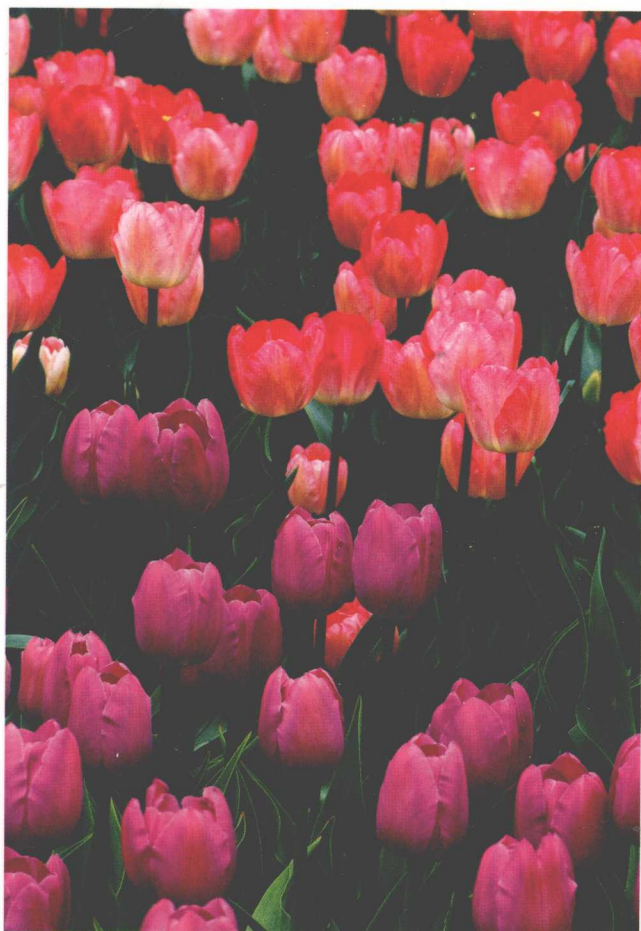
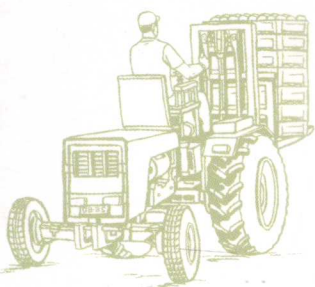




普通高等教育“十一五”国家级规划教材

# 园艺植物 遗传育种 (第2版)

季孔庶 主编



高等教育出版社  
HIGHER EDUCATION PRESS

S603.2  
01

1539416

普通高等教育“十一五”国家级规划教材



CS1700309-11

# 园艺植物遗传育种

Yuanyi Zhiwu Yichuan Yuzhong

(第2版)

季孔庶 主编



高等教育出版社·北京  
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

重庆师大图书馆

123456

### 内容提要

本书是普通高等教育“十一五”国家级规划教材,是在2005年版《园艺植物遗传育种》的基础上,根据使用情况反馈,结合编者多年教学实践经验,并尽可能搜集国内、外最新遗传育种相关原理和技术资料修订而成。

全书共10章和15个实训,教学内容包括:绪论、经典遗传与细胞质遗传、数量遗传、园艺植物种质资源与引种驯化、选择育种、有性杂交育种、杂种优势利用、诱变育种、现代生物技术育种和新品种的审定与推广繁育;实训内容包括:分离定律的观察、园艺植物遗传率的估算、花卉种质资源调查、引种试验观察、果树芽变选种、选择育种、园艺植物花粉的贮藏及花粉生活力的测定、有性繁殖园艺植物杂种一代育种计划的制订、园艺植物的有性杂交技术、园艺植物多倍体的诱变与鉴定、植物组织培养技术、园艺植物转基因技术、果树良种苗木的鉴定与检验、花卉良种苗木的鉴定与检验和蔬菜良种种子播种品质检验。

本书可作为高职高专院校、本科院校举办的职业技术学院、五年制高职以及成人教育园艺专业和园林专业的教材,也可供从事园艺植物工作的人员参考。

### 图书在版编目(CIP)数据

园艺植物遗传育种/季孔庶主编. —2版. —北京:高等教育出版社,2011.6(2012.7重印)

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

ISBN 978-7-04-031944-6

I. ①园… II. ①季… III. ①园艺作物-遗传育种-高等职业教育-教材 IV. ①S603.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 093874 号

策划编辑 张庆波  
插图绘制 尹莉

责任编辑 张庆波  
责任校对 杨凤玲

封面设计 赵阳  
责任印制 毛斯璐

版式设计 余杨

出版发行 高等教育出版社  
社 址 北京市西城区德外大街4号  
邮政编码 100120  
印 刷 北京印刷一厂  
开 本 787×1092 1/16  
印 张 17.5  
字 数 430 000  
购书热线 010-58581118  
咨询电话 400-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>  
<http://www.hep.com.cn>  
网上订购 <http://www.landaco.com>  
<http://www.landaco.com.cn>  
版 次 2005年5月第1版  
2011年6月第2版  
印 次 2012年7月第2次印刷  
定 价 25.80元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究  
物 料 号 31944-00

重 大 机 关 图 书 馆 前 部

# 高职高专教育农业技术类专业教材 指导委员会和编写委员会

## 指导委员会

教育部高等学校高职高专植物生产类专业教学指导委员会

## 编写委员会

### 主任委员

蒋锦标 辽宁农业职业技术学院

### 副主任委员

邓振义 杨凌职业技术学院

李俊英 北京农业职业学院

刘源 河南农业职业学院

杨昌鹏 广西农业职业技术学院

### 委员(排名按基础、作物、园艺)

邹良栋 王衍安 宋志伟 姚运生 陈世昌 黄卫萍 吕爱枝 刘玉凤

马成云 季孔庶 于泽源 陈杏禹 刘金海 费显伟 赵晨霞 李志强

## 前言

新世纪高职高专教改项目成果教材《园艺植物遗传育种》2005年出版以来,各地读者普遍认为,该教材比较适合高职高专和成人教育的教学需求,江苏和江西等省还将其指定为高等教育自学考试和函授教学用书。

遗传育种作为生物学领域的前沿学科,发展迅猛,知识更新快,教材内容需作相应修订。为了进一步提高教材的质量,编写组从2008年接受再版编写任务开始,在素材的搜集和整理等方面做了大量、细致的工作。在充分汲取第1版教材使用过程中多方面反馈意见的基础上,力求顾及全国范围内使用对象的知识基础及园艺植物遗传育种领域的最新进展。

新版教材共安排了10章理论教学内容,将经典遗传、细胞质遗传和数量遗传的内容分别作为一章来阐述,将基因突变和染色体变异以及分子遗传学知识分别放入诱变育种以及现代生物技术育种中。

新版教材精简了原理性阐述,进一步加强了与实践相关的内容。如三大遗传基本规律和遗传率估算后均增加了相关育种应用的论述;有性杂交育种一章中增加了花期调控的相关内容,并将切枝离体培养亲本杂交技术引入其中,弥补了第1版教材的遗漏;引种内容增加了不同地域引种的一般经验的相关阐述;现代生物技术育种中添加了转基因植物生物安全性问题对策的相关内容。

新版教材力求更多地涉及园艺植物的相关知识,如细胞质遗传一章中,删除了第1版教材中线粒体遗传涉及的“红色面包霉的生长缓慢突变”的内容。

新版教材增加了前沿性知识,以能反映遗传育种发展新动向为原则,对相关内容,如航天育种、低能重离子育种、生物入侵等,均作了相应精简。

新版教材修订后的实训内容由原来的11个增加到15个,以便于教学过程中因地制宜地选用。其他不少细节方面的修改在此不一一详述。全书的建议教学总学时仍为64~80个,其中48~64学时为理论教学,16学时为实训。

全书由南京林业大学林木遗传育种国家级重点学科、林木遗传与生物技术省部共建教育部重点实验室季孔庶教授(博导)任主编并统稿。滁州职业技术学院姜自红、江苏畜牧兽医职业技术学院吕乐燕参加编写。第1、5~8章和实训10、13由季孔庶编写;第4、9、10章和实训1~9、11、12、14、15由姜自红编写;第2、3章由吕乐燕编写。

本书承蒙南京农业大学张天真教授的细致审稿;本书的完稿得到了贤妻瑞芳女士的竭力支持。在本书再版之际,谨向对本书做出贡献的所有人员致以衷心的感谢!

由于作者水平所限,本教材虽经修订,但难免有不少错漏,敬请批评指正。

主 编  
2011年2月

# 目 录

1 绪论	1	2.3.5 细胞质基因与细胞核基因的关系	45
1.1 园艺植物遗传育种的地位、涉及的内容和任务	1	2.3.6 植物细胞质雄性不育性	46
1.2 园艺植物的进化与遗传改良	2	练习与思考	49
1.3 园艺植物良种的作用	3	本章小结	50
1.4 园艺植物遗传育种的历史与发展	4	3 数量遗传	51
1.5 中国园艺植物遗传育种的概况	6	3.1 数量性状的特征	51
1.6 园艺植物育种目标的确定	8	3.1.1 数量性状的遗传试验	51
1.6.1 主要目标	8	3.1.2 数量性状的特征	52
1.6.2 目标的特点	11	3.2 数量性状的遗传机制	53
1.6.3 制定目标的主要原则	12	3.2.1 数量性状遗传的多基因假说	53
1.7 园艺植物育种的途径	15	3.2.2 多基因效应的累加方式	55
1.8 园艺植物遗传育种的发展趋势	17	3.2.3 数量性状的基本统计方法	56
练习与思考	18	3.3 遗传率(力)	58
本章小结	18	3.3.1 遗传率的概念	58
2 经典遗传与细胞质遗传	19	3.3.2 广义遗传率的估算方法	59
2.1 孟德尔遗传定律(分离定律和自由组合定律)	19	3.3.3 狭义遗传率的估算方法	60
2.1.1 分离定律	20	3.3.4 遗传率在育种上的应用	64
2.1.2 自由组合(独立分配)定律	23	练习与思考	65
2.1.3 基因互作——孟德尔遗传定律的补充和发展	25	本章小结	65
2.2 连锁遗传定律与遗传图谱	30	4 园艺植物种质资源与引种驯化	66
2.2.1 连锁	31	4.1 园艺植物种质资源	66
2.2.2 交换	33	4.1.1 种质资源的概念和重要性	66
2.2.3 交换值及其测定	35	4.1.2 园艺植物起源中心	67
2.2.4 基因定位与连锁遗传图	37	4.1.3 种质资源的现状	70
2.2.5 连锁遗传定律的应用	40	4.1.4 种质资源的分类	70
2.3 细胞质(非染色体)遗传	41	4.1.5 种质资源的调查	72
2.3.1 细胞质遗传的概念	41	4.1.6 种质资源的搜集	73
2.3.2 细胞质遗传的特点	42	4.1.7 种质资源的保存	75
2.3.3 母性影响	42	4.1.8 种质资源的研究与利用	76
2.3.4 叶绿体遗传	43	4.2 引种驯化	77
		4.2.1 引种驯化的概念	77

4.2.2 引种驯化的意义 .....	77	6.3.3 多系杂交 .....	115
4.2.3 引种驯化的影响因素 .....	78	6.3.4 多父本混合授粉杂交 .....	116
4.2.4 引种方法 .....	81	6.4 杂交亲本的选择与选配 .....	117
4.2.5 引种驯化成功的标准 .....	83	6.4.1 亲本选择的原则 .....	117
4.2.6 引种的注意事项 .....	83	6.4.2 亲本选配的原则 .....	118
练习与思考 .....	84	6.5 有性杂交技术 .....	121
本章小结 .....	85	6.5.1 准备工作 .....	121
<b>5 选择育种</b> .....	86	6.5.2 杂交技术 .....	122
5.1 概念、地位及选择的效应 .....	86	6.5.3 提高有性杂交效率的方法 .....	126
5.2 选择标准的制定原则 .....	87	6.6 杂种后代的选育与培育 .....	127
5.3 有性繁殖植物的选择育种 .....	88	6.6.1 杂种后代的选育 .....	127
5.3.1 两种基本的选择法 .....	88	6.6.2 杂种后代的培育 .....	133
5.3.2 两种基本选择法的综合 应用 .....	90	6.7 回交育种 .....	135
5.3.3 园艺植物的授粉习性与常用 选择法 .....	91	6.7.1 回交育种的应用 .....	135
5.3.4 选择育种中的多性状选择 方法 .....	92	6.7.2 回交育种的方法 .....	136
5.3.5 影响选择效果的因素 .....	93	6.8 远缘杂交育种 .....	138
5.3.6 有性繁殖植物选择育种的 程序 .....	95	6.8.1 远缘杂交在育种工作中的 作用 .....	138
5.4 无性繁殖植物的选择育种 .....	97	6.8.2 远缘杂交的特点 .....	139
5.4.1 芽变选种 .....	97	6.8.3 远缘杂种的选择 .....	144
5.4.2 营养系微突变选种 .....	103	练习与思考 .....	144
5.4.3 实生选种 .....	104	本章小结 .....	145
练习与思考 .....	106	<b>7 杂种优势利用</b> .....	146
本章小结 .....	106	7.1 杂种优势的概念、遗传解释及利 用概况 .....	146
<b>6 有性杂交育种</b> .....	107	7.1.1 概念 .....	146
6.1 有性杂交育种的概念及地位 .....	107	7.1.2 遗传解释 .....	147
6.2 园艺植物主要性状的遗传 表现 .....	108	7.1.3 杂种优势的利用概况 .....	148
6.2.1 多年生果树主要性状的遗传 表现 .....	108	7.2 杂种优势的度量方法 .....	148
6.2.2 一、二年生蔬菜主要性状的 遗传表现 .....	109	7.2.1 超中优势 .....	148
6.3 有性杂交的方式 .....	114	7.2.2 超亲优势 .....	148
6.3.1 单交 .....	114	7.2.3 超标优势 .....	149
6.3.2 回交 .....	115	7.2.4 离中优势(平均显性度 $\sqrt{H/D}$ ) .....	149
		7.3 杂种优势的固定 .....	149
		7.4 杂种优势利用的程序 .....	150
		7.4.1 选育优良自交系 .....	150
		7.4.2 配合力测定 .....	154

7.4.3	自交系间配组方式的确定	156	8.4.3	化学诱变的方法	195
7.4.4	品种比较试验、生产试验和区域试验	156	8.5	多倍体育种	197
7.5	杂种种子的生产	157	8.5.1	多倍体的特点	199
7.5.1	人工去雄制种法	157	8.5.2	人工获得多倍体的方法	200
7.5.2	利用苗期标记性状的制种法	158	8.6	航天与离子注入诱变育种	202
7.5.3	利用化学去雄剂的制种法	158	8.6.1	航天育种	202
7.6	自交不亲和性及其利用	158	8.6.2	离子注入诱变育种	203
7.6.1	自交不亲和性的遗传机制	159	练习与思考	204	
7.6.2	选育自交不亲和系的方法	161	本章小结	205	
7.6.3	利用自交不亲和系制种的方法	162	9 现代生物技术育种	206	
7.6.4	自交不亲和系的繁殖方法	163	9.1	概述	206
7.6.5	利用自交不亲和系制种的优缺点及改进办法	163	9.2	分子育种的遗传基础	206
7.7	雄性不育系及其利用	164	9.2.1	两种核酸及其结构	207
7.7.1	雄性不育系的选育	164	9.2.2	遗传信息的传递规律	208
7.7.2	利用雄性不育系生产一代杂种	167	9.3	基因工程与育种	210
练习与思考		168	9.3.1	基因工程的原理与技术	210
本章小结		169	9.3.2	基因工程在园艺植物育种中的应用	212
8 诱变育种		170	9.3.3	转基因植物的生物安全性及其对策	214
8.1	诱变育种的概念和意义	170	9.4	细胞工程与育种	216
8.1.1	概念和发展概况	170	9.4.1	胚胎培养技术	216
8.1.2	意义	170	9.4.2	加倍单倍体技术	218
8.2	诱变育种的遗传基础	172	9.4.3	原生质体培养和体细胞融合(杂交)技术	219
8.2.1	染色体数目的改变	172	9.4.4	体细胞突变体筛选技术	220
8.2.2	染色体结构的改变	174	9.4.5	植物快繁技术	221
8.2.3	基因突变和表观遗传变异	177	9.5	分子标记辅助育种	222
8.3	辐射育种	180	9.5.1	分子标记及其种类	222
8.3.1	辐射诱变源的种类及特性	180	9.5.2	分子标记在育种中的应用	223
8.3.2	辐射诱变的作用机制	183	练习与思考	225	
8.3.3	辐射诱变的方法	185	本章小结	226	
8.3.4	辐射育种程序	189	10 新品种的审定与推广繁育	227	
8.4	化学诱变育种	192	10.1	品种审定	227
8.4.1	化学诱变的特点	192	10.1.1	品种审定的概念	227
8.4.2	化学诱变剂的种类、特性和诱变机制	193	10.1.2	品种审定的意义	228
			10.1.3	品种审定制度	228



10.2 植物新品种保护 .....	229	实训 2 园艺植物遗传率的估算 .....	240
10.2.1 植物新品种保护的意义 .....	229	实训 3 花卉种质资源调查 .....	241
10.2.2 植物新品种保护的国内和 国内现状 .....	230	实训 4 引种试验观察 .....	242
10.2.3 我国植物新品种保护条例的 主要内容 .....	230	实训 5 果树芽变选种 .....	243
10.2.4 植物新品种保护与品种审定 的关系 .....	231	实训 6 选择育种 .....	246
10.2.5 观赏植物品种的国际 登录 .....	231	实训 7 园艺植物花粉的贮藏及花粉 生活力的测定 .....	247
10.3 良种繁育与品种推广 .....	232	实训 8 有性繁殖园艺植物杂种一代育 种计划的制订 .....	249
10.3.1 良种繁育的概念与任务 .....	232	实训 9 园艺植物的有性杂交技术—— 菊花的杂交育种 .....	252
10.3.2 品种的混杂、退化及 对策 .....	233	实训 10 园艺植物多倍体的诱变与 鉴定 .....	253
10.3.3 良种繁育的程序和方法 .....	235	实训 11 植物组织培养技术 .....	254
10.3.4 品种推广 .....	237	实训 12 园艺植物转基因技术 .....	256
练习与思考 .....	237	实训 13 果树良种苗木的鉴定与检验 .....	258
本章小结 .....	238	实训 14 花卉良种苗木的鉴定与检验 .....	260
实训 1 分离定律的观察 .....	239	实训 15 蔬菜良种种子播种品质检验 .....	262
		主要参考文献 .....	267

# 1 绪 论

## 知识目标:

- 了解园艺植物遗传育种的作用和地位
- 理解自然进化与人工进化间的相互关系以及遗传改良对于促进植物进化的作用
- 了解园艺植物遗传育种的发展历史及其趋势
- 理解园艺植物育种的主要目标和特点
- 掌握园艺植物遗传育种所涉及的相关内容和任务
- 了解良种的作用以及育种的途径和方法

## 能力目标:

- 能够制定园艺植物遗传育种目标
- 能够综合运用各种育种途径选育园艺植物良种

## 1.1 园艺植物遗传育种的地位、涉及的内容和任务

园艺植物包括果树、蔬菜和观赏植物,有时也将茶叶、药用植物和芳香植物等列入其中。它是人类在饮食过程中获取大量维生素、粗纤维、矿物质和许多次生代谢物等人体所需的重要营养物质的来源;同时也是改善生态环境、陶冶情操、提高精神文明的重要途径。随着社会的不断进步,人民生活水平的日益提高,人们追求物质文明和精神文明的步伐渐趋加快,人类对优质果品、蔬菜以及由花、木、草坪等组成的观赏园林植物在质和量上的需求也日趋攀升。因此,如何不断提高园艺植物的品质和产量,已成为农业生产中的一项重要内容。特别是随着我国加快推进建设小康社会和构筑和谐社会,园艺植物遗传育种的作用和地位更显突出。

园艺植物生产的最终目标是达到优质、高产和高效,而实现此目标,基本上是通过两个密切相关的途径来实现:一是研究园艺植物的遗传特点,改良园艺植物的遗传特性,选育符合现代化农业要求、具更强适应性的新品种(系);二是改进栽培技术和改善栽培条件,如改良土壤、加强培肥管理、进行设施栽培等,使品种(系)的遗传潜力得到充分发挥。前者属于园艺植物遗传育种的内容,这也是本教材将要介绍的相关知识和技术;而后者则属于园艺植物栽培的范畴。

园艺植物遗传育种是为了按照预先设定的目标,高效挖掘遗传资源,揭示果树、蔬菜和观赏植物等的栽培种、野生种及其近缘种的遗传和变异规律;并根据这些规律,人为地采取行之有效的措施,改良已有的园艺植物品种(系)和创造新品种(系)的过程。在研究园艺植物遗传变异规律过程中,为了达到充分利用遗传资源的目标,不仅要涉及已有园艺植物栽培品种(系)材料,而且应将其野生种及近缘种考虑在内,揭示它们的遗传变异现象和规律,分析产生遗传变异的原因

和内在本质,从而有效指导育种实践,使人们运用各种育种手段,改良园艺植物遗传性,创造优质、高产和稳产的新种质,为实现高效的农业生产服务。可见园艺植物遗传育种涉及遗传和育种两方面的内容,而且这两方面内容又是密不可分的,遗传源于育种实践,它揭示了植物的本质,为指导育种实践提供理论支撑,育种过程中实施的各项技术必须依赖于遗传原理;而育种实践反过来又可为验证遗传理论的真实性及充实遗传规律的内容服务,使遗传理论得到丰富与发展。从总体而言,遗传的内容主要包括经典遗传的分离、自由组合和连锁互换定律,细胞质遗传,数量遗传,基因突变和染色体变异以及现代分子遗传等;育种技术主要涉及育种目标的制定以及实现其目标的对策,种质资源的搜集、保存、研究和利用,选择育种的方法,人工创造变异的途径、方法与技术,杂交育种及杂种优势利用,现代生物技术育种,良种审定和推广以及良种繁育等。

而事实上,园艺植物遗传育种是一门综合性非常强的科学,在理论指导和具体工作中要涉及许多相关学科,包括植物学、植物生理和生化、园艺植物栽培学、植物病理学和昆虫学、生物统计学、计算机、细胞生物学、分子生物学、现代生物技术、植物生态学、土壤学和园艺产品贮藏加工等。为了实现高效育种的目标,必须强调采取多学科相互渗透、协作攻关的现代育种理念,综合运用相关学科的成就和现代生物技术,最大限度地提高育种技术水平,加速育种进程,为农业生产繁育更加优良的园艺植物新种质。

园艺植物遗传育种的基本任务是研究和掌握园艺植物性状遗传变异规律及其本质;科学地制定先进而切实可行的育种目标;搜集、评价和利用种质资源;构建行之有效的育种途径和方法,选育符合市场需求的优良品种(系),乃至新的园艺作物;在繁殖、推广品种的过程中保持及提高其种性,提供数量充足、质量可靠、成本低廉的繁殖材料,促进优质、高产、高效园艺业的发展。

## 1.2 园艺植物的进化与遗传改良

自然界形态各异的植物(包括园艺植物)用于栽培的各品种(系)或类型,均是由较原始的植物演变而来的,同时也处于不断发展的过程中。植物的这种演变和发展的过程称为进化过程。达尔文认为植物进化过程受变异、遗传和选择3个基本要素的作用,变异与遗传是进化的内因与基础,而选择则决定了进化的发展方向。选择又包括自然的和人工的,与其相对应延伸出自然进化与人工进化的过程。在此过程中,遗传的变异是进化的原料,若无变异或者变异不能遗传给后代,则无论是自然的或人工的选择都不能发挥作用。自然选择的结果使变异朝着有利于植物种群生存和繁衍的方向渐进;人工选择则保存和积累了对人类有利的变异,促使野生植物向栽培类型进化。原始农业诞生伊始,人们直接食用采集到的野生植物的果实、种子和地下根茎,并将剩余的种子和根茎等弃于居住地周围,当人们看到这些扔掉的部分也能继续长出植株时,便意味着对该植物驯化的开始。当人们对某种野生植物经过相当长时间的驯化、培育和有意或无意的选择后,栽培植物品种(系)即慢慢形成,其实质是人工进化过程。它是人类为了农业发展需要,人工创造变异并进行人工选择的进化,其中也包括了有意识地利用自然变异及自然选择的作用。如对各种环境胁迫的适应性以及以种子和果实为主要产品的植物繁殖能力的提高等。这种人工进化过程从农业诞生之日起到现在仍在无止境地延续着,并促使野生植物驯化成为栽培植物,并从古老的原始地方品种(系)经过不断选育发展成为现代品种(系)。由于人工选择的参与,使栽培植物的进化速度远远快于野生植物。

现代达尔文主义认为种群是进化的基本单位;物种是隔离的种群;突变和基因重组是进化的基本原料;选择的基础在于差别繁殖,造成种群内基因频率发生改变;隔离促进了新类型的形成。据此观点,进化的基本要素是突变、基因重组、隔离和选择,它为遗传改良提供了可靠的理论支撑,从而也加速了植物进化的进程。

从野生植物驯化为栽培植物,已显示出初步而缓慢的遗传改良作用,当然这种作用远远不能满足现代园艺植物生产的要求。此时采用重组育种和杂交育种等途径,将优势性状集中于一体而形成新品种(系);利用诱变育种手段,提高突变频率以及按人类需求促成各种自然界很难甚至不可能发生的基因重组,通过现代生物技术导入一些外源基因,以推进植物进化的速度和丰富进化的原料。同时,遗传改良可超越空间距离以及山岳、海洋、湖泊和沙漠等自然隔离条件,创造人为的隔离环境,以促进植物新类型的形成。在选择的目的性和计划性等方面,自然选择无目的和计划可循,而遗传改良由初期的无目的和无计划的无意识选择,发展到有目的和有计划地选择。随着科技的进步和育种技术的改进,遗传改良可在短短几年或十几年中创造出若干新的生物类型、新品种(系);而自然进化创造新的变种、种则平均需要经历几万年或几十万年的历史进程。在类型多样化方面,自然进化往往只能产生有限的适应类型。而遗传改良中为了满足人类对产品多层次、多样化的需求创造极其丰富的类型。例如,野生甘蓝是起源于地中海沿岸的一种草本植物。在当地气候、土壤环境长期的自然选择下,形成了它们喜好温和冷凉、不耐热,要求光照充足、湿润的土壤,不耐干旱和瘠薄等特性。野生甘蓝的顶芽和侧芽都较发达,能发生繁茂的叶丛而不形成特殊的贮藏器官。人类在4 000多年以前就开始栽培甘蓝,在不同环境条件的培育和选择下,形成了许多栽培变种。如顶芽发达、先长成叶簇后结成叶球的结球甘蓝,侧芽形成许多小叶球的孢子甘蓝,茎部短缩膨大形成球状肉质茎的球茎甘蓝,顶端花芽肥大形成肥嫩花球的花椰菜,花枝发达、形成许多肥嫩花枝的青椰菜,叶片皱缩、叶色多彩、观赏价值较高的羽衣甘蓝、皱叶甘蓝和紫叶结球甘蓝等。又如多种花卉的栽培品种中都有观赏价值比较高的重瓣类型,它们都是通过不同方式进化而成的:①花瓣增多,野生时瓣数固定,在人工选择下瓣数逐代增多为重瓣,如香石竹、金鱼草、仙客来、凤仙花等。②雌、雄蕊瓣化,如山茶、牡丹、芍药、梅、桃等;有些雌、雄蕊全部瓣化,完全丧失有性繁殖能力,如牡丹品种‘青龙卧墨池’。③苞片彩化变态,如紫茉莉品种‘二层楼’。④花瓣分裂成多瓣,花体大型化,有时与雌、雄蕊瓣化相接合,如牵牛花以及矮牵牛中的一些重瓣品种。⑤多花重合在一花,或一个头状花序中的筒状小花转变为舌状小花而形成重瓣,或花的中心抽出一小花茎,其上又开小花,其上常见于雏菊、金盏菊及石榴、桔梗、梅花等。

### 1.3 园艺植物良种的作用

园艺植物遗传育种最终是为了获得适于生产的良种。良种是优良品种(系)的简称,它是指在适宜的地区,采用优良的栽培技术,能够生产出高产、优质,并能适时供应产品的品种(系)。它的作用体现在以下几方面。

(1) 提高单位面积产量和改善产品品质 增加产量的良种一般都有较大的增产潜力。园艺植物推广的高产品种(系)增产效果一般在15%~30%或更高。高产品种(系)在大面积推广过程中保持连续而均衡增产的潜力,即在推广范围内对不同年份、不同地块的土壤和气候等因素的

变化具有较强的适应能力。对多年生果树和花木类植物来说,更重要的是品种(系)本身具有较高的自我调节能力。对于园艺植物来说,提高和改善产品品质的重要性通常远远超过产量。在市场上,大田作物品种(系)间的质量差价大约不超过1倍,而果品、蔬菜、花卉由于外观、食用、加工和储运品质方面的差异,市场价格相差几倍到几十倍的情况是常见的。这反映出园艺植物良种在改善品质、提高经济效益等方面的重要作用。

(2) 增强抗逆性,有利于与环境和谐,节约能源 生物逆境(病虫害)和非生物逆境(土壤、水和空气等的逆境)是发展园艺生产的重要障碍因子。生产者每年不仅在防治病虫害的农药方面耗费很大,而且在产品、土壤、大气、水源等方面造成严重污染、危害人们的健康。抗病虫害品种(系)的育成可起到少用或不用农药,起到减少污染、降低成本的作用。抗非生物逆境强的良种,不仅可以扩大种植区域,也在一定程度上降低能耗。蔬菜、花卉和果树等一般品种(系)在保护地生产中,常因光照、温度不足而难以正常开花结果,为满足这方面要求,需要较多的能源。育成适应于保护地生产的品种(系)可显著降低设施园艺的能耗。例如,象牙红一般品种开花要求白天 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、夜间 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的条件,而新育成的温室品种在白天 $14\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、夜间 $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ 就能正常开花。

(3) 延长产品的供应和应用时间 一、二年生作物选育不同成熟期的品种(系)可以调节播种期,有利于安排适当的茬口,延长供应和利用时间,解决市场均衡供应问题。如早熟而不易抽薹的春甘蓝和中熟而耐高温的秋甘蓝,对解决春、秋淡季的蔬菜供应有重要意义。菊花在原有盆栽秋菊的基础上育成了夏菊、夏秋菊和寒菊新品种,大幅度地延长了其观赏期及利用方式。提高品种耐储运性,也是延长、扩大园艺产品供应时期和范围的重要途径。例如,苹果晚熟耐贮品种供应期可以和第2年早熟品种成熟期衔接。

(4) 适应集约化管理,节约劳力 园艺生产需要集约化,播种、育苗、整枝、包装、采收等工序都需要比较多的劳动力。适应集约化生产的良种,则可以大幅度提高劳动和生产率。例如,花坛用和盆栽用小花菊、万寿菊、一串红、熊耳草等要求分枝多、株型紧凑,利用多次摘心的办法促进分枝则用工较多,选育出分枝性强的矮生品种后可免除摘心用工。美国伊利诺斯大学育成了“分枝菊”品种系列后,除了可节减疏蕾、摘芽用工外,随着其生育期的缩短还可提高设施利用率,减少管理和包装用工,从而大幅度提高劳动生产率。苹果矮化砧和短枝型品种的育成,以及番茄矮生直立机械化作业品种的育成也能大幅度地节约整枝、采收等工序的用工量。

## 1.4 园艺植物遗传育种的历史与发展

(1) 纪元前的无意识选择 当时人们从山野里采集野生植物的果实、幼嫩的茎叶和根茎等直接食用,把种子、根茎等扔到居住处周围,当看到种子、根茎等再长出植株时,发现它们可以如野生植物般为人类提供所需,于是将其移栽或种植,人们就开始了野生植物的驯化及无意识和有意识的选择。这也为遗传理论的建立积累了素材。

(2) 18世纪下半叶拉马克的用进废退学说和19世纪上半叶达尔文的进化论 拉马克(Lamarck J B, 1744—1829)提出了用进废退(use and disuse of organ)和获得性遗传(inheritance of required characters)等学说,为进化论及遗传变异的研究起到了很大的推动作用。19世纪上半叶,英国的产业革命促进了畜牧业、农业和园艺业的发展,加之在细胞学、胚胎学、分类学和解剖学等领域的研究成果,有力地促进了品种选育工作的发展。到19世纪中叶和末叶,瑞典、法国、德国、

荷兰、丹麦等国家相继出现了许多选种和良种繁育的专业种苗公司。

在园艺植物遗传育种领域第一个具有划时代意义的人物无疑是达尔文(Darwin C, 1809—1882),他参加了历时近5年(1831年12月27日—1836年10月2日)的英国皇家军舰“贝格尔号”(Beagle HMS)航行,通过大量的调查研究,于1859年发表《物种起源》(Origin of Species)的巨著,系统地总结了生物在自然选择和人工选择下的遗传变异和进化,论述了自然选择和人工选择的原理,阐明了杂交和选择在育种中的重要作用,为品种选育奠定了理论基础,对园艺植物遗传育种事业起到了巨大的推动作用。当然,在此应指出的是,当时年轻的博物学家华莱士(Wallace A R, 1823—1913)对《物种起源》的问世功不可没,他的论文“论变种无限地离开其原始模式的倾向”中涉及的自然选择思想与达尔文不谋而合。以魏斯曼(Weismann A, 1834—1914)为代表的新达尔文主义提出了种质连续论(theory of continuity of germplasm),认为生物体由种质和体质两部分组成,体质是由种质产生的,种质是世代连绵不绝的。环境只影响体质,而不能影响种质,因此获得性状不能遗传。该理论在遗传育种领域也产生了广泛的影响。但新达尔文主义将生物体绝对地划分为种质和体质,在植物界一般是不存在的。

(3) 孟德尔遗传定律的提出和20世纪初遗传定律的重新发现 在园艺植物遗传育种领域,第二个具有划时代意义的人物是孟德尔(Mendel G J, 1822—1884)。他在前人杂交试验的基础上,于1856—1864年开展豌豆杂交试验,第一次运用统计方法开展遗传分析,并于1866年发表“植物杂交试验”论文,首次揭示了分离与独立分配两个定律,并认为性状遗传是受细胞内的遗传因子控制。这一理论当时未受足够重视,直到1900年,狄·弗里斯(de Vries H)、柴马克(von Tschermak E)和柯伦斯(Correns C)同时重新发现孟德尔遗传规律,并使该理论得到进一步证实和引起重视,促进了遗传学研究的迅速发展。狄·弗里斯于1901—1903年发表了“突变学说”;1903年,萨顿(Sutton W S)提出染色体减数分裂期间的行为是解释孟德尔遗传规律的细胞学基础;贝特生(Bateson W)于1906年首先提出了遗传学(genetics)作为一个学科的名称;1909年,约翰生(Johannsen W L, 1859—1927)发表了“纯系学说”,并提出“基因”(gene)一词,使品种选育工作逐步进入科学育种的新阶段。

(4) 连锁遗传定律的发现和基因理论的创立 1906年,贝特生等发现了香豌豆的性状连锁现象;1910年,摩尔根(Morgan T H, 1866—1945)等以果蝇为材料研究同样发现了连锁遗传现象,并创立了基因理论,使第三个遗传定律得以系统阐述。为园艺植物遗传育种的发展起到了很大作用。

(5) 数量遗传学和群体遗传学的创立 1903年和1932年,费希尔(Fisher R A)、赖特(Wright S)、霍尔丹(Haldane J B S)等应用数理统计方法分析性状的遗传变异,推断遗传群体的各项参数,奠定了数量遗传学和群体遗传学的数学分析基础。

(6) 诱变技术、杂种优势和抗病育种的创立 1927年,穆勒(Muller H J)和斯特德勒(Stadler L J)几乎同时采用X射线分别诱变果蝇和玉米突变成功;1937年,布莱克斯里(Blakeslee A F)等利用秋水仙碱诱导植物多倍体获得成功。20世纪30年代后,园艺植物杂种优势利用和抗病育种逐步开展,陆续育成许多优良品种,并提出了杂种优势的遗传假说。60年代,日本、美国、荷兰、保加利亚等国家在番茄、茄子、甜椒、黄瓜、甜瓜、甘蓝、白菜、洋葱和胡萝卜等蔬菜上普遍应用一代杂种,并且相继培育出了一大批兼抗多种病害的蔬菜良种。

(7) 微生物遗传学和生化遗传学的发展 1941年,比德尔(Beadle G W)等人开始以红色面

包霉为材料,着重研究基因的生理生化功能、分子结构及诱发突变等问题,并证明了基因是通过酶而起作用的,提出了“一个基因一个酶”的假说,推动了微生物遗传学与生化遗传学的发展。

(8) 20世纪中叶DNA结构的发现及以后的高科技育种 20世纪50年代前后,由于物理、化学等先进技术和设备的应用,在遗传物质的研究上取得重大突破。1944年,阿委瑞(Avery O T)在格里菲思(Griffith F, 1928)开展肺炎双球菌的转化试验的基础上,证实了DNA是遗传物质;1952年,赫尔歇(Hershey A D)和简斯(Chase M)运用放射性元素作标记开展了 $T_2$ 噬菌体的试验,进一步证实了DNA是遗传物质。特别是遗传学上第三个具划时代意义的人物——沃森(Watson J D)和克里克(Crick F H C, 1916—2004)通过X射线的衍射分析阐明了核酸的结构,使遗传学的研究由细胞水平发展到分子水平。60年代,由于遗传密码的破译(Nirenberg等, 1961—1964),发现了遗传信息的转录和翻译。70年代初,随着重组技术的建立(Berg, 1972),人类成功地进行了基因的人工分离和人工合成,开始建立了遗传工程。70年代以来,单倍体育种、体细胞杂交、基因工程技术和分子标记技术等相继应用于园艺植物遗传育种。90年代初美国率先实施“人类基因组计划”(human genome project, 简称HGP),旨在测定人类基因组全部32亿个核苷酸对的排列次序,构建控制人类生长发育的约3.5万个基因的遗传和物理图谱,确定人类基因组编码的遗传信息。2003年4月14日,包括中国在内的6国科学家完成了人类基因组序列图谱的绘制。包括拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻、毛果杨(*Populus trichocarpa*)、葡萄等植物的全基因组测序也相继完成。21世纪,遗传学进入了“后基因组”时代,将进一步阐明生物基因组编码的蛋白质的功能,揭示DNA序列所包含遗传信息的生物学功能。

## 1.5 中国园艺植物遗传育种的概况

中国园艺植物遗传育种有着悠久而辉煌的历史。我们的祖先在长期改造自然的斗争中把众多的野生植物驯化成栽培类型,培育创造了丰富多彩的果树、蔬菜、观赏植物品种(系),为全世界所瞩目。中国是世界农业及栽培植物起源最早、栽培植物数量极大的独立起源中心,古文献中记载了有关选择育种的宝贵经验,对世界的园艺植物遗传育种事业做出了巨大的贡献,使我国拥有“园林之母”的美誉。如汉代(公元前1世纪)《范胜之书》中已有关于注意选留种株和种果以及单打和单存等选种、留种方法的记载。北魏贾思勰(532)的《齐民要术》中已有论述种子混杂的害处,主张穗选,设置专门的留种地和选优、汰劣等措施,以及对无性繁殖的园艺植物采用有性和无性繁殖结合的方法进行实生选种等记载。《洛阳牡丹记》(1031)、《菊谱》(1104)和《荔枝谱》(1059)等专著中,记述了无性繁殖的花卉和果树等植物的芽变选种、选育重瓣和并蒂及菊花、牡丹、芍药等花卉品种的经验。然而在19世纪以后,当世界进入遗传育种事业迅速发展的阶段时,中国正处于腐朽的封建统治和帝国主义的双重压迫之下,民不聊生,使得遗传育种工作长期处于停滞状态。直到20世纪20年代之后,随着留学欧美的一批先驱(陈桢、李汝祺、赵连芳、谈家桢、陈子英、李先闻、冯泽芳和杨允奎等)相继回国,我国的遗传育种事业才再次得以形成与发展。新中国的成立对于我国的遗传育种事业如春雨润物,极大地推动了其前进的步伐。特别是1956年8月10日召开的青岛遗传学座谈会,1959年和1961年相继在北京和上海成立的中国科学院遗传研究所、复旦大学遗传学研究所,以及1978年10月7日在南京召开的中国遗传学会成立大会,对我国遗传育种事业的发展起到了转折性的作用。我国的园艺植物遗传育种事业也

伴随着整个遗传育种事业的发展而不断向前迈进。

(1) 全国性的资源调查和地方品种整理,建立了种质资源工作体系 1956 年的全国科学规划将作物资源调查、整理和利用列为重点课题后,各地陆续开展了园艺植物资源调查工作,在普查中发现和整理的果树和蔬菜品种均以万计。国家种质库在美国洛克菲勒基金会和国际植物遗传资源委员会的部分资助下,于 1986 年 10 月在中国农业科学院落成。据 1997 年统计资料,中国国家种质库拥有的资源总份数已达到 35 万份,其中包括有性繁殖的蔬菜资源 28 765 份,无性繁殖的果树和蔬菜资源以资源圃种植保存及以试管苗库低温保存。有关园艺植物的国家级种质资源圃 23 个,包括各类果树资源圃 17 个(11 657 份),含果桑在内的桑树资源圃 1 个(1 757 份),薯类资源圃 2 个(1 900 份),试管苗库 2 个(2 350 份),水生蔬菜资源圃 1 个(无性繁殖资源 1 949 份,有性繁殖资源 184 份)。以上种植保存和试管苗库保存包括部分重复资源近 2 万份。2001 年,国家种质库拥有的资源总份数已达到 37 万份,规模居世界第二(仅次于美国,55 万份),2003 年,该库长期保存的种质数量居世界第一。按植物分类学统计,国家种质库保存资源种类隶属 35 科 192 属 725 种,80% 库存资源是从国内搜集的,其中国内地方品种资源占 60%,稀有、珍稀和野生近缘植物约占 10%。同时,还构建了国家农作物种质资源平台,据 2009 年统计,国家农作物种质资源平台由 1 个国家种质库、1 个青海国家复份库、10 个国家中期库、23 个省级中期库和 39 个国家种质圃共 74 个库圃组成,已整合 200 种作物 39 万份种质资源。

观赏植物种质资源工作相对滞后。从 1929 年南京植物园建园开始,各地建立了以不同观赏植物为主的较大规模的植物园十多个,为种质资源搜集和保存起到了极大的作用。1980 年,中国园艺花卉学会在成都召开花卉种质资源讨论会,随后我国 19 个省(直辖市和自治区)开展了观赏植物种质资源的初步调查,了解了主要观赏植物的分布区,发现了很多新种和大面积的野生花卉。由广州华南植物园、昆明园林科学研究所等单位协作调查,搜集我国木兰科植物 11 属 90 种 200 多份资源,先后在浙江富阳和建德建立了木兰资源圃,后又在华南植物园和昆明植物园相继建圃。中国梅花研究中心在武汉东湖磨山植物园建立的梅花资源圃,搜集保存了梅花品种 200 多个。山东菏泽和河南洛阳建立的牡丹资源圃,搜集保存牡丹和芍药资源 500 多份,1986 年,广西南宁建立了两座金花茶资源圃,拥有金花茶类 20 多个和变种以及上千的杂种株系;南京和北京建有保存近 3 000 个品种的菊花资源圃;1995 年,在贵阳市建立了蕨类种质资源圃。但至今我国很多地方的相关种质资源仍未调查清楚,此方面工作有待加强。

(2) 广泛进行了园艺植物的引种 新中国成立以来,广泛进行了国内不同地区间相互引种和国外引种工作,大大丰富了各地园艺植物的种类和品种,扩大了良种的栽培面积。四川榨菜通过引种不仅在长江流域的江苏、浙江各省,而且在南自广东、广西,北至山西、辽宁等省均进行了引种栽培;南方的莴笋、白菜、丝瓜、苦瓜等都在北方试种成功;北方的大白菜、黄瓜等良种也在南方广泛栽培。西藏自治区从 20 世纪 50 年代开始陆续从内地引种苹果、梨、桃、葡萄、西瓜、甜瓜、番茄、茄子、菜豆、白菜、马铃薯、月季、牡丹、芍药、大丽花、百合和唐菖蒲等良种,都已进行大面积商品性生产,结束了长期以来缺果、无花和少菜的问题。近年来从国外引种的园艺植物种类,如果树中的芒果、红毛丹、面包果、倒捻子、星苹果和腰果;蔬菜中的西芹、球莖茴香、石刁柏、锦葵菜、四棱豆、茼蒿、独行菜和黄秋葵等;观赏植物中从日本引进的日本五针松、樱花、红槭,从北美引入的香柏、铅笔柏、墨西哥柏、池杉、加勒比松、湿地松、火炬松、晚松和油棕等都取得显著成效。从国外引进优质草坪草种在 100 个以上,经各地试种和推广应用,筛选出许多适应各地栽培的优



良品种。目前栽培面积较大的寒地型坪草有剪股颖、草地早熟禾、高羊茅、细羊茅、野牛草和多年生黑麦草,暖地型坪草有狗牙根、结缕草、马尼拉草、巴哈雀稗等,都取得显著成效。当然,在引种过程中由于只注重眼前利益,未严格按照引种相关要求盲目行事,一些物种的引入也带来了生物入侵等问题。

(3) 新品种选育和杂种优势利用研究成效显著 新中国成立以来,通过各种育种途径选育的园艺植物新品种数以千计,主要的果树、蔬菜作物品种已更换过2~4次,比较充分地发挥了良种在园艺生产中的作用。国家科委(科技部)和地方政府在“六五”至“十一五”期间,集中对大白菜、白菜、甘蓝、番茄、黄瓜和辣椒等作物的新品种选育和育种技术进行了联合攻关,育成优良的抗病、丰产、优质新品种上百个,在农业产业结构调整和蔬菜生产上发挥了重要作用,取得了巨大的经济效益、社会效益和生态效益。在苹果、梨、桃、柑橘和葡萄等主要果树中,育成了许多品种,在果树生产上发挥了重要作用。在菊花、梅花、荷花等观赏植物的培育中,也取得了举世瞩目的成果。尤其是梅花的优质和抗寒育种,国庆节前后开花早菊选育,抗逆性和适应性更强的月季品种选育等。国家将在“十二五”期间,继续通过国家自然科学基金、科技支撑、“863”和农业产业化项目支持园艺植物品种改良。

(4) 育种理论和育种方法的研究也取得了较大的成效 近60多年来,对园艺植物主要经济性状的遗传规律、多倍体的诱发、辐射诱变、克服远缘杂交的障碍等方面开展了许多研究。我国较早通过花药培养获得了苹果、柑橘、葡萄、白菜、茄子、番茄和辣椒等园艺植物的单倍体,有的获得了后代以及苹果、柑橘、葡萄、桃、马铃薯、大蒜等的分生组织培养和脱毒,苹果、葡萄、草莓、甘蓝、花椰菜、芥菜、石刁柏、百合和水仙等的离体快繁均获得成功。20世纪70年代后期以来,我国在同工酶、分子标记技术应用于研究园艺植物的分类、演化、遗传以及品种、杂种亲缘和纯度鉴定等方面取得了可喜的进展。通过转基因技术获得的各种转基因园艺植物,包括苹果、柑橘、葡萄、胡桃、猕猴桃、草莓、番木瓜、番茄、茄子、辣椒、甜椒、马铃薯、甘蓝、白菜、黄瓜、石刁柏、花芋和杨树等,有些已进入大田试验。转基因技术在提高园艺植物对病虫害、病毒病、除莠剂的抗性以及改进品质和贮藏保鲜性能等方面展现了良好的前景。

## 1.6 园艺植物育种目标的确定

### 1.6.1 主要目标

(1) 产量 园艺植物育种的最终目标是获得优良品种(系)。优良品种(系)必须具有高产、稳产的潜力,所以产量上达到高产、稳产是园艺植物育种的基本目标。一般所指的产量就是单位面积上收获的产品质量。产量的提高直接决定于构成产量的因素之间的协调增长。产量可分为生物产量和经济产量。前者指一定时间内单位面积的全部光合产物总量,后者指其中作为商品利用部分的收获量,二者的比值叫做经济系数(coefficient of economics),又称收获指数(harvest index)。用于园林装饰的观赏植物和部分绿叶蔬菜,以整个植株乃至群体为利用对象,经济系数可谓100%;而大多数蔬菜以及生产水果、切花等园艺产品的作物则经济系数较低,且种类和品种间变异较大。经济系数在一定情况下可作为高产育种的选择指标。进一步提高产量则需要兼顾经济系数与生物学产量的协调增长。