究物种形成、进化及亲缘关系的重要途径。

90%以上的多年生小麦族禾草是多倍体，在其种的形成过程中，多数经历了种间和属间杂交，因此，特别适合采用远缘杂交和诱导多倍体的方法进行改良。随着杂交和杂种胚培养技术的进步、细胞遗传学的发展以及现代分子生物技术的应用，远缘杂交在国外多年生牧草育种研究中得到广泛利用。特别是采用染色体组分析的方法来研究该族的种系发生和亲缘关系，从根本上改变了单纯以形态特征为依据来划分种、属以及它们的演化关系的方法，极大地推动了远缘杂交育种的研究进程，并已育成一些新品种应用于生产实践。其中美国科学家 Stebbins、Dewey 等在该领域做出了突出的贡献。

我国自 20 世纪 80 年代开始小麦族多年生牧草的远缘杂交研究。1984 年以来，内蒙古农业大学云锦凤教授带领科研团队，先后从北美洲引进包括冰草属、披碱草属、偃麦草属、赖草属、大麦属、新麦草属等 1199 份小麦族多年生牧草种质材料，在内蒙古农业大学呼和浩特牧草试验站进行引种栽培试验，同时收集了部分国产小麦族多年生禾草，对各种材料的适应性、抗性和产量性状进行了系统评价，从中筛选出了一批特异亲本材料。之后以国外新兴的“小麦族内多年生牧草染色体组分类系统”为理论指导，按照亲本优缺点互补的原则选择杂交亲本，进行了长达 20 多年的研究，获得了一批具有重要育种价值的种、属间远缘杂交杂种 F₁ 代及其衍生后代，通过回交、染色体加倍等技术手段使高度不育的杂种 F₁ 代育性得到恢复。同时，在克服远缘杂交困难的理论和方法上取得了较大突破。育成冰草远缘杂交新品种 1 个，并在内蒙古等北方地区推广应用。期间

主持完成 9 个国家自然科学基金相关研究课题和国家“863”专项、科技支撑计划等项目。本书既是对给予资助的 10 余项国家研究课题的总结汇报，也是团队远缘杂交育种研究成果的反映。

本书是我国小麦族禾草远缘杂交研究的首部专著。研究材料丰富，涉及 4 属 11 种，9 个组合，多数组合既有正交，也有反交。对亲本及杂种从形态学、细胞学、蛋白质、DNA 分子水平进行了深入系统的分析和鉴定。同时通过回交和染色体加倍等方法，对杂种 F₁ 代进行了育性恢复研究。

在本书编写过程中，南京农业大学陈佩度教授、中国农业科学院草原研究所阎贵兴研究员提出了许多宝贵意见和建议，在此表示衷心感谢。

本项研究先后有 30 多名师生参与，除本书编撰者以外，还有米福贵、李瑞芬、陈雪冰、霍秀文、谢新明、孙海莲、徐春波、郭立华、张辉、王月华、郝峰、张颖、刘芳等。

本书凝聚了团队成员的研究成果及见解，分析借鉴国内外有关小麦族植物远缘杂交理论和技术方面的文献报道，历时四年完成编写任务，希望它能为从事牧草资源与育种的研究人员提供参考，并能激发更多的学者，尤其是青年科技工作者选择此项艰巨而又具有探索空间的领域开展研究。

鉴于本项研究工作带有阶段性的特点，许多工作需要继续补充和完善。因此，本书无论在深度与广度上都存在一定的局限性，有些观点还存在争议，热切盼望读者和各方专家批评指正。

本专著得到国家“863”计划“抗逆、优质苜蓿、冰草等牧草新品种选育”、国家“973”计划“中国西部牧草、乡土草遗传及选育的基础研究”、国家自然科学基金“小麦族内多年生牧草远缘杂交”、“蒙古冰草染色体加倍”、“小麦族内多年生禾草杂种的育性恢复”、“蒙古冰草抗旱相关基因克隆、表达及功能分析”、“加拿大披碱草×野大麦 F₁ 染色体的分子原位杂交检测和加倍”、“四倍体杂交冰草分子遗传图谱构建及主要农艺性状 QTL 定位研究”等 18 个项目的资助，在此深表谢意！

作 者

2013 年 11 月

目 录

序言	
前言	
第一章 小麦族多年生牧草远缘杂交研究概况	1
第一节 远缘杂交育种的意义	1
一、远缘杂交的概念及特点	1
二、远缘杂交育种的重要性	1
第二节 小麦族远缘杂交育种的国外研究进展	7
一、牧草与麦类作物的杂交	7
二、多年生牧草间远缘杂交	18
第三节 远缘杂交育种的国内研究进展	24
一、野生近缘植物与麦类作物的杂交	25
二、多年生牧草间远缘杂交	31
第二章 蒙古冰草与航道冰草杂交的研究	37
第一节 试验基本概况	38
一、供试材料及试验地概况	38
二、试验方法	39
第二节 杂种 F ₁ 代和 BC ₁ 代的形态学及生物学特性	46
一、生育期和生长速率	46
二、花粉育性和结实性	47
三、产草量	48
四、小结	50
第三节 杂种 F ₁ 代及 BC ₁ 代的抗旱性	50
一、干旱胁迫下幼苗 RWC 和膜透性变化	50
二、干旱胁迫下幼苗 SOD 和 CAT 的活性变化	51
三、干旱胁迫后幼苗表观生长状况	52
四、小结	52
第四节 杂种 F ₁ 代和 BC ₁ 代及其双亲的 POD、EST 同工酶分析	53
一、POD 同工酶	53
二、EST 同工酶	54
三、小结	55

第五节 杂种 F ₁ 代、BC ₁ 代及其双亲 RAPD 的研究	56
一、基因组 DNA 多态性	56
二、小结	57
第六节 杂种 F ₁ 代、BC ₁ 代及其双亲的细胞遗传学特性	57
一、根尖细胞染色体	57
二、花粉母细胞减数分裂染色体行为	59
三、小结	60
第七节 杂种 F ₃ 代及 F ₄ 代的农艺性状	61
一、生育期	61
二、生长速率	62
三、株高和分蘖能力	62
四、穗型变异	63
五、小结	64
第八节 杂种 F ₃ 代及 F ₄ 代的细胞学特性	65
一、花粉育性和结实性	65
二、染色体特征	66
三、小结	69
第九节 杂种 F ₃ 代及 F ₄ 代 11 个株系的同工酶分析	69
一、抽穗期旗叶 POD 同工酶	69
二、夏秋分蘖期幼叶 POD 同工酶	71
三、抽穗期旗叶的 EST 同工酶	72
四、夏秋分蘖期幼叶的 EST 同工酶	74
五、夏秋分蘖期幼叶的 SOD 同工酶	76
六、等位酶聚类分析	77
七、小结	79
第三章 羊草与灰色赖草杂交的研究	80
第一节 试验基本概况	80
一、供试材料及试验地概况	80
二、试验方法	81
第二节 杂种 F ₁ 代及双亲的形态学和生物学特性	89
一、生长特性和生产性能	89
二、营养成分分析	92
三、耐盐生理特性	94
四、小结	96

第三节 杂种 F₁ 代不育的细胞学基础	97
一、花粉母细胞的减数分裂行为	97
二、胚囊的发育	101
三、小结	102
第四节 杂种 F₁ 代幼穗再生体系的建立	103
一、幼穗愈伤组织的诱导及植株再生	103
二、细胞悬浮系的建立及植株再生	105
三、小结	108
第五节 杂种 F₁ 代育性的恢复	108
一、染色体加倍	108
二、回交	114
三、小结	114
第六节 杂种 F₁ 代、BC₁ 代及其亲本 SSR 分子标记分析	114
一、杂种 F ₁ 代、BC ₁ 代基因组 DNA 的扩增	115
二、SSR 标记与种间杂交遗传的分析	116
三、小结	117
第四章 披碱草与野大麦杂交的研究	118
第一节 试验基本概况	119
一、供试材料及试验地概况	119
二、试验方法	120
第二节 杂种 F₁ 代及 BC₁ 代的形态学特征	125
一、营养体形态特征	126
二、穗部形态特征	127
三、小结	130
第三节 杂种 F₁ 代及 BC₁ 代的细胞遗传学特性	130
一、体细胞染色体	130
二、花粉母细胞减数分裂染色体行为	132
三、BC ₁ F ₄ 代染色体构成的基因组原位杂交 (GISH)	135
四、小结	136
第四节 杂种 F₁ 代及 BC₁ 代的生物学及农艺特性	137
一、物候期	137
二、生长速率	139
三、生产性能	139
四、分蘖能力	140

五、花粉育性和结实性	140
六、杂种 F ₁ 代与亲本幼苗的抗旱耐盐性鉴定	141
七、BC ₁ F ₂ 代抗旱耐盐性鉴定	143
八、小结	151
第五节 杂种 F₁代及 BC₁代的同工酶分析	152
一、杂种 F ₁ 代、BC ₁ F ₁ 代及其双亲的同工酶	152
二、BC ₁ F ₂ 代同工酶	155
三、小结	157
第六节 杂种 F₁代及 BC₁代的 RAPD 研究	158
一、RAPD 扩增结果	159
二、遗传相似系数和遗传距离	160
三、小结	162
第五章 加拿大披碱草与野大麦杂交的研究	163
第一节 试验基本概况	163
一、供试材料与试验地概况	163
二、试验方法	163
第二节 杂种 F₁代及双亲农艺性状	168
一、生育期和生长速率	168
二、花粉育性和结实性	168
三、产草量	169
四、小结	170
第三节 杂种 F₁代及双亲的抗旱性和耐盐性	170
一、幼苗抗旱性	170
二、幼苗耐盐性	172
三、小结	173
第四节 杂种 F₁代及双亲的 POD、EST 同工酶分析	174
一、POD 同工酶	174
二、EST 同工酶	174
三、小结	176
第五节 杂种 F₁代及双亲的 RAPD 研究	176
一、基因组 DNA 多态性	176
二、小结	177
第六节 杂种 F₁代及双亲细胞遗传学特性和 GISH 分析	177
一、根尖细胞染色体	177

二、PMCM I 染色体行为	179
三、GISH 分析	180
四、小结	182
第七节 杂种 F ₁ 代染色体加倍及后代细胞遗传学和育性鉴定	182
一、秋水仙碱处理分蘖苗	182
二、根尖细胞染色体	183
三、PMCM I 染色体行为	184
四、花粉可育率和结实率	185
五、小结	186
第八节 杂种 F ₁ 代染色体加倍后代的形态及生物学特性	186
一、生育期	186
二、生长速率	187
三、表观特征和分蘖特性	187
四、穗型特征	188
五、耐盐性	190
六、小结	193
第九节 杂种 F ₁ 代染色体加倍后代的同工酶分析	193
一、EST 同工酶	193
二、POD 同工酶	195
三、SOD 同工酶	197
四、小结	197
第十节 杂种 F ₁ 代染色体加倍后代的 AFLP 研究	198
一、DNA 质量、AFLP 预扩增检测及适宜引物筛选	198
二、AFLP 扩增	199
三、遗传距离与聚类分析	201
四、染色体加倍 F ₁ 代单株的 AFLP 扩增	202
五、小结	204
第六章 加拿大披碱草与老芒麦杂交的研究	205
第一节 试验基本概况	205
一、供试材料及试验地概况	205
二、试验方法	206
第二节 亲本及其杂种后代的生物学和细胞学特性	209
一、生物学特性	209
二、细胞学特征	213

三、小结	216
第三节 杂种 F₁代的育性恢复	217
一、幼穗培养和染色体加倍	217
二、传统的染色体加倍和回交	220
三、杂种 F ₁ 代幼穗培养再生株的鉴定	222
四、小结	224
第七章 加拿大披碱草与披碱草、圆柱披碱草杂交的研究	226
第一节 试验基本概况	226
一、供试材料及试验地概况	226
二、试验方法	227
第二节 杂种 F₁代的形态学特征	229
一、生育期	229
二、生长速率	229
三、表观特征和分蘖特性	229
四、穗型特征	230
五、小结	232
第三节 杂种 F₁代的细胞学特性	232
一、花粉育性和结实性	232
二、根尖细胞染色体	233
三、花粉母细胞减数分裂染色体行为	233
四、小结	236
第四节 杂种 F₁代的 AFLP 研究	236
一、DNA 质量检测	236
二、AFLP 扩增	236
三、遗传距离和聚类分析	238
四、小结	239
第五节 杂种 F₁代组织培养再生体系建立	239
一、愈伤组织诱导及继代培养	240
二、愈伤组织分化成苗	240
三、生根培养	242
四、小结	242
第六节 杂种 F₁代育性恢复	243
一、秋水仙碱处理愈伤组织	243
二、回交	245

三、回交 BC ₁ 代植株体细胞染色体鉴定	246
四、小结	247
第八章 加拿大披碱草与肥披碱草、老芒麦与紫芒披碱草杂交的研究	248
第一节 试验基本概况	248
一、供试材料及试验地概况	248
二、试验方法	248
第二节 杂种 F ₁ 代的生长发育及细胞学特性	249
一、生长速率、株型、穗型	249
二、花粉育性和结实性	250
三、细胞染色体特征	250
四、小结	254
第三节 杂种 F ₁ 代的 RAPD 研究	254
一、DNA 的质量检测	254
二、RAPD 扩增	254
三、遗传相似系数和遗传距离	256
四、小结	257
第四节 杂种 F ₁ 代幼穗组织培养再生体系的建立	257
一、愈伤组织诱导及继代培养	257
二、愈伤组织分化	259
三、生根培养	259
四、小结	259
第五节 杂种 F ₁ 代生物学、细胞学及同工酶分析	260
一、生长速率与穗型特征	260
二、花粉育性与结实性	261
三、细胞染色体特征	263
四、分蘖期 EST 同工酶	263
五、小结	265
第九章 小麦族多年生牧草远缘杂交育种展望	266
第一节 小麦族多年生牧草远缘杂交育种的特点	266
一、牧草生物学特性及在远缘杂交育种中的应用	266
二、牧草远缘杂交育种的特点及应遵循的原则	267
第二节 小麦族多年生牧草远缘杂交的障碍及其克服途径	268
一、克服杂交不可交配性	268
二、采用胚拯救技术	269

三、恢复杂种后代育性	269
四、其他辅助技术	270
第三节 小麦族多年生牧草远缘杂交育种的潜力和今后的发展方向	271
一、种质资源丰富, 可研究的空白点多	271
二、结合染色体工程开展研究, 使远缘杂交育种更具目的性和计划性	271
三、结合生物技术开展研究, 提高远缘杂交育种的创新性和效率	272
四、加强种质资源的保护、鉴定、创新, 促进远缘杂交育种进程	273
参考文献	276

彩图