

作物育种技术 新进展

专集



科学技术文献出版社重庆分社



作物育种技术新进展

中国科学技术情报研究所重庆分所	编 辑
科学技术文献出版社重庆分社	出 版
重庆市市中区胜利路91号	
四川省新华书店重庆发行所	发 行
科学技术文献出版社重庆分社印刷厂	印 刷

开本: 787×1092毫米1/32 印张: 6.75 字数: 17万
1980年10月第一版 1980年10月第一次印刷
科技新书目: 179—151 印数: 6200

书号: 16176·54

定价: 0.70元

内 容 简 介

本专集主要从《作物育种——回顾与展望——》、《育种学最近的进步》及《农学进展》等日、美、苏近期书刊中,就作物育种技术为题,选译了九篇专题综述,对集团育种(包括世代促进法)、回交育种、杂交育种、突变育种、抗病育种、组织培养育种、细胞工程育种、株型育种以及指数育种等方面研究中的一些最新进展和发展动态分别进行了介绍。

目 录

作物育种技术的研究与发展·····	铃木 茂等(1)
导入异种属基因的小麦世代促进·····	百足 幸一郎(35)
自花授粉作物世代促进的育种方式·····	井山 审一(56)
小麦的核-质 关 系·····	G. M. M. Sage(68)
以生物产量和收获指数作为谷类作物的育种指标·····	
·····	C. M. Donald 等(101)
从突变的形成和 DNA 的修复看突变育种法的改良··	
·····	山口彦之(134)
原生质体、体细胞杂交和遗传工程··Y. P. S. Bajaj等(145)	
分子生物学为作物栽培和育种服务·····	Б. А. Рубин(189)
培育新型作物的遗传学蓝图·····	
·····	Raymond C. Valentine(206)

作物育种技术的研究与发展

铃木 茂、菊池文雄等

一、集团育种（包括世代促进法）

（一）作物育种与数理统计学的关系

作物育种的过程，尽管取决于作物是进行自花传粉或异花传粉的不同繁殖方法和因育种目标等的不同而异，但是，基本上包括育种材料的评价与理想材料的选择；进行杂交时，杂交组合的确定与按目标对杂交后代的典型选择；在各种条件下对所获得供选优良品系的耐寒性、耐病性等的特性鉴定；以及在推广地区的适应性鉴定等等，这当中在很多情况下，主要是田间试验起了重要的作用。制定适当的试验计划及其对试验结果的统计分析和正确的解释，对提高育种效率当然是不可缺少的因素。

在这方面，英国 R. A. フィッシャー 等人关于统计的鉴定、推断和试验设计法的新兴理论，自1946年以后也介绍到日本，到1960年开始广泛应用的同时，在日本又发展了几种理论，为育种发展起到了基础的作用。

此后一直到1970年，在数理统计学方面，为了迅速地获得大量的试验资料，才注意到把当时检查多个因子效应的多因子设计与将相互有关的多因子效应统一起来的复变量分析等技术。随着当时电子计算机的顺利应用，这些技术得到了迅速的普及。以水稻为例，对其品种、播期、种植密度、

施氮量四因子中每一因子按2—3水准进行多因子试验，不但研究各因子的主效应，而且还研究了它们之间的交互作用，以寻找各品种原有的栽培条件或者应用分析玉米株高、节间长、穗位高度、穗长、穗粒行数等许多性状测定值的属于一种多变量分析法的主要成分分析法，获得关于生态系统分类的新见解等等，在很多情况下，这些技术有效地利用于育种特别是育种研究中，对提高育种效率起到了直接或间接的作用。

(二)统计遗传学的作用

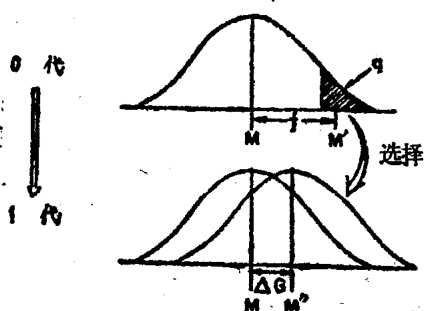


图1 (选择引起的集团遗传进步能直接测定的作物性状,不仅包含遗传效应,而且还有环境效应。表示这种遗传性的遗传力有各种推算法,一般用选择后代得到的遗传进步 ΔG ,与选择当代的选择单株的平均值和全集团值的差——选择差——之比表示。

$$\text{遗传力} = \frac{\text{遗传进步 } \Delta G}{\text{选择差 } i}$$

在统计遗传学方面,虽然作物产量等许多重要的农艺性状都是受多基因控制的数量性状,而每个基因作用的表现又不能直接观察到,但用统计的方法就已经能够推算出表示各性状遗传程度的遗传率(表1)或表示两性状间遗传关系大小的遗传相关等遗传估计量。从而为制定适合的杂交育种计划、预测杂

交后代的表现以及杂交后用哪个世代、根据什么标准选择最好等提供了许多重要的参考。

(三) 系统育种学概念的确立

自从1955年以来,统计遗传学的概念和方法已广泛地应用于育种及育种学领域,并逐渐影响到各种作物和家畜等的育种,或者为以前的育种方法找到理论依据,或提供新的见解和新的启发,从而大大推动了育种的发展。可以认为,根据统计遗传学的概念推测育种方法构成了育种学中的一种科学体系,明峰提倡把这种育种学称之为系统育种学的育种体系。关于系统育种学或系统育种的概念,当然对育种发生了广泛的影响,下面就水稻、麦类等自花传粉作物中集团育种法的建立进行简要介绍。

(四) 系统育种法与集团育种法

直到1965年,日本对自花传粉作物中的杂交育种主要的还是推行系统育种法。在选出有希望的杂交组合以后,从杂种 F_2 代起,对产量等重要性状进行严格的单株选择,将其单株作为品系而繁育后代,再选择优良品系并从中选择优良单株继续培育后代,我们把反复进行上述程序的方法叫系统育种法(图2)。

采用系统育种法的供试面积小和育成代数少,虽然一开始就要分别对单株进行细致的观察或调查记载并逐代进行,但它仍然具有可能探明目标性状的遗传规律等优点。然而另一方面也存在以下缺点,即系统育种法是在早代,当性状尚未稳定、遗传上分离的时期就开始进行优良单株选择,所以,就很有可能漏选在遗传性稳定下来之后性状表现理想的基因

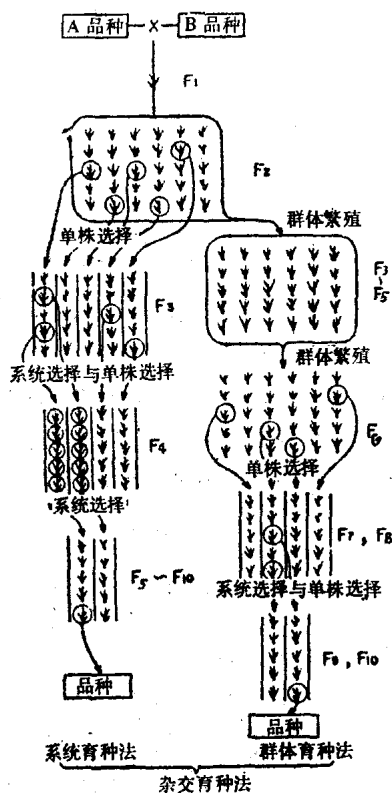


图2 各种育种法的模式图 (以自花传粉作物为例)

集团育种法，即 F_2 — F_6 代不进行选择而反复繁殖群体，保持到将近稳定时再改为系统培育 (图2)。

集团育种法，是在 F_2 — F_6 的杂交早代不特别进行选择，而反复进行群体繁殖。这样，由于单株种子产量不同，所以，一不注意，竞争的结果，就可能引起有的基因型保留的种子多，而其它基因型的种子又完全没有保留等这样一种不理想

型单株。尤其是产量之类的数量性状，如上所述，由于包括的基因数多、遗传力低，因此，不一定能选择到最优良的单株，这在理论上和实践上都已经得到证实。而且，各世代的系统培育和仔细的观察记载，需要花费大量的人力物力。

遗传力低的性状在自花传粉作物中，若反复繁殖杂交后代，就能加速性状稳定和提高选择效率。美国、瑞典等国推行一种集

的群体基因组成。如果能从所有单株混合繁殖等量的种子来培育后代，就不必耽心这一点了。而且，在这些世代中，既能高效率地淘汰遗传力高但不理想的性状，又能利用自然淘汰提高理想基因的频率和使群体得到逐步的改良。明峰、菊池与全国的水稻育种试验场协作，将水稻的杂种集团从 F_2 代起繁殖数代，在从北海道至九州共二十个研究所的育种试验地中，不进行人工淘汰而进行栽培，试验证明，秆长、穗重、穗数、净谷重等特性的变异很大，体现出集团育种法的优点。

(五)世代促进法利用

集团育种法尽管有许多优点，但与系统育种法相比，需要的代数多、供试面积大，而效率还不一定高。为了弥补这些缺点，可以考虑应用一年种植2代以上的世代促进法。世代促进法从二十年代末期开始进行试验，它是根据作物的生理、生态特征，用人工控制温度、日长等环境条件，使作物生长茎叶的营养生长迅速向抽穗、扬花的生殖生长转变的技术。原产热带的水稻，在温室里通过加温和遮光结合进行短日照处理后，使其至开花期的时间大大缩短，据菊池的试验显示，1年培育3代是可能的。用从早代起就进行选择/system育种法进行世代促进一般是不可能的，但在早代只求加速世代以图稳定的集团育种法，进行世代促进的价值很大，可以大大缩短育种年限和减少试验面积。明峰于1959年提出了一个包含世代促进的集团育种法的一个具体模式，这对以后的水稻育种产生了很大的影响。

从以上情况，为了尽快地取得育种成果，目前已能设计温室、短日照处理等必要的设施。日本爱知县农业试验站很

早就采用世代促进技术进行育种,1957年杂交, F_1 代-138天, F_2 代-85天, F_3 代-105天, F_4 代-115天,极大地缩短了世代天数,杂交后仅仅到第6年的 F_6 代就育成了新品种“日本晴”进行推广。

从农林省有关水稻育种试验场新公布的有希望的品系中,经世代促进技术育成的新品种,1965年约占40%,而到1971年,实际上已上升到90%。这样,用系统育种法至少需要10年以上才能育成水稻品种,现在可以缩短6—7年的时间,为了满足生产需要加速育成新品种,巧妙地结合使用集团育种法和世代促进的改良育种法,可以认为是能够实现的。

集团育种法结合世代促进技术,现在,不仅在水稻,而且在麦类、大豆等育种中都已积极应用,使育种效率大大提高。在日本东北农业试验场,为了用种属间杂交法进行抗条锈病性小麦育种,正在提出一种反复进行未熟种子催芽法和研究春化处理法,一年间,只在低温温室和一般温室内经过4—6代的新型世代促进法。(铃木 茂)

二、回交育种法

(一) 回交育种的意义

回交育种法,是将引进稻的抗稻瘟病性基因导入本地粳型品种,或者将野生小麦的抗叶锈病性基因导入小麦栽培品种,这样,既保持原有优良品种的优良特性,又只对抗病性等一、二个特性进行改良的有效方法。

(二) 回交育种的现况

关于回交育种法,以前是用于家畜的改良,在作物育种

中，美国的研究者首先指出其利用价值，并用于小麦的抗病性育种取得了很大的成果。

日本在各种作物的抗病虫害性、耐寒性、耐酸性、早熟性和株型等的改良中，应用回交育种法也取得了显著的成果。

中森注意到在远缘品种间杂交中，用回交育种法是有效的，并在日本最先在实际工作中试验回交育种法。以后，为把引进稻品种所具有的高抗稻瘟病性，用回交育种法导入粳稻品种进行研究和育种，繁村、北村等人从1942年起在日本的中国农业试验场广泛采用。结果，育成了导入菲律宾品种“Tadukan”的高抗稻瘟病性基因的5个品系：“Pi 1号”—“Pi 5号”。在育成地，用这些系作杂交母本，育成了几个抗性品种。北村提出了一个与该研究有关的重要见解，认为：粳型与籼型品种杂交出现不育现象，由于该现象与籼型稻的细胞质有关，所以，在开始杂交时，以粳稻品种作父本不如作母本好。此后，这一育种法应用于各种作物，并已育成了许多品系和品种。

(三) 回交育种法结合世代促进技术

用回交法导入优良品种的基因如果是呈显性，则在进行回交的第二代，就可以根据表现型选择符合育种目标的单株，在该世代可再次回交，因而可以进行有效的育种。但是，如果导入的基因是呈隐性，由于第二代的表现型倾向于回交亲本，所以不能选择符合选择目标的单株。因此，有必要自交，在后代分离隐性的纯合单株，再将这种单株进行回交，因而比显性性状的情况费事。要克服这一缺点，似乎用温室世代促进、加快自交世代的方法是有效的。如果在温室世代促进所导入的性状能够进行鉴别，同时与其它性状又没有不利的

相关性，则对显性性状在一年内也可以回交两代以上，从而可缩短育种年限。百足等人根据小麦未成熟种子催芽法和香化处理法，提出了有效的世代促进技术，并正在将这些技术应用于耐锈病育种的连续回交育种。

(四) 有效利用回交育种法

从远缘品种、种，只导入目标基因的情况是很稀少的，由于在许多情况下，携带这种基因的1条染色体或部分染色体是保持完整的发生易位，因此，同时导入不理想性状的可能性也很大。例如，导入提莫非维小麦抗叶锈病性基因而育成的FTF品系却具有晚熟性。据横尾和藤卷报导，通过回交将籼稻的抗稻瘟病性导入粳稻时，抗性基因与晚熟性基因是紧密连锁的。在导入基因和不利基因连锁的情况下，有必要通过增加回交次数来打破这种连锁关系。

在大多数情况下，一般在回交3—4次以后，其杂种单株除改良特性以外的情况是极其相似于回交亲本的。然而，要导入的特性不是受1对主基因支配而是受2对以上的主基因支配，或是除1对主基因以外还有若干微效基因相连锁的情况下，在增多回交次数以后的育成过程中，与这些特性有关的一部分基因就可能丧失。

为了只把品种B、C、D等的优良特性集中于优良品种A，可以认为在各品种分别与品种A回交之后，以再在这些品系之间进行杂交的方法是有效的，这也是今后研究的课题。

回交育种法不仅用于质量性状，而且也用于改良产量、品质、成分含量等农业上重要的数量性状。德国在进行饲用大麦的蛋白质含量育种中，经两轮回交之后，成功地将本地

品种“ヒンズークシ”的高蛋白特性导入了优良品种。

今后的育种，是利用本地品种、引进品种、野生种等以扩大遗传资源，努力育成划时代的新品种。为此，可以认为主要地应当应用回交育种法，并有必要着重研究进一步提高回交育种法效率的问题。（菊池文雄）

三、杂种优势利用育种

不同的品种间杂交，在很多情况下其 F_1 代杂交种比双亲都发育旺盛，各种性状也比双亲优良。这样，杂交种表现的生活力比双亲强的现象，叫做杂种优势或杂种强势。在植物中，大约300年前就已观察到这一现象，East (1909年) 和 Shull (1910年) 等人在玉米中提倡杂种优势利用育种法，而且主要是在异花传粉作物中育成了推广品种。

(一) F_1 代杂种的生产

为了培育 F_1 代杂交种，必须将不同的两个品种杂交。杂种优势利用育种是否能推广，则取决于对该作物是否制定有廉价生产一代杂交种子的配制计划。配制 F_1 代种子，必须在开花前，将雌雄异花作物的雄花或雌雄同花作物的雄蕊除去，或者利用自交不亲和性，把另一品种的花粉授到该去了雄的雌蕊上。

表1列示了各种去雄法。杂种优势利用育种，首先是在易于去雄的玉米中进行。此后，发现基因支配的雄性不育性，进而发现受细胞质和育性恢复基因支配的细胞质雄性不育性，从而有可能经济地配制一代杂交种子。尤其是 Jones (1918年) 提出能大量生产 F_1 代杂交种子的双杂交法以后，在美国，用这种方法育成的玉米杂交种逐步推广，1936年，

推广面积还不到5%，而到1945年，推广面积就达到90%以上。

(二) 自花传粉作物中杂种优势育种的展望

杂种优势育种，主要是在异花传粉作物中已取得了显著的成果，但最近，在小麦、水稻等自花传粉作物中，正在开展杂种优势利用育种的基础研究。

小麦的细胞质雄性不育，在世界上是日本的木原均于1949年最早发现，此后，陆续又有发现。现在，日本京都大学正在将提莫非维小麦的不育细胞质导入日本品种而育成雄性不育系和完成育性恢复品种的探索进而达到推广一代杂交小麦。

在水稻方面，日本东北大学的胜尾、冰岛于1958年发现，将野生稻 (*Oryza sativa f. spontanea*) 的细胞质导入粳稻之后便引起花粉不育。此后，在日本琉球大学，发现把秈稻品种“Chinsurah Boro 11”的细胞质导入粳稻品种后引起雄性不育，现正在进行育性恢复品种的探索和推广的研究。

表 1 去 雄 法

遗 传 控制法	利用雄性不育基因	大 麦
	利用雄性不育细胞质	玉 米
	利用雄性不育细胞质 和育性恢复基因	玉米、高粱、甜菜、洋葱、 油菜、白菜、甘兰
	利用自交不亲和性	
	利用选择性受精现象 及配子体因子	玉 米
人 工 去雄法	机 械 去 雄	玉米、甜瓜、香瓜、茄子
	化 学 去 雄	赤霉素、乙烯利
	温 度 处 理	水稻、牧草

在大麦中，美国正在进行利用核基因控制的雄性不育性配制 F_1 代杂交种的研究。最近，发现芒麦草 (*Hordeum jubatum*) 的细胞质使栽培大麦产生雄性不育，现正在试验将该细胞质导入推广品种，所以，在大麦中也许可能利用 F_1 代杂交种。

杂种优势利用育种，由于 F_1 代杂交种稳定、高产，所以，不仅在异花传粉作物中，而且在自花传粉作物中也广泛进行，并育成了许多品种，取得了很大的成果。今后，即使在水稻、小麦等主要作物中，也可望推广并大大发展杂种优势育种。

(志贺敏夫)

四、突 变 育 种

(一) 突变育种的历史

1927年，Muller 用 X 射线照射果蝇成功地诱导了人工突变，当时，认为利用自然突变进行品种改良是革命性的发现，此后，各国都用射线照射作物引起突变而开展了突变育种研究。在日本，市岛于 1934 年用 X 射线照射水稻，在短期内选择了许多与自然变异相同的变异体。此外，在各大学及理化研究所等，关于用 X 射线或中子射线照射诱发突变的探索性研究取得了许多成果，但由于战争，突变育种法的研究被迫终止。

由于原子弹在许多种夏作物中诱发了突变，在对其遗传育种进行分析期间，国外的研究结果也搞清楚了。1950 年，日本已能使用放射性同位素，虽然与其它国家相比约晚了十年，但正规的突变育种研究开始迅速发展。最初，用美国原子能委员会提供的 ^{32}P 等放射性同位素照射农作物以引起突

变, 1956年的放射线育种室、1957年的原子反应堆和1961年的放射线育种农场相继建成, 从而可以对各种作物的各生育期进行射线照射处理, 以便进行育种研究。在使用射线等物理诱变源的同时, 还开发了化学诱变剂, 由于将这些诱变源单独使用或者结合使用, 使突变育种研究在短期内达到了世界水平。

(二) 育成的品种

到1976年为止, 日本直接由突变育种法和以突变体为杂交母本育成了许多品种。表2列示了世界突变育种的动向。日本用突变育种法育成的水稻品种, 以广泛栽培的“黎明”为首, 占全世界用突变育种法育成品种数的10%以上, 这说明突变育种历史不长的日本, 应用突变育种法发展迅速。并且, 今后从世界发展的动向来看, 可以认为育成的品种还会增多, 突变育种法, 作为一个重要的育种方法将会不断发展。

表 2 全世界放射线处理育成品种数的变化

年 次	1950年 以 前	1951—55	1956—60	1961—65	1966—70	1971—75	总 计
品种数	1	5	7	20	41	116	190

突变育种改良的各农艺特性是很广泛的, 其重点是改良禾谷类、豆类等粮食作物的早熟性、抗倒伏性等, 以致稳产、高产; 在经济、饲料等作物中, 也进行了有用成份的高含量、高质量等质量特性的改良。

目前, 直接用有用的突变体作为推广品种的远比以具有有用突变特性的突变体作杂交母本而进行改良的为多, 但最

近，世界上利用后者的已在逐渐增加。在直接推广突变体时，为了提早稳定变异特性以能缩短育种年限则是有利的，但一般由于理想变异的突变率低，因而就必须扩大育种规模。从已往的情况来看，以新品种或育种过程中的品系作育种材料，其目标仅仅专为改良某些单一的不良特性，进行大规模突变育种，并在较短的时期内就育成了优良品种。另一方面，利用突变体进行杂交育种时，由于必须经过突变体产生和杂交育种这两个阶段，所以，既然突变育种的历史很短，育成的品种数就必然很少，但在使支配主要农艺特性的基因引起突变以后，通过杂交可把这些突变基因导入经济品种，这为忧虑遗传资源枯竭的杂交育种带来了很大的希望。一般是把直接利用突变体育成的推广品种在以后的杂交育种中作母本，但在利用突变体作杂交母本时，不一定必须限于能成为推广品种的突变体。例如，日本育成的二棱大麦品种“にウさき二棱8号”等和由突变育种育成的推广品种“がンマ4号”一样，就是根据与实际上不能利用的早熟突变系杂交的后代，育成了既具有双亲突变体的优点：早熟、矮秆、高产，但又不带有酿造特性很差等缺点的品种。也就是说，由于可利用带有若干不良特性同时又兼有优良突变特性的突变体作母本，则比直接利用突变体培育推广品种，具有育种规模小及其它各种限制因素少的优点，其育种年限与杂交育种大致一样。

(三) 射线杂交育种的利用

由于以射线和化学剂等诱发突变以及以类似的方法能够改变作物的繁殖方式，因此有可能利用超过已往杂交亲本利用限度的基因，迄今虽然还没有发现育成了这种新品种或