

生命科学名著



# 分子植物育种

## Molecular Plant Breeding

〔美〕徐云碧 著

陈建国 华金平 闫双勇 译  
张再君 王松文 李朋波



科学出版社

生命科学名著

# 分子植物育种

Molecular Plant Breeding

[美]徐云碧 著

陈建国 华金平 闫双勇 译  
张再君 王松文 李朋波

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书是国际上首部有关植物分子育种的百科全书式综合参考书和教材。全书共 15 章,涵盖了植物分子育种的各个方面,包括:DNA 标记技术,遗传图谱的构建,高通量“组学”技术,植物遗传学和作物改良的常用群体,分子工具在植物遗传资源管理、评价和创新中的应用,复杂性状分子剖析的理论和实践,标记辅助育种的理论与应用,基因型×环境互作的分析,基因的分离与功能分析,基因转移和遗传修饰植物,知识产权和植物品种保护,育种信息学,决策支持工具。每一章都经过同行评阅,包含了大量最新信息,并有表格、数据和参考文献的支持。

本书填补了基因组学与植物育种之间的鸿沟,是植物育种家的参考手册,也适合作植物遗传育种及相关专业的本科生和研究生教材和参考资料。

Molecular Plant Breeding, by Yunbi Xu

Copyright 2010 by CAB International

Chinese Translation Edition Copyright 2014 Science Press

All Rights Reserved

Authorized translation from English language edition published by CAB International

### 图书在版编目(CIP)数据

分子植物育种 / (美)徐云碧著;陈建国等译. —北京:科学出版社, 2014. 6

(生命科学名著)

书名原文:Molecular plant breeding

ISBN 978-7-03-041047-4

I. ①分… II. ①徐… ②陈… III. ①植物育种 IV. ①S33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 127175 号

责任编辑:王海光 孙 青 / 责任校对:郑金红 郭瑞芝

责任印制:赵德静 / 封面设计:北京美光制版有限公司

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>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2014 年 6 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2014 年 6 月第一次印刷 印张:48 1/4 插页:1

字数:1 086 000

定价:240.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

## 中文版序

当您读到中文版《分子植物育种》的时候,希望您能和我一起感谢几位为其出版付出了辛勤劳动的科学工作者,他们勇敢地承担了这一艰巨而费时的工作。我要感谢参与翻译和出版的整个团队,特别是陈建国教授的敬业奉献,华金平教授的全力协助,张再君研究员、闫双勇同行的辛勤努力,王松文教授的热情友好,王海光编辑的大力支持。尤其是在译著作为一种再创作极少被认可的今天,他们的牺牲精神尤为难能可贵。希望读者们会和我一样,发自内心地感谢他们为我们所做的奉献。

许多年来,我时常被同行们问及,我和朱立煌老师合著的那本《分子数量遗传学》(中国农业出版社,1994)什么时候再版。当年把这本书交给出版社之后,我就从祖国的地平线上消失了,一去就是多年。读者们对那本书的厚爱一直是我科研和生活的一股动力。当我看到那本书被推荐作为教材、被同行宠为蓝本的时候,当年的辛苦努力、甚至为了她的出版推迟出国,都得到了彻底的回报。我要感谢曾经读过那本书又推荐给其他同行的读者,正是由于您的热情,我才着手考虑在《分子数量遗传学》的基础上,撰写这本《分子植物育种》。中文版的问世,正是为了回馈同行和读者们的厚爱。

《分子植物育种》从构思到出版,整整耗费了我 10 年的时间:2001 年开始计划,2002 年签订第一轮出版协议,2010 年正式出版。这 10 年,我的生活和工作波澜起伏,写作过程几度中断,在断断续续中艰难地前行。我的写作经历在英文的前言中有完整地描述。当我完成全书,将英文版前言寄给我在康奈尔大学的合作导师 Susan R. McCouch 的时候,她给我写了如下感人的话语(2009 年 8 月 29 日):“It brings tears to my eyes to see this Preface. It is beautifully written and provides a lovely, broad sweeping perspective on your professional life and dreams. To think that your book is finally a reality! I am proud of you, and very happy that you were able to climb this mountain and reach the top ... I am honored to have been able to help you during a particularly difficult time in your life. Whatever my contribution, I remain ever so proud of your accomplishment. You deserve my most sincere congratulations for your tenacity and commitment to completing this book.”因此我建议,读者应该首先阅读我的英文版前言。也许在我退休之后,我会将那段经历写成自传,与大家共勉。

全书各章节可以完全独立地阅读。读者可以按照自己的需要选择自己感兴趣的章节,而不必从头开始。本书可以作为许多课程的教学参考书,具体的建议请参考英文版前言。应该说,《分子植物育种》包含了《分子数量遗传学》的全部内容,希望按照《分子数量遗传学》的大纲参考本书的读者,可以仅阅读第 1 章、第 2 章、第 4 章、第 6 章、第 8 章、第 10 章、第 11 章等。

由于中文版的出版比英文版滞后了四年,分子育种的许多领域已经发生了很大变化。为了反映这四年的最新进展,我特意为中文版撰写了“分子植物育种进展与展望”一章(中

文版跋),附在全书最后。这一章的增加,使中文版在一些重要领域领先于英文版。同时,在科学出版社王海光编辑的支持下,中文版收录了发表在几个国际杂志上的书评。对于同行们的赞美之词,我当表示诚挚的感谢;而对于原版的许多批评和建议,我当铭记心中,将来再版时予以改进。读一读那些评论或许能够帮助读者更好地阅读本书,特别是将本书作为教材的老师。

我在 ccMAIZE 实验室的网站上开辟了一个分子育种论坛(<http://www.ccmaize.org/index.php/Forum>)。有兴趣的读者,可以在那里讨论相关问题。同时,诚恳地希望大家指出两个版本的《分子植物育种》中存在的问题及您的建议,我将会在 *Molecular Plant Breeding II* 及后续的版本中采纳。您也可以将建议和评价直接发到我的邮箱 [y.xu@cgiar.org](mailto:y.xu@cgiar.org)。

徐云碧

2013 年 10 月

于北京中国农业科学院作物科学研究所/CIMMYT- 中国

## 纪念诺曼·欧内斯特·布劳格

诺曼·欧内斯特·布劳格(Norman Ernest Borlaug, 1914~2009 年)是当代的伟人之一,他是为解决饥饿和贫困问题而奋斗的坚定的战士和倡导者。他在世 95 年,阅历丰富,毕生致力于解决粮食短缺问题。联合国世界粮食计划署(United Nations World Food Programme)赞誉他比历史上任何其他人都拯救了更多的生命。

布劳格博士是一位美国植物病理学家,在墨西哥度过了他的大半生。正是他的高产矮秆小麦品种防止了南亚(特别是印度和巴基斯坦)以及土耳其的大规模饥荒。这项伟绩被称为“绿色革命”(Green Revolution),他也因此于 1970 年获得诺贝尔和平奖。他帮助建立了国际玉米小麦改良中心(CIMMYT),以及后来建立的国际农业研究磋商小组(CGIAR)——一个由 15 个农业研究中心形成的组织。

布劳格博士起初是一名微生物学家,在杜邦公司(DuPont)工作。1944 年调到墨西哥工作,研究领域为遗传学和植物病理学,当时他开始培育抗秆锈病(stem rust)的小麦品种。1966 年布劳格博士成为 CIMMYT 小麦项目的主任,其研究得到洛克菲勒基金会的支持。他在 CIMMYT 的全职工作结束于 1979 年,此后担任兼职顾问,直至去世。1984 年他开始在大学任教,并随后建立了世界粮食奖(World Food Prize),以奖励那些为改进世界粮食的品质、产量或供给作出贡献的人。1986 年,他与美国前总统吉米·卡特(Jimmy Carter)和日本基金会(Nippon Foundation of Japan)联合建立了 Sasakawa 非洲协会(Sasakawa Africa Association, SAA),以解决非洲的粮食问题。该协会由 Ryoichi Sasakawa 担任主席。SAA 已为 15 个非洲国家超过 100 万个小农场主进行了改进耕作技术的培训。

布劳格博士影响了数千位农业科学家,他是小麦育种的开路先锋。同样重要的是,他的学术地位使他有可能会接触世界各国的政要,并得到他们的支持。他的遗训和工作信念“为实现目标而脚踏实地勤奋工作”影响了我们所有人并将继续引导 CIMMYT 走向未来。

我们将缅怀布劳格博士,继承其历史使命,发扬其创新精神:应用农业科学来帮助小农场主利用较少的资源生产更多、更好的食品。人类的未来危机重重,因为正如布劳格所说:“世界文明的命运取决于能否为所有人提供一个像样的生活”。布劳格将永远与 CIMMYT 同在,与我们同在。

**Thomas A. Lumpkin 博士**

CIMMYT 主任

**Marianne Bänziger 博士**

CIMMYT 研究和合作执行主任

**Hans-Joachim Braun 博士**

CIMMYT 全球小麦项目主任

## 原 书 序 一

过去 50 年是世界农业史上最富成效的时期。农业科学技术的革新使“绿色革命”成为可能,它把 10 亿人从饥饿的痛苦中拯救出来。虽然我们见证了历史上最大限度地减少饥饿,但这还不够。现在仍然有 10 亿人遭受慢性饥饿的折磨,其中半数以上来自发展中国家的小农户,他们耕种着对环境极为敏感的瘠薄土地。

在今后 50 年内,世界人口很可能再增加 60%~80%,这要求全球食品生产几乎要翻一番。我们必须在日益减少的农业用地上创造这样的伟绩,并且大多数增产必须来自于那些消耗粮食的国家。除非全球粮食供应加速增长,否则食品价格将居于高位,或被进一步抬高。

新近工业化的发展中国家(特别是亚洲)的经济显著增长,促使全球谷物需求快速增长,以满足更多人吃得更好,特别是摄取更多高蛋白的膳食。近年来,美国和欧洲将谷类转换为生物燃料的行动,更加速了需求的增长。就供给而言,发展中国家对研究的投资变缓,加上更频繁的气候冲击(干旱、洪涝),导致了产量的更大波动。

高昂的食品价格影响每个人,对穷人的影响更甚,因为他们必须把大多数可支配收入都花费在食品上。增加供应,主要通过新技术的产生和推广以提高生产力,这是降低食品价格、维系穷人最低营养标准的最佳方法。

今天的农业发展所面临的挑战集中于瘠薄的土地,以及“绿色革命”的影响尚未涉足的地区,如整个非洲和部分资源贫乏的亚洲地区。我们正面临着因饥饿、营养不良和贫困而导致的食品不安全的动荡影响。

虽然面临如此严重而令人生畏的挑战,但我们仍有理由充满希望。新的科学技术(包括生物技术)有可能帮助世界上的穷人,并解决粮食安全问题。生物技术已经为更多产的农业和附加值食品开发了极具价值的科学方法和产品。在分子水平上对基因组的深入了解将实现我们对自然界的逐步认识。基于基因组学的方法使育种家可以更精确地选择和转移基因,这不仅减少了剔除不良基因所需的时间,而且也使得育种家能够从远缘的物种中获得有用的基因。

利用科学技术的力量应对更为危险的环境是 21 世纪的巨大挑战之一。利用生物技术的新工具,我们为农业创新的另一次爆发作好准备。新的科学具有增加产量、应对极端农业气候和减缓一系列环境和生物学挑战的能力。

《分子植物育种》是我在 CIMMYT 的同事徐云碧博士所著。该书出色地综述和概括了推动现代植物育种发展所需的遗传学和基因组学的理论与实践。徐博士为把传统和分子植物育种方法有关的信息整合在一起做了杰出的工作。这本百科全书式的著作定会成为育种家和学生的标准参考书。我赞扬他对科学发展所作出的新贡献。

诺曼·欧内斯特·布劳格  
Norman Ernest Borlaug

## 植物育种新路径 (原书序二)

从基础研究成果到重要应用的道路是漫长的,但这是一条最终能够节省时间和金钱的道路。途中可能会有障碍而延迟道路的修建,但是它们通常被仔细的和及时的研究所克服。一条新道路可以在以前的道路上修成,但道路被拓宽,洞穴被填补。我们很少回首往事,并认为这些改进无关紧要。

通过传统植物育种改良品种的道路已经并且继续很好地服务于社会。传统方法基于仔细的观察、多种基因型(亲本和子代)的评价、不同世代的选择、广泛的测试,以及统计分析和数量遗传学的复杂运用。新品种生产力的提高有大约 50% 归因于遗传改良,剩下的 50% 归因于很多其他因素,包括种植的时间、灌溉、肥料、杀虫剂的应用和种植密度。

与传统植物育种相关的统计遗传学现在被广泛的基因组信息、基因序列、调控因子和连锁遗传标记所补充。我们现在可以在更宽的遗传基础上来识别控制各种性状的主效基因座,在各种生物和非生物的条件下进行全基因组的表达分析。我们可以预期将来对基因网络、基因型 $\times$ 环境( $G \times E$ )互作、甚至杂种优势得到更好的理解,并创造新的育种方法。重新变异(*de novo* variation)的重要性可能改变我们目前对育种行为的解释;包括突变在内的重新变异、基因内重组、甲基化、转座元件、不等交换、由分散重复元件之间的重组导致的基因组变化、基因扩增以及其他机制将被整合到植物育种的理论中。

该书提倡方法的整合,即传统育种方法与分子育种方法的整合,它是反映现代植物育种最高水平的一部理论与实践相结合的著作。我相信,读者会惊奇地发现由一位作者独自完成的著作竟然能够包含如此丰富的植物遗传和育种的信息。该书特别适合于想要更多地了解分子植物育种的大学生和在职研究人员。该书内容新颖,包含了很多最新的参考文献。很多表格都包含了丰富的信息和参考文献。通过很多例子很好地反映了国际和国内的育种现状。清楚地说明了  $G \times E$  互作的重要性,并恰当地提供了各种各样的统计模型。阐明了确定大环境(mega-environment)对于品种培育的重要性。核心种质收集的作用、适当群体大小、主要数据库和数据管理问题等都与各种植物育种方法有机地结合起来。对标记辅助的选择给予了极大的关注,包括它的优点及实施的必要条件,并与数量性状基因座(QTL)分析方法一并讨论。评述了导致转基因作物广泛应用的转化技术,并与性状聚合结合起来。知识产权的获得在某种程度上正在驱动分子遗传学在植物育种中的应用,有关的论述使读者理解为什么现在私营企业日陷其中,为什么一些普通作物却代表着新的商机。

《分子植物育种》不同于其他植物育种著作,它所描述的互相连接的路径让读者在观赏当前风光的同时,还可以看到路径远方的地平线。

罗纳德 L. 菲利普斯  
Ronald L. Phillips

# 前 言

过去 10 年的基因组学革命已经大大提高了我们对生物,包括很多重要经济植物遗传组成的理解。拟南芥(*Arabidopsis*)和几种主要作物的全基因组序列,以及转录本、蛋白质和突变体的高通量分析,为理解基因、蛋白质和表现型之间的关系提供了基础。序列和基因已经用来开发功能标记和二等位基因标记(biallelic marker),如单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)。这些标记是遗传作图、种质评价和标记辅助选择的强有力工具。

从基础的基因组学研究到常规育种计划的道路漫长而坎坷,更不用说歧路迭起,阻碍难料。因此,只有建立了一整套综合的方法之后,基因组学才能够真正应用于植物育种。这包括多个组成部分,如高通量技术、节省成本的实验方案、遗传和环境因素的全面整合以及对于数量性状遗传的精确认知。近年来,这条道路已经曙光初现,跨国公司已增加对这些技术的投资并对此充满期待。现在面临的挑战是把基因组学和分子生物学的新知识转化、整合成为合适的工具和方法,为公益性植物育种计划所用,尤其是低收入国家。实现 2050 年世界粮食产量翻番是一大挑战,基因组学研究的成果将为成功解决这一难题发挥重要作用。

## 本书内容

“分子植物育种”这一术语已经在文献中被广泛使用,有时甚至被滥用,因此在读者中毁誉参半。在本书中,该术语用来泛指包括分子手段和方法与常规方法结合并用于作物改良的多学科领域。本书的目的在于全面归纳那些应该与育种计划相结合,实现更有效率、更有目标地开发作物产品的各种手段和方法。

本书第 1 章介绍了一些基本概念。这些概念对于理解后续章节的重要基础问题是必需的。所引述的概念包括作物驯化、植物育种历史上的关键事件、数量遗传学基础(方差、遗传率和选择指数)、植物育种目标以及分子育种目的。第 2 章和第 3 章介绍分子育种所需的关键基因组学工具,包括分子标记、图谱、“组学”技术和阵列(芯片)。比较了不同类型的分子标记,讨论了分子图谱的构建。第 4 章描述在遗传学和植物育种中广泛应用的几类群体,重点介绍重组自交系、双单倍体和近等基因系。第 5 章概述标记辅助的种质评价、管理和扩增。第 6 章和第 7 章分别讨论利用分子标记剖析复杂性状和定位数量性状基因座(QTL)的理论和应用。第 8 章和第 9 章分别讨论标记辅助选择的理论和实践。第 10 章讨论基因型×环境互作(GEI),包括多环境试验、基因型表现的稳定性、GEI 的分子剖析和最佳 GEI 的育种。第 11 章概述基因分离和功能分析方法,包括基因的电子预测(*in silico* prediction)、基因分离的比较基因组学方法、基于 cDNA 测序的基因克隆、定位克隆(positional cloning)以及通过诱变鉴定基因。第 12 章描述将分离和特征化的基因

用于转基因并产生遗传修饰植物,包括表达载体,选择标记,转基因整合、表达和定位,转基因聚合以及转基因作物商业化。第 13 章介绍知识产权和植物品种保护,包括植物育种家的权利、与植物育种有关的国际协定、植物品种保护策略、与分子育种有关的知识产权以及分子技术在植物品种保护中的应用。最后两章(第 14 章和第 15 章)讨论分子育种中信息管理和决策所需要的支持工具,包括数据收集、整合、检索和挖掘以及信息管理系统,并介绍了有关的决策支持工具,这些工具涉及种质和育种群体的管理和评价、遗传作图和标记-性状关联分析、标记辅助选择、模拟和建模以及设计育种。

## 读者群及阅读指南

本书的目的是为生物学家、遗传学家和育种家提供一本手册,也为农学、遗传学、基因组学和植物育种专业的高年级本科生和研究生提供一本教科书。虽然本书试图涵盖植物分子育种的所有相关领域,但是很多例子主要来自于禾谷类作物的基因组研究和分子育种。希望本书也能作为如下所述的培训班教材。因为每一章是针对某个专题的完整描述,所以读者可以按任意次序选择阅读感兴趣的章节。

数量遗传学高级课程:第 1 章、第 2 章、第 4 章、第 6 章、第 7 章、第 10 章和第 14 章,涉及全部基于分子标记的 QTL 作图,包括标记、图谱、群体、统计学和基因型×环境互作。

标记辅助植物育种的综合课程:第 1 章、第 2 章、第 3 章、第 4 章、第 5 章、第 8 章、第 9 章、第 10 章、第 13 章、第 14 章和第 15 章,包括基础理论、工具,关于标记、图谱、组学、阵列的方法学,以及标记辅助选择的信息学和支撑工具。

遗传转化的短期课程:第 1 章、第 11 章、第 12 章和第 13 章,这些章节提供了基因分离、转化技术、遗传转化相关的知识产权以及遗传修饰生物(GMO)问题的简要介绍。

育种信息学的初级课程:第 1 章、第 2 章、第 3 章、第 4 章、第 5 章、第 10 章、第 14 章和第 15 章,涉及生物信息科学,重点在于与植物育种有关的应用,包括植物育种中的基本概念、标记、图谱、组学、阵列、群体和种质管理、环境和地理信息系统(GIS)、数据收集、整合和挖掘,以及分子育种需要的生物信息学工具。额外的入门信息可以在其他章节里找到。

## 创作历程

这本书差不多准备了 10 年。实际上,写作这本书的最初想法是受我以前的一本书《分子数量遗传学》(Xu and Zhu, 1994)的影响。这本书得到了中国同事和学生的好评,并被很多大学作为教学参考书。与《分子植物育种》有关的初步想法是在一篇关于 QTL 分离、聚合及克隆的综述中形成的,这篇综述发表在 *Plant Breeding Reviews* 上 (Xu, 1997)。在这篇文章里所描述的大部分愿望已有幸在后来的 10 年中得以实现, QTL 的操作发生了革命性的变化并成为主流。许多植物基因组的全序列已经得到,预期将会有更多的基因组被测序。同时,许多基因和 QTL 已经被分离和克隆,其中一些在植物育种中已经通过遗传转化或标记辅助选择被聚合在一起。

1998~2003 年我作为杂交水稻分子育种家在位于美国得克萨斯的 RiceTec 公司工作。在此期间,这本书的写作获得了一些有形的进展。在该公司的工作经历促使我思考如何将应用育种计划与分子方法结合起来。随着模式作物中 QTL 的大量积累,有必要把全部 QTL 综合起来进行考虑。关于这一点的最初想法在“*Global view of QTL...*”中得以描述,这篇文章发表在一个有关数量遗传学和植物育种的会议论文集中,它考虑了各种遗传背景效应和基因型×环境互作(Xu Y, 2002)。杂交水稻育种涉及三系系统,为了鉴定在种子生产和粮食生产方面表现优良的性状,需要进行大量的测交。我将杂交水稻育种中标记辅助选择策略方面的经验归纳在一篇综述中,发表在 *Plant Breeding Reviews* (Xu Y, 2003),这篇文章所涵盖的一般策略也适用于利用杂交种的其他作物。

随后在康奈尔大学与 Susan McCouch 博士一起从事研究工作。这段经历让我更好地理解分子技术如何能够促进复杂性状的育种,如水分利用效率,这是一个难以测量的性状,需要多学科的研究人员密切合作。另外,有关模式作物水稻的研究经历提出了这样一个问题:我们怎样利用水稻作为改良其他作物的参考基因组?有关这个问题的讨论发表在 *Plant Molecular Biology* 的水稻特刊中(Xu et al., 2005)。

在水稻中积累了 20 多年的经验之后,我决定转换到另一主要作物,担任国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)的玉米分子育种首席科学家。CIMMYT 为我提供了一个契机,把基础研究与发展中国家和资源贫乏地区的应用育种相结合。比较公共和私营企业的育种计划,使我强烈地认识到有必要把私营企业中已经卓有成效的那些育种系统推广到公共育种企业,特别是发展中国家。最近发表在 *Crop Science* (Xu and Crouch, 2008)的一篇综述对此进行了阐述,并涉及实现这种转变的关键问题。我最近的研究集中于开发各种分子育种平台以促进育种程序,包括基于种子 DNA 的基因型鉴定、选择分析和 DNA 池分析,基于芯片的大规模种质评价、标记-性状关联分析和标记辅助选择(详见 Xu et al., 2009b)。因此,在职业方面我已完成了从分子生物学研究到常规分子植物育种应用的转变。我坚信,出版一种主流出版物,为新一代分子育种家提供相关领域的全面报道的时机已经成熟。

## 致 谢

### 协助与专业支持

没有康奈尔大学的 Susan McCouch 博士和孟山都(Monsanto)公司的肖金华(Jinhua Xiao)博士的热心支持,写这本书的梦想是无法实现的。他们从 2002 年起就全力支持我关于本书的建议。他们的支持和一贯的鼓励在整个写作期间极大地激励着我。在与 Susan 共事期间,她赋予我研究项目和工作时间上的巨大灵活性,使我能够不断推进本书的写作。同时康奈尔大学图书馆为本书中主要参考文献提供了不可或缺的资源。Susan 的鼓励一直是我继续写作的动力,尤其是在我生活中极为困难的时期。我还要感谢 CIMMYT 种质资源计划(Germplasm Resources Program)的项目主任 Jonathan Crouch 博士,是他的深深理解和支持,使我有机会写完本书的下半部分。在 CIMMYT 期间,Jonathan 对我项目研究和论文发表方面的指导和贡献对本书的准备产生了极大的影响。

我还要感谢三本国际杂志的主编,我在本书的准备期间担任这些杂志的编委:*Molecular Breeding* 的 Paul Christou 博士,*Theoretical and Applied Genetics* 的 Albrecht Melchinger 博士以及 *International Journal of Plant Genomics* 的张洪斌博士。我感谢他们在我写作期间的耐心、支持,并赋予我编委责任的灵活性。另外,Christou 博士和 Melchinger 博士还在他们各自专长的领域对本书有关章节进行了审阅。

我还要感谢卢艳丽女士(来自四川农业大学的研究生)和郝转芳博士(来自中国农业科学院的访问科学家)。他们在墨西哥 CIMMYT 我的实验室工作期间帮助准备了一些图表。我特别感谢 CIMMYT 的 Rodomiro Ortiz 博士,在 CIMMYT 共事期间他始终不渝的信息共享和启发性讨论使我获益匪浅。最后,我要感谢 CIMMYT 的同事,特别是 Kevin Pixley 博士、Manilal William 博士、Jose Crossa 博士和 Guy Davenport 博士,我们在分子育种的许多问题上开展了有益的讨论。

### 序言

我非常感激布劳格博士。他是一位具有远见卓识的植物育种家,因为对“绿色革命”的贡献而获得诺贝尔和平奖。也感谢 Ronald L. Phillips 博士,他是明尼苏达大学讲席教授(Regents Professor)和基因组学 McKnight 首席。感谢他们两人为本书作序。他们在序言中强调了分子育种在作物改良中的重要性以及这本书将在分子育种教学和实践中所起的作用。

### 评阅人

本书的每一章在完成之前经过了全面的同行评议和修正。这些评阅人的建设性意见和批评性建议大大改进了这本书。各章的评阅人都是活跃在相关领域的专家。评阅人来自世界各地,涉及各种领域,包括植物育种、数量遗传学、遗传转化、知识产权保护、生物信息学和分子生物学,其中许多人是 CIMMYT 的科学家和管理人员。由于每章的内容庞大,评阅人必须付出许多时间和努力。虽然这些投入是必不可少的,但我将对本书所存错误负责。所有评阅人按姓氏字母顺序排列如下:

Raman Babu (第 7 章和第 9 章),CIMMYT,墨西哥

Paul Christou (第 12 章),Lleida,西班牙

Jose Crossa (第 10 章),CIMMYT,墨西哥

Jonathan H. Crouch (第 13 章和第 15 章),CIMMYT,墨西哥

Jedidah Danson (第 7 章和第 9 章),非洲作物改良中心,南非

Guy Davenport (第 14 章),CIMMYT,墨西哥

何玉卿 (第 8 章),华中农业大学,中国

Gurdev S. Khush (第 1 章),IRRI,菲律宾

Alan F. Krivanek (第 4 章),孟山都公司,美国

李慧慧(第 6 章),中国农业科学院,中国

梁学礼(George H. Liang)(第 12 章),圣地亚哥,美国

Christopher Graham McLaren (第 14 章),GCP/CIMMYT,墨西哥

Kenneth L. McNally (第 5 章),IRRI,菲律宾

Albrecht E. Melchinger (第 8 章),霍恩海姆(Hohenheim)大学,德国

Rodomiro Ortiz (第12章、第13章和第15章), CIMMYT, 墨西哥  
Edie Paul (第14章), GeneFlow 股份有限公司, 美国  
Kevin V. Pixley (第1章、第4章和第5章), CIMMYT, 墨西哥  
Trushar Shah (第14章), CIMMYT, 墨西哥  
Daniel Z. Skinner (第12章), 华盛顿州立大学, 美国  
Debra Skinner (第11章), 伊利诺伊大学, 美国  
Michael J. Thomson (第2章和第3章), IRRI, 菲律宾  
Bruce Walsh (第1章、第6章和第8章), 亚利桑那大学, 美国  
Marilyn L. Warburton (第5章), USDA/密西西比州立大学, 美国  
吴晖霞(Huixia Wu) (第12章), CIMMYT, 墨西哥  
邬荣领(Rongling Wu) (第1章), 佛罗里达大学, 美国  
严威凯(Weikai Yan) (第10章), 加拿大农业和农业食品部, 加拿大  
张启发 (第8章和第12章), 华中农业大学, 中国  
章旺根 (第12章), Syngenta, 中国  
张玉华(Yuhua Zhang) (第12章), Rothamsted Research, 英国

#### 出版商和编辑

感谢多年来一直与我合作的 CABI 的几位编辑: Tim Hardwick (2002~2006 年)、Sarah Hulbert (2006~2007 年)、Stefanie Gehrig (2007~2008 年)、Claire Parfitt (2008~2009 年)、Meredith Carroll (2009 年) 和 Tracy Head (2009 年)。他们及其同事做了极好的工作, 一系列手稿在他们的手中变成一本实用而精致的书。我感谢他们的努力、理解和合作。

#### 研究基金

在本书的准备期间, 我在康奈尔大学关于植物水分利用效率的基因组分析得到了美国国家自然科学基金(植物基因组研究计划项目 DBI-0110069)的支持。我在 CIMMYT 的分子育种研究得到的经费支持来自洛克菲勒基金会、挑战计划(Generation Challenge Programme, GCP)、比尔和梅林达·盖茨基金以及欧盟, 同时还得到了国际农业研究磋商小组(CGIAR)的成员和美国、日本及英国政府提供的非限制性项目的资助。

#### 家庭

没有家庭的完全支持和理解, 要完成一本书的写作是难以想象的。我最深挚地感谢我的妻子王宇(Yu Wang), 她给了我全心全意、坚定不移的支持。还要感谢我的儿子徐晟(Sheng)、本杰明(Benjamin)和劳伦斯(Lawrence), 他们在我创作的漫长岁月中保持了极大的耐心。最后要感谢我的父母, 是他们的爱、鼓励和潜移默化, 激励我从年轻的时候起, 就不断地挑战自我, 在自己所做的每件事情上都力求达到最高的顶点。

徐云碧

2009年9月10日

## 书 评 一

徐云碧(Yunbi Xu)是一位玉米分子育种家,是位于墨西哥 El Batan 的国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)应用生物技术中心的负责人,他在这本出版及时的著作中全面地概述了分子植物育种。已故的 Norman E. Borlaug 博士,以及明尼苏达大学的讲席教授和 McKnight 首席 Ronald L. Phillips 博士为这本单人独著撰写了两篇独立的序言。完美撰写的 15 章书稿,包含了各方面的主题,如 DNA 标记技术、“组学”、基因作图、数量遗传学、植物遗传资源、标记辅助育种方法(包括理论和实践)、基因型×环境互作、遗传转化、育种信息学、决策支持工具以及知识产权(着重植物品种的保护)。每一章都进行过全面的同行评审,包含了大量最新信息,并有表格、数据和参考文献的支持。所有的参考文献列在书后。

第 1 章为阅读此书提供了背景知识。对各种不同的问题作了恰当的概述,从作物的驯化到植物育种历史上的重要事件,包括绿色革命,到现代的分子工具辅助的遗传改良方法。这一章也概括了数量遗传学和选择理论。接下来的两章是有关育种工具的,解释了遗传标记和图谱(第 2 章)、“组学”和阵列(第 3 章)的理论。关于植物遗传图谱的表 2.4,除了列出的 11 种作物(主要是禾谷类作物)外,应该还参考其他作物。第 3 章如果给出表格,对已经完成或正在进行的植物基因组测序项目进行总结,并给出它们的网站链接以便获得更多信息的话,定会使读者受益更多。关于群体的第 4 章,对植物遗传育种中挑选进一步研究的子代群体极为有用。第 5 章的主题是植物遗传资源的管理、评价和扩增,每一小节都浓缩了大量有用的信息。关于核心种质的列表(表 5.1)主要集中于禾谷类和几种根类、块茎作物而遗漏了豆类、水果和蔬菜等作物。

第 6 章至第 10 章是这本书的核心。复杂性状的分子剖析和标记辅助选择(MAS)各用了两章的篇幅来描述(一章是理论,另一章是实践)。第 6 章主要关注数量性状基因座(QTL)作图的各种途径和统计方法,而第 7 章则回答了有关分离群体中控制性状的 QTL 数目、将紧密连锁的 QTL 分离成单个单位、比较不同遗传背景和发育阶段的 QTL、上位性或者多个性状和表达 QTL 等方面的问题。MAS 的构成因素、标记辅助的基因渐渗和聚合、对数量性状的选择以及长期选择都包含在第 7 章中。要是能给上面的每个主题配上例子,这一章应该更有益,这样可以向读者说明如何将 MAS 的理论应用到遗传研究或植物育种计划中去。第 9 章详细地讨论 MAS 的实践,它突出了育种工作者可用的多种选择方案、应用于植物育种的可能限制瓶颈、成本效益分析以及适于 MAS 的性状。虽然表 9.1 和表 9.3 给出了少数几个成功的 MAS 的例子——主要是谷类中的寄主植物抗性,如果有来自其他作物和性状的新例子就更好了。第 10 章处理基因型×环境互作(GEI)的分析、解释、分子辅助的探索和管理。这一章清楚地说明了 GEI 的重要性,给出了可用于分析 GEI 的各种方法的细节,最后是 GEI 的分子剖析。它还强调了品种培育需要定义大环境。表 10.1 列出了来自一个多环境试验的谷物产量数据,此例在本书中仅引

用了一次,此后并没有用来作为分析这类试验的例子。作者没有在表 10.2 中说明方差分析的所有变异来源的期望均方指的是随机模型。

第 11 章的主题是基因的分离和功能分析,而第 12 章的重点是基因转化技术及其在产生转基因作物方面的用途。就像第 12 章所做的那样,也许再增加一些图来说明基因分离和功能分析的方法会更好。第 12 章充分地讨论了用于产生新一代转基因作物的性状聚合问题。最后对转基因作物的商业化做了概述,并且分析了一些相关问题(包括风险评估、监管制度、转基因监测)。第 13 章是关于知识产权和植物品种保护的,虽然很全面,但可能是本书中最薄弱的。这并不令人感到意外,因为作者本人并非这一领域的专家。作者用冗长的文风而不是综合分析列出了影响植物育种、遗传资源交换和流动的许多产权问题。在这本书的新版中作者和出版商也许应该考虑邀请有关专家来撰写这一章。最后两章的内容,就我所知,可以认为是植物育种书籍中的新内容:育种信息学和决策支持工具。它们是独特的,值得一读。作者很好地把这些内容整合进这样一本教科书。育种信息学和决策支持工具是现代植物育种必不可少的。

该书得益于徐云碧以前在水稻遗传改良方面的工作、目前的玉米研究以及分子植物育种的教學。他以前和朱立煌教授合著的《分子数量遗传学》一书(中国农业出版社,1994)被中国的大学广泛用作教材。通过出版该书,徐云碧填补了植物生物技术中的进展及其在作物遗传改良应用之间的空缺。该书应该推荐作为植物分子育种方面最先进的信息源。植物育种和遗传学方面的研究人员和学生是该分子育种百科全书式手册的最适读者,通过阅读该书他们将受益匪浅。该书可能成为“组学”时代培育新品种的一本标准参考书。

Rodomiro Ortiz

Crop Science, 50: 2196-2197 (2010)

## 书 评 二

“然而,采用新种子和新技术的农户,无论大小,其数量正在快速增加,而且在过去三年中数量的增长一直是惊人的。”——诺曼·欧内斯特·布劳格博士。

这段摘录来自布劳格博士 1970 年 12 月在挪威奥斯陆的诺贝尔研究所作的诺贝尔获奖演说,涉及引发南亚国家“绿色革命”的具有里程碑意义的事件。农民和育种家对“新种子”和“新技术”的采用一直在继续发挥突出作用。在气候变化和人口空前增长之际,如果要使作物产量继续增长,植物育种家需要利用更新的技术,如通过测序进行基因型鉴定、通过近端遥感进行植物表型鉴定以及作物模拟建模,来提高包括杂交种子和合成肥料的“第一次革命”技术。有鉴于此,当今和未来的植物育种家需要具备各种学科的多种技能。最重要的是,现代植物育种家需要了解如何有效地将分子生物学用于品种改良。几乎还没有什么书把植物育种、数量遗传学和分子生物学彻底地整合起来提供给读者。因此,有幸评述墨西哥国际玉米小麦改良中心的首席玉米分子育种家徐云碧博士的《分子植物育种》专著,我感到很激动。

《分子植物育种》共 15 章,由布劳格博士和 Ronald L. Phillips 博士作序,是在 21 世纪富有成效和竞争性的植物育种家所需专业知识的佐证。第 1 章介绍了作物驯化的历史和早期的植物育种,以及数量遗传学和选择理论中的术语和主要概念,为后续章节奠定了坚实的基础。第 2 章和第 3 章讨论了分子标记、遗传图谱的构建以及高通量“组学”技术。很好地评述了单核苷酸多态性(SNP)和其他类型的分子标记及其在植物育种中的应用。缺少了通过测序来进行基因型鉴定(genotyping-by-sequencing)的一节,这并非由于作者的疏忽而造成的遗漏,反而正好反映了基因组学领域的快速发展。然而,用超过 10 页的篇幅来论述微阵列技术似乎太过了,因为对于大多数转录组研究来说下一代 DNA 测序技术有可能很快取代微阵列技术。第 4 章深入探讨了植物遗传学和作物改良中常用的群体设计。本章提供了有关双单倍体和重组自交系群体构建的有价值的信息。第 5 章涵盖了分子工具在植物遗传资源的管理、评价和扩增中的应用,对于困扰于潜在冗余种质收集物的植物种质管理者是很有意义的。

了解农作物复杂性状(其中大部分受多基因控制)的遗传基础,对于应对粮食、饲料、纤维和燃料生产需求日益增加的挑战是非常重要的。鉴于其重要性,复杂性状成为接下来 5 章讨论的中心问题,并构成了这本书的基石。第 6 章和第 7 章集中于复杂性状剖析的理论和实践。书中关于各种数量性状基因座(QTL)分析方法的内在的统计理论,对于非统计学家来说是很容易理解的,但是它不能代替 Lynch 与 Walsh 合著的更加理论性的《数量性状遗传与分析》(*Genetics and Analysis of Quantitative Traits*, 1998 年)。有一个令人遗憾的遗漏是缺少关于混合模型理论的一节,因为它与关联作图有关。有关利用多个杂交组合进行 QTL 分析的讨论是富有启发性的,对于想要通过合并群体来提高统计功效的遗传学家和育种家肯定会有吸引力。还描述了一些重要的、但是经常被忽视的问题,如等位基因分散(allele dispersion)、多个 QTL 等位基因,以及动态的 QTL 作图。

充分考察了 QTL 和电子作图(*in silico* mapping)研究的功效和样本容量,尽管不如关联作图那样广泛。过去本应对功效和样本容量给予更多的关注,因为研究人员常常低估了它们对于作物关联作图的重要性。

第 8 章和第 9 章专门讨论育种群体遗传改良的标记辅助选择(MAS)的理论和实践。几乎涵盖了 MAS 的每种主要的形式,如前景选择、背景选择、基因聚合,以及全基因组选择。一个缺点是,基因组选择理论的描述尚不足以让读者完全理解和体会其在植物育种中的应用。另外,随着近年来全球对生物能源作物育种的重视,本来应该包括一个扩展的章节来讨论多年生的异交杂草物种对 MAS 的独特挑战。作者评述了一些物种的 MAS 实例,但是如同作者准确指出的那样,QTL 研究转化到实践还存在许多重要的瓶颈,目前几乎没有公立的育种计划可以将其克服。这一章还强调了精确表型鉴定的重要性,因为它与 MAS 有关——这是一个倍受欢迎的结论,但是很少有人给予它应得的重视。第 10 章集中于基因型×环境互作(GEI)的分析,以及如何在稳产、高产品种的培育中加以考虑。同时,还考察了可用于分析和剖析 QTL×环境互作(QEI)的各种模型。该章结束在一个制高点,那就是遗传建模在作物改良中的应用。

第 11 章讨论了各种基因分离和基因功能分析的方法。图 11.1 已经过时了,因为随着下一代测序技术的来临,大规模平行信号测序(MPSS)和基因表达序列分析(SAGE)实质上已经过时。本章也相当详细地介绍了以重组、表达、比较和诱变分析为基础的基因分离方法。第 12 章致力于转基因植物的复杂性和转基因作物的商业化。全面地讨论了基于农杆菌介导和粒子轰击的转化中使用的各类转化载体、选择性标记基因、报告基因以及启动子。然而,这一章和这本书的大部分章节一样偏重于禾谷类作物。第 13 章集中讨论有关知识产权和植物品种保护的问题。不像本书的大部分章节,关于国际协定的部分本来应该写得更加简洁,使对专利和贸易法了解有限的读者更容易理解。第 14 章和第 15 章探究了分子育种中生物信息学、数据管理分析和决策支持工具的应用。这两章巧妙地评述了目前植物育种家可利用的大量的公共植物数据库以及各种类型的选择和模拟工具。

该书是徐博士耗费近 10 年的时间、在其与朱立煌合著的《分子数量遗传学》(1994 年)的基础上,整合植物分子遗传学方面数十年经验的结果。该书为填补基因组学和植物育种之间的鸿沟作出了巨大的努力。尽管有关基因组学技术的一部分内容最终也许会过时,但是涵盖数量遗传学和 MAS 的许多章节在未来的很多年里肯定仍然是有意义的。《分子植物育种》一定会是少壮的植物遗传学家或成熟的应用植物育种家的必备手册。我期待用它作为参考书,并强烈推荐它作为植物育种的研究生教材。

Michael Gore

Field Crops Research, 123;183-184(2011)