

太谷核不育小麦 在育种中应用方法的探讨

王进先 武克忠 李丽君

(吉林省农科院作物所)

高忠丽同志于1972年,在太谷县发现一株无花粉型的不育小麦〔1〕。邓景扬同志等在总结高忠丽等人试验资料的基础上,通过细胞学观察和遗传分析确定:它是由显性单基因控制的核不育材料,是一个稀有的珍贵资源,在国内外均属首次发现,并肯定了它在理论和育种上应用的重要价值〔1-2〕。

目前,该项研究在基础理论方面已深入到细胞学、不育机理和生化领域〔2-6〕;在育种上,技术理论和应用方法的研究也取得了很大进展〔2-3、6-9〕,但轮回选择和综合群体的应用还多属设想。一些单位已转育出一批定型的基础材料,开始用于育种实践〔7-9〕,急需一套切实可行的方法。为此,参考前人的研究,结合杂交育种的理论与经验,本文就太谷核不育小麦(简称Ta1,下同)在育种中的应用方法提点补充意见,供探讨与商榷。

Ta1在小麦育种中的应用方法,是由它所具有的性质和特点所决定的〔2.3.5〕。Ta1开花时颖壳开张大,柱头外露,异交结实率高,有利于自由授粉,大量配制组合,突破了人工杂交的限制。Ta1不育基因为显性单基因,与任何品种的小麦杂交、测交或回交,其后代的育性分离总是不育和可育各占50%,育性遗传以株为单位,没有中间类型;Ta1不育基因既易转育,又不需要保持系;不育株可以连续地异交,集结优良基因,创造优异的重组体;可育株通过自交、分离、纯合,随时可以把优良的重组体转变为稳定的优良品种或组成多种优良纯合基因型的多系种,突破了后代群体规模的限制;Ta1育性遗传方式不受环境的影响,既可用于冬麦,也可用于春麦,既用于高肥水育种,又用于瘠薄、盐碱、抗旱等方面的育种以及南繁、北育。到目前为止,尚未发现不育基因与不良性状有连锁现象。

综上所述,说明Ta1既可用于常规育种,又可用于轮回选择育种。

一、Ta1在小麦常规育种中的应用

(一)用于阶梯杂交,人工创造新类型

常规育种中最使人头疼的是缺乏变异丰富的原始材料。为此一般多从优良组合后代中选留具有某些突出性状的偏材品系,或通过辐射、人工引变、远缘杂交等创造新类型,或通过染色体工程创造异附加系、代换系引进抗源。Ta1的利用,将使大量材料中蕴藏的优良基因得以集结和重组,从而可育成丰富的变异类型,丰富品种资源。其利用方案如下:

根据所需要的性状,选择几个优良父本与Ta1型的亲本相间种植,自由授粉。在开花前拔除Ta1亲本行中的可育株和不育株中的劣株,成熟时选收符合目标要求的不育株,组

成下代群体。这样经过二、三代“随机交配——选择”以后，即可从中选拔出符合要求的可育株，下代种成株行，经四、五代分离、重组，就可选出新类型的品系。

在这个杂种群体（不育株）的基础上，每隔二、三年，再加入一些新的品种做父本，输入一批符合要求的新基因，组成新的群体，再经过二、三年“随机交配——选择”，又可选出一批可育株，育成一批新类型的材料。这样，每隔二、三年就可组成一个新的群体，选出一批新的类型。

为了加速育种进程，还可根据目标要求，分别组成几个甚至十几个群体，或组成远缘杂交群体，冬春麦杂交群体等。在隔离条件下按上述方案进行，将创造出大量的、多种类型的原始材料，以丰富遗传资源。

（二）用于亲本选配，早期淘汰组合

目前，现有的遗传学知识还不能准确地指导亲本的选配，故所配组合的成功率很低。我们1949~1976年（中间停10年）的18年中，共配了871个组合，只有4个组合出了成果，成功率不到5%。许多育种工作者都想靠大量配制组合和扩大 F_2 群体，以期从大量的变异群体中得到优异的材料，加快出品种的速度。所以国内外有条件的单位，每年要做1,000~2,000个组合，甚至更多些。每个组合种植2,000~10,000个 F_2 个体。这样大的规模，一般单位承担不起，这又成了快出成果的难关。利用Ta1资源通过两步走的办法，可以突破这道难关：

1、利用Ta1做母本大量配制组合（每年500~1,000个），用最少的 F_2 群体（单交200，复交400）。通过直观鉴定 F_1 的优势和 F_2 群体的变异大小，淘汰配合力差、群体变异小的组合。

2、利用Ta1重新配制入选的组合，每个组合种植2,000~10,000个 F_2 个体，保证足够的 F_2 群体。

在掌握了质量性状和数量性状遗传规律的基础上，这种做法既能减轻工作量，又可提高成功率。

（三）用于多父本混合授粉以改良优良品种某些缺陷

许多优良品种是在进一步改进原有良种的某些缺欠的基础上育成的。抗病育种是这样，早熟、大粒型、耐高温特性等的改良也是这样。目前，属于这类输入某些有益基因的互补性育种，已经成为一条成功经验。这种有目的地改进优良品种一、二个缺欠的育种，如果用Ta1资源，方法很简便，又很容易奏效。以改造品种的叶系为例：

设有5个叶系比较理想的材料和5个已转成Ta1的、需改造的品种，第一年，用5个Ta1型品种的不育株作母本，每个品种种一短行。用5个叶系好的材料等量均匀混合的种子做父本，与母本相间种植。重复一次，外用混合父本围上。开花前拔除母本行中的可育株，让其接受混合父本的花粉。成熟时，按母本分别收获不育株种子。

第二年，将收获的母本不育株种子，按5个母本系种植，成熟时，按综合性状和长势选收不育和可育的优良单株。

第三年，将可育株、不育株分别处理：

1、可育株：上代收来的可育株种子，按母本种群成株行，单粒点播。实际上相当于

按 F_1 株行种植的 F_2 群体，此代可选叶系好的单株，接着按系谱法或衍生系统法处理，选育优异的稳定品系。

2、不育株：把各母本群来的不育株种子混合，种成一个大的群体，让其自由授粉，形成各种双交组合，从中选择叶系好的个体（可育株和不育株）。可育株的种子，下代开始用混合处理法选育优异的稳定品系。不育株的种子下年继续混合种植、自由授粉，或者加入新父本，组配成新群体。

二、 $Ta1$ 在小麦轮回选择中的应用

1940年提出轮回选择法以来，在玉米等异交作物上已取得了显著成效。 $Ta1$ 的发现为在小麦育种中应用轮回选择创造了条件，也为选育突破性品种开辟了新的途径。

轮回选择的基本概念是：采用多亲本通过几轮“随机交配——选择”的程序，把分别存在于不同个体上的优良基因集结起来，重组成各种优异基因型的重组体。在玉米等异交作物育种上应用的轮回选择方法是根据异花授粉、随机交配，并且是以一代杂种或杂合基因型群体应用于生产，受“哈德——魏伯格”平衡法则支配，其基因和基因型频率保持不变。

小麦是自交作物，以纯合型群体用于生产，因而不能直接利用改良群体。杂合群体将

按 $(1 - \frac{1}{2^g})^r$ 公式逐代分离迅速纯化，终将全部变为纯合个体，所以不能套用玉米

等异交作物的轮回选择模式。而且也不是所有的小麦育种都要用轮回选择，用不用还要做具体分析。一般说，小麦杂交育种可分为两大类：一为互补（组合）育种；二为突破（超常）育种。前者是想把少数几个亲本的优点组合到一个品种中；而后者则要求选育出生理、生态和产量性状上有所突破的品种。从遗传上看，前者是控制不同性状（如早熟、抗病等）的基因分别存在于两个亲本上，它比较易于鉴别和重组，只要利用 $Ta1$ 作工具按常规育种方法处理即可；后者是控制相同性状的、不同强度的基因（系）分别存在于不同的亲本上，由于是由多基因控制的，比较难于鉴别，必须多亲复交或多代重组打破连锁才能奏效，因而一般常规育种很难“胜任”。我们认为这类突破性育种，需要用轮回选择法。根据目标的要求，其轮回选择方法大体可分为两大类：

（一）简单轮回选择

1、在开花前可通过表型淘汰的简单轮回选择法，此法用于选育抗高温、抗干旱、抗涝害、抗冻害以及耐瘠薄、耐盐碱等目标的育种。由于这类特性可以利用自然条件，在当代就能从表型上加以淘汰，其中多数在开花前即可通过拔除劣株的方法进行选择，所以适于简单轮回选择（混合选择法），具体方法如邓景扬等同志的阐述〔7-9〕。仅补充两点。

（1）坚持自然淘汰与人工选拔相结合的方法。但需注意只有在连续互交使亲本组配达到理论组合数时，才能到自然条件下进行淘汰。初代宽选，逐代从严。因为育种目标都离不开丰产，亲本中会有丰产突出而抗性不良的材料，早期选择过严，易丢掉这类丰产好的基因。

（2）从改良群体选拔优良可育株转入株系选育时，仍需继续利用自然条件进行选择，直到育成品种为止。

2、当代可以人工鉴定，但不是依表型淘汰的简单轮回选择法，如耐病、高蛋白、高

赖氨酸等生理生化特性的选择，需要辅之以人工测定。先选农艺性状优良的不育株，再根据测定结果，用入选的不育株组成下轮群体，与一般的简单轮回选择略有不同，但基本上适于简单轮回选择程序，具体方法仍可参照邓景扬等同志的简单轮回选择方法〔7-9〕。

（二）不依表型鉴定属于数量性状的轮回选择法

丰产性等综合性状是受微效多基因（Polygenes）控制的数量性状，这些性状的表现既受环境的干扰，又受亲本配合力、亲本某些性状遗传传递力的影响，在轮选过程中，还要考虑这些性状的遗传方式，显隐性规律，性状的主次等等。所以，每轮都要求准确地选择优良基因型以组成下代群体，其方法很难从简。这样就需要很多代，很长时间，基因型鉴定还得进行姊妹互交，操作又十分麻烦。为了简化手续，加快进度，我们设计了二个方案：

方案1：优良基因型品种混合父本法

第一轮（I）：亲本选拔

I—1：原始群体组配

根据常规育种经验，选择5个农艺性状好的基础亲本种子等量混合作父本。根据育种目标要求，选择15个偏才亲本的Ta1型材料，用其不育株种子作母本，每品种种一行，与混合父本相间种植，行长2.5米，行距30厘米，四周用混合父本围上。开花前，拔除母本行中的可育株。成熟时，选收母本行中好的单株主穗，按母本行分别混合，取其一半（400粒）做配合力测定，另一半（400粒）留作II—1的母本。

I—2：一般配合力测定

将从I—1收的15群F₁种子各种一行，每隔5行种一行混合父本做对照，行长2.5米，行距50厘米，每行条播200粒种子，二次重复。开花前标记可育株。成熟时，根据一般配合力淘汰母本系（如淘汰5个）。在入选组合中，每组合选收50株可育株的主穗，仍按母本系将种子混合脱粒（约2,000~3,000粒）成10个群体。

I—3：母本系及个体选拔

将I—2收获的10群的可育株混合种子，每组合种植一方（20~30行），行长5米，行距50厘米，5厘米点播约2,000~3,000株。生育期间，接种鉴定抗病性。根据抗病性和分离情况，又淘汰4个母本系，在入选的母本系F₂群体中选择优良单株，取其主穗种子经籽粒鉴定选择后混合，做II—1的父本。

第二轮（II）：群体组配：

II—1：母本系F₁与优良基因型混合父本互交组配群体

将I—1保留的母本行主穗种子，除去I—2和I—3淘汰掉的母本系，拿来作母本（共6个母本系），每母本种一行，行长5米，行距30厘米，每行条播400粒。用I—3优良可育株的混合种子做父本，与母本相间种植，周围用混合父本包围。开花前拔除母本行中的可育株。成熟时，从母本行中选收优良的不育株，按母本行混合成6群。

II—2：优良母本系组合同互交

将II—1来的6个母本系群，在隔离区种植，行长2米，行距40厘米，每行条播200粒，重复一次。开花前，将不育株和可育株均做上标记。成熟时，按母本系群选收优良不育株主穗，做II—3的母本（各群间选收的个体数可以不同，以合格为准），混收优良可育株的主穗，做II—3的父本。

II-3: 各母本系不育株子代与可育株子代混合群体互交

将II-2来的父、母本相间种植,行长5米,行距30厘米,每行条播500粒。每母本系种植行数视种子量而定,周围用父本围上。开花前拔除母本行中的可育株,淘汰父母本行中的不良株,再次接种鉴定抗病性,淘汰感病株。成熟时,收获优良不育株主穗,经种子鉴定淘汰后全部均匀混合在一起,供III-1用。从可育株(父本)中发现优良单株可转入选种圃(以后各代均可随时选株转入选种圃)。

第三轮(III): 改良群体选育

III-1: 不育株混合群体互交

将II-3不育株的混合种子,在隔离区中按行长5米,行距45厘米,株距2.5厘米,单粒点播,每行200粒,种250~300行(5~6万单株)。开花前标记不育株,拔掉可育株中的劣株。成熟时,选收优良不育株主穗,经籽粒品质、饱满度鉴定、淘汰后混合供III-2播种用。

III-2: 改良群体组成

将III-1的种子在隔离区中,按行长5米,行距45厘米,株距5厘米,单粒点播,每行100株,种500~600行(5~6万单株)。开花前标记不育株,拔除可育株中的劣株。成熟时,选收不育株,再经品质、饱满度鉴定,入选的单株,下代进入株行。

第四轮(IV): 改良群体利用

IV-1: 株行及个体选拔

在隔离区中,将III-2收获的单株种成株行,行长2.5米,行距50厘米,株距5厘米点播,每行50株,种2,500~3,000行。成熟时,选优良株行,再从中选优良可育株和不育株。

IV-2: 可育株及不育株群体利用

优良可育株下代转入系谱处理或系统集团处理,选育品种。优良不育株可重组新的轮回选择群体,或重复III-2和IV-1的程序,再选优良品系。

方案2: 用常规育种的 F_2 入选单株组成轮回选择初级群体

轮回选择取得成效的关键在于群体的基因组成,常规育种的 F_2 入选单株都是由优良组合中选出的具有优异基因型的单株,是很理想的轮回选择亲本。用它直接组成轮回选择初级群体,不但可以加快轮回选择的进程,而且还会显著提高轮回选择的效果。由于在每个 F_2 个体中拿出10粒种子,就可满足组配群体的需要,不影响常规育种的进程。

具体方法:从若干组合的 F_2 入选个体中,精选200个左右个体,按育种目标要求,分成4~5个集团。每个集团40~50个 F_2 个体,均匀混合作父本。选用几个优良基础亲本的不育株作母本。直接组配成轮选群体(相当于方案1的II-1轮),选育过程按方案1的第二、第三和第四轮进行。

三、基础亲本的转育

前面已经论述了Ta1既可用于常规育种,又可用于轮回选择。不论哪种方法,必须首先用回交法转育成一批含有Ta1核不育基因的优良亲本材料。有关问题已有很多论述〔7-9〕。这里仅补充两点:

1、基础亲本转育要认真挑选,数量不宜过多

转育基础亲本应具有以下两个方面的优点:第一是适应本地各麦区生态条件的类型,

即优良的本地品种或推广品种及有希望的高代品系。第二是配合力好，没有严重缺点的偏材品种。它包括本地育成品种的亲本，由国内、外搜集起来的、经过鉴定的品种和品系。这类材料中要包含育种目标要求的各种性状，如发育快、抽穗早、耐高温、灌浆快、大穗、多粒、粒大、丰产性高、秆强、耐水肥、不落粒、无穗发芽等农艺性状和抗逆性及秆锈的各主要小种、根腐病、黄矮病、黑穗病等各种主要病害的抗源等。这类材料比较多，转育的一定是偏材突出、没严重缺欠的材料。

根据常规育种的经验，有50个Ta1型常用基础亲本就够用。轮回选择组成初级群体的亲本数量不宜过大，一般认为以25个左右较为适宜〔7-9〕。但为了发挥Ta1的利用效果，同一类型材料还必须考虑株高、分蘖、抽穗及开花等性状的差异，以提高异交率，这样就要增加贮备材料的数量，一般单位估计有100份左右就够了。从Ta1的特点看，转育材料没什么问题，但要保持近百份材料的纯度，及时供应足够量的不育株种子并不容易，需要严格的隔离环境和一定的技术力量。因此，最好是几个单位协作，分工转育、保存，互相提供种子。同时要注重原始材料的搜集、观察和鉴定，不断充实和提高基础亲本的数量和质量。

2、转育材料时，应注意颖壳开张好、花丝长、花药大的类型，以利自由授粉

近年来，我们在转育Ta1材料（B₁、B₂、B₃）中发现，开花时组合间颖壳开张程度、柱头外露长短等存在着差异，其表现情况与原品种有一致的趋向。说明这些特性与显性核不育基因无连锁。可能受轮回亲本品种的特性与无花粉型不育花生理特性的共同影响，因此，转育时应注意这种特性的选择。

四、综合种利用的商榷

综合种是由多亲本个体自由授粉产生的杂合个体的群体。用于生产后，能靠相互自由授粉保持杂合，从而延长杂种优势的利用年限。这种方法早在异花授粉作物牧草、甜菜上广为应用，近年来，在玉米上也得到了重视。利用Ta1，通过轮回选择形成的小麦改良群体，是由分离出来的杂合可育株组成的“综合种”，用于生产后由异交变成了自交，这样很难较长时间地利用杂种优势，原因有二：

1、异交作物的综合种是开放自由授粉、互相随机交配的群体。它受 Hardy — Weinberg法则的支配，其基因和基因型频率稳定，生产能力不发生变化，可较长期的使用。自交作物小麦由杂合可育株组成的“综合种”，各对等位基因的杂合型频率是要按自交分离规律，逐代下降 $1/2$ 。随着自交世代的增加，最后几乎全部变成纯合型个体。按

$(1 - \frac{1}{2^g})^r$ 公式计算，如有20对杂合基因（ $r=20$ ），自交5次（ $g=5$ ）就有53%

的个体达到纯合，失去了杂种优势。既使将可育株与不育株混合收获做“综合种”，由于不育株频率逐代减少 $\frac{1}{2}$ ，也难以解决可育株逐代纯合化的问题。

2、杂合型自交，分离重组导致群体产量下降。在轮回选择中，按“随机交配——选择”程序形成的“综合种”，其个体组成有三种类型：杂种优势强的杂合基因型；由显性基因控制的，表现显性性状的杂合型；由多基因控制的数量性状的杂合型。这样的群体，自交几代后，必将出现如下情形：表现杂种优势的杂合型解体，优势消失，综合种形成的过程，实际是连续杂交的过程，开始是单交F₁，继而是双交F₂，直到多交F_n，隐性基因控

制的性状得不到表现，自交后杂合型控制的显性性状开始分离，隐性纯合基因表现出隐性性状，其中属不良的性状也使产量下降；受多基因控制的表现加性效应的数量性状，无论是等效异位多基因或多基因系其后代分离都比较显著地表现出产量差异。

鉴于上述情况，我们设想以混系种代替“综合种”。所谓混系种是指由几十个或更多的遗传基因型不同的纯合个体（系）组成的群体，做为一个品种用于生产。但要求生育期、株高、壳色、粒色、芒性等农艺性状的一致性，同时又要维持遗传性的多样性。这样的混系种，遗传基础丰富，适应性强，稳产性好，可长期使用。特别适于自然条件差的低产区和病害流行区。Jensen（1956）在燕麦中用5个品系等量混成的混系种与原来5个品种进行产量比较，结果表明：混系种单产不但高于5个品种的平均值，还高于其中任何一个品种，特别是地域间的变化（C.V）显著小于各品种，表现出对环境反应的稳定性。

利用Ta1组配“综合种”的方法已有报导〔8-9〕，选育混系种方法的不同之处，主要在于“综合种”是把改良群体中选出的可育株个体混合后直接用于生产，而混系种则要经过自交——重组——淘汰过程，使个体成为纯合基因型，群体是各种基因型的多系群体，而后用于生产。一般有75%以上的个体达纯合时，就可开始用于生产。

自交阶段选拔淘汰的要点：

1、只淘汰不选拔。主要淘汰由双隐性基因控制的不良性状，利用异地条件进行自然淘汰与人工淘汰相结合的方法是很重要的。

2、先按株高、生育期分集团，到几个条件不同的地区选拔淘汰；然后再按壳色、粒色、芒的性状分集团组成混系种。选拔淘汰年限以组成群体的亲本数量而异，15个品种以内一般自交4~5代即可用于生产。

3、除自交初代可以南繁或北育加代外，以后各代必须在应用地区的条件下种植，以便自然淘汰。

4、自交分离淘汰过程可以同生产力鉴定（品比、区试和生产试种）结合进行。在自交2~3次时，就可参加品比或区试。但要特别注意在条件差（瘠薄、盐碱、干旱、低洼）的地区鉴定和试种。

以上各点均是据根Ta1的特性、遗传学规律和育种经验提出的一些设想和推理，实际工作不多，又限于时间和水平，不妥之处在所难免，请同志们批评指正。

参 考 文 献

- 〔1〕高忠丽、郭文毅：1982。 回顾2—2—3不育小麦发现十年 山西农业科学（1）。
- 〔2〕邓景阳、高忠丽：1982。 太谷核不育小麦的发现、鉴定及利用 山西农业科学（1）。
- 〔3〕王琳清等：1932。 显性单基因控制的2—2—3核不育小麦试验研究 山西农业科学（2）。
- 〔4〕陈朱希昭：1932。 太谷核不育小麦花药和花粉发育的细胞形态学观察 山西农业科学（2）。
- 〔5〕杨赞林、金陵：1932。 太谷核不育小麦开花习性和杂交技术的初步研究 山西农业科学（5）。
- 〔6〕高明尉：1932。 太谷核不育小麦的成因，分类及其利用与研究 山西农业科学（6）。
- 〔7〕张绍南：1932。 论太谷核不育小麦的轮回选择 山西农业科学（3）。
- 〔8〕王振富：1981。 显性核不育基因在小麦轮回选择中的应用 山西小麦通讯（3—4）。
- 〔9〕邓景阳等：1981。 应用太谷核不育小麦进行轮回选择的理论和方法 油印本（未发表）。