

植物育种的现代基础

P.B. 沃斯

S.G. 布利克斯特

主编

刘秉华等 译

庄巧生 主校



农业出版社

植物育种的现代基础

P. B. 沃 斯 主编

S. G. 布利克斯特

刘秉华等 译

庄巧生 主校

农 业 出 版 社

(京) 新登字060号

Crop breeding, a contemporary basis

P. B. Vose Editors
S. G. Blix

Pergamon Press Ltd.

First edition 1984

植物育种的现代基础

P B 沃 主编
S G 布利克斯特

刘秉华等 译

庄巧生 校

责任编辑 徐建华

农业出版社出版(北京市朝阳区农展馆北路2号)
新华书店北京发行所发行 北京市双桥印刷厂印刷

850×1168mm 32开本 18.875印张 484千字

1993年11月第1版 1993年11月北京第1次印刷

印数 1—780册 定价 23.65元

ISBN 7-109-02550-0/Q·146

序 言

在过去的 50 年内,人们已经在遗传学、细胞遗传学、试验设计和数据统计处理方面做了大量的研究,为植物育种奠定了科学基础。本书没有遵循传统育种书的格局对上述内容分章进行详尽的论述,而是试图对近年来作物育种领域有关生理学与技术的最新进展进行综合评述。

这对于有兴趣进行作物改良的人们来说,确实是一个值得激动的时刻,因为靠植物育种家开拓这个领域的可能性是很小的。目前,人们已经掌握了大量的有关碳的同化与分配以及对逆境反应等方面的资料,而辅助技术,例如诱导突变、植物组织培养、计算机的应用又为植物育种提供了新的手段。这种挑战带来了新的问题:如何把新的生理学知识与实际的育种程序密切结合起来?利用新技术能否更好、更快和更经济地实现育种目标?

对于某些有潜力的论题,取舍是一个难题。例如,感病性是多数作物的主要限制因素,因此我们认为与植物育种有关的任何书籍都不能忽视抗病性。例如拉丁美洲旱种菜豆,如果减轻它的病害,即使产量因素不作进一步改良,产量也会随之成倍增长。但是,抗病育种是一个十分广泛的论题,讨论起来可能要占据全部的篇幅,因此我们要求撰稿人仅就一般原理和方法对抗病育种的策略进行讨论。抗虫育种要比抗病育种的历史短得多,以后类似的书可能会增添抗虫育种一部分。我们也曾考虑到抗虫育种的问题,不过我们认为,抗虫育种虽然有了某些进展,如水稻的抗虫育种,但要试图对此作出全面的论述目前还为时过早。

品质因素对于许多作物都是重要的,把品质因素作为一章是

会受欢迎的。但遗憾的是各种作物的品质属性各不相同！因此简短的一般叙述似乎没有多大价值。高蛋白的研究是个例外，它的目标和技术是世界上许多重要作物共有的。

最后一章完全是自己的爱好，在后记的幌子下为启发自我而作。我们希望这个综述能激励读者开阔自己的思路，不管他们是否赞成我们的观点。

我们衷心地感谢本书的撰稿人，他们为了完成自己承担的任务，花费了许多精力。没有他们的努力，本书的出版是不可能的。我们还特别感谢 Diva Athie 女士在本书出版的准备工作中给予的帮助。

P. B. 沃 斯

S. G. 布利克斯特

目 录

第一章	植物育种的新参数和选择标准	1
第二章	抗病育种的策略	43
第三章	寻找有用的玉米生理生化特性	70
第四章	遗传因素对植物营养需求的影响	91
第五章	耐低温育种与选择	164
第六章	改良抗旱性的筛选及选择技术	195
第七章	光合作用和同化物分配与植物育种的关系	230
第八章	提高生物固氮作用的潜力	261
第九章	诱导突变的作用	306
第十章	计算机在种质库和育种计划中的应用	407
第十一章	植物组织培养：快速繁殖、诱导突变与 原生质体技术的潜在作用	431
第十二章	单倍体植株的产生和利用	484
第十三章	高蛋白质育种	533
第十四章	用于消除病害和种质贮存的组织培养	559
第十五章	理想型育种——针对变动的目标？	578

第一章

植物育种的新参数和选择标准

S. K. 辛哈 M. S. 斯瓦米纳森

(印度农业研究所, 印度, 新德里)

形 势 变 化

人类已经进入空间时代。空间探索的 20 年使人类认识到:第一, 生产食物只能依靠地球; 第二, “宇宙飞船地球”上的有限资源不能以指数方式被开发利用。因此, 当我们接近 21 世纪的时候, 植物育种家将不得不考察如何迎接面临的新挑战。要想科学地进行这场演习, 需要预测未来世界在主要耕作制度方面可能发生什么样的变化。例如, 随着土地资源的日益缩减, 我们需要了解增加矿物燃料利用后的生态学效应, 对可恢复能源的需要情况, 改良饮食的必要性, 以及对就业问题不断变化的看法。这些都是针对持续增长的世界人口而提出的。

正是因为与这些挑战有关, 当前植物育种中所采用的参数和选择标准应该加以检查。在讨论即将到来的年月中可能需要进行的“校正方向”之前, 对过去的经验做一番简短回顾是会有用的。

发展历史

在混合群体中选择比较优良的植株和采取周密计划通过杂交, 把亲本性状结合于杂交后代的种种努力首先在欧洲, 而后在北美洲开始。马铃薯、小麦、糖用甜菜、燕麦、黑麦和亚麻满足

了人们对粮食、糖料、纤维和饲料的需要，因此 19 世纪后期和 20 世纪初这些作物引起植物育种家的注意是理所当然的。另外，蔬菜作物也受到重视。当时，植物育种的重点集中在单一作物的改良上。由于欧洲的气候条件不适合于一年在同一地块上种植一作物以上，多作或混作制育种的概念甚至连讨论都未曾做过(见 Hayes 等⁴⁶，Elliot³⁶，Brewbaker¹⁸)。

其后，当植物育种工作在美国和加拿大起步前进的时候，不同的植物育种家致力于作物改良参数的确立。那时土地与人口的比率十分适宜，而且作物产量可以通过施肥得到改进，所以消费者品质和感官特性的改良倍受重视。除产量之外，抗病虫害也是主要目标。

截止 20 世纪 50 年代中期，关于作物育种的参数和目标问题可以归纳如下：

1. 植物育种目标是由生态学参数和消费者的嗜好决定的。

2. 虽然提高产量是目标之一，但在用产量上限以衡量育种工作成功或成就的大小方面没有提供可资参考的论点，这反映在 Allard 一书⁵如下陈述中，“当然，近代生产技术已经把我们带到了与可能出现的产量水平有多近的程度，这是无法估算的，然而，可以确信，巨大的进展有待于今后的努力。”他进一步强调说“有充分理由相信，对于多数栽培种已有变异性的挖掘利用至今还没有使我们接近在理论上可以达到的最高生产力。如果确实如此，未来的植物育种所作出的贡献要比过去的大。”

3. 抗病虫育种承受了巨大的压力，下述严重病虫害的流行指明了抗病育种的重要性：

——1840 年爱尔兰饥荒是由于马铃薯晚疫病的流行。

——1917 年美国缺少小麦的日子是由于秆锈病的流行。

——1943 年印度孟加拉邦食物短缺是与水稻胡麻斑病相联系的。

——20 世纪 40 年代中期美国全部淘汰了由 Victoria 品种派

生的所有燕麦品种是由叶枯病引起的。

——1970—1971年美国所有携带 T-型细胞质雄性不育性的玉米杂交种都流行玉米小斑病。

——当1974—1976年菲律宾和印度尼西亚大面积种植几个半矮秆水稻品种时，稻褐飞虱由生物型 1 迅速转换为生物型 2。

本世纪中叶，育种重点放在单位面积产量、养分吸收、品质以及对不利环境条件或极端环境条件的抗性上(Hayes 等⁴⁶)。这些植物育种目标和参数在温带地区仍然是重要的。而Swaminathan⁹⁰则着重指出了热带和亚热带的特殊问题，他认为，“全世界，特别是热带和亚热带的植物育种已经进入一个新的时期。一方面是人口压力及随之而来的对食物需求的增加，另一方面由于城市的发展而使耕地面积缩小，这就推动了对打破产量上限的科学研究。所有的选择新参数，诸如测量日生产力、产量稳定性、太阳能的利用、光不敏感性、对机械收割的适应性以及加工品质、蛋白质品质、氨基酸组成和无毒性等已经引入育种研究领域。”Frankel⁴¹把植物育种定义为对周围环境中的物理、生物、技术、经济和社会因素的遗传调节。

新 参 数

迄今，植物育种家主要关心：实现对人类感兴趣的植物器官的生产率的继续改良，通过建立对病虫害的内在抗性给作物生产带来安全，提高营养成分、感官特性或其它的优良品质性状。今后，在育种参数中将必须考虑增加一些其它重要内容。

(i) 生态学

有证据表明，由于矿物燃料的不断消耗和滥伐森林大气中的 CO₂ 含量正在增加，这样到廿一世纪一开始，全球温度可能升高 2°C (Manable 和 Wetherald⁵⁹)。果真如此，将会缩短成熟期。这

样，日生产力将成为世界上温带地区重要的选择标准。另一方面，大气中较多的 CO_2 有助于一些作物，特别是 C_3 作物产量的提高。目前已知，生态学变化的另一个方面是与我们面临的盐、碱、酸性和各种形式的土壤流失以及沙漠化问题（即所有破坏或削减土壤的生物学潜力的人为变化）相联系的。

(ii) 对可恢复能源的需要

能源正成为经济发展的主要限制因素。一个国家的进步是与矿物能源的消费程度相联系的。美国、日本、西德等国不可恢复能源的消费占95%以上(Calvin²⁰)，而在最近才开始工业化的发展中国家，象印度，其消费比重少于50%。尽管如此，问题已经变得十分严重，因而在目前的危机中太阳能的生物转化看来是一个主要选择。以后若干年中，发展中国家和发达国家的需要量是有所不同的。在乡村水平上发展能源，包括成本微小的能源投入，这是发展中国家对能源的需求之一，而象澳大利亚、美国等用于运输的液体燃料仍将是他们的主要需要。

迄今，提高生产力的进展是与增加不可恢复能源的消耗相伴随的。显然，这个途径会因耗尽地下贮藏的矿物燃料而走不通。因此，在育种计划中，考虑提高产量潜力的能源成本将是重要的。关于改进植物在栽培中能量转换的遗传途径应该进行研究，而且要开展下去。同时，现在用下述方法已经开拓的新途径，(i) 原生质体融合和细胞器转移；(ii) DNA 和噬菌体诱导转化，以及(iii) 重组 DNA 的克隆，以便使生物固氮，改进养分吸收和利用率，提高光合能力，耐旱性等性状结合到栽培植物中，也要紧紧跟上。

光合产物将日益成为未来的主要能源。现有的一些可能性(图1.1)如：

1. 农业垃圾和植物残茬的利用；
2. 生产能产生液体燃料的作物；
3. 能源种植(造林)及其利用。

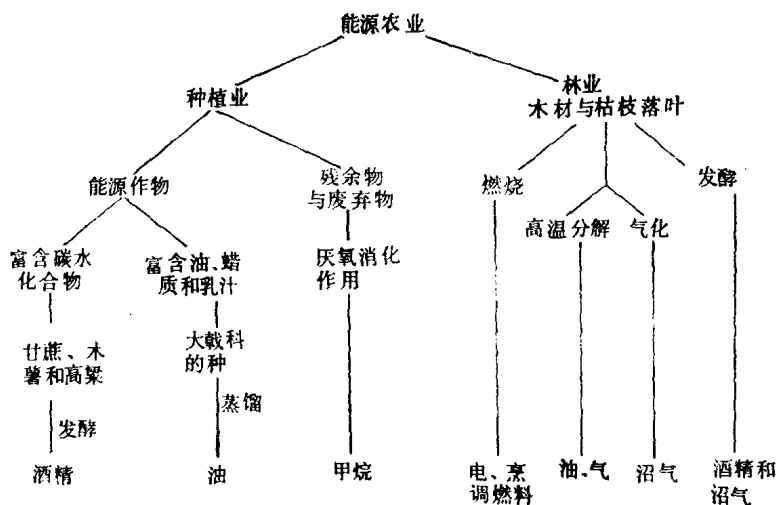


图 1.1 能源农业：获得燃料的过程

植物育种家和植物科学家将要在上述所有的选择中起显著作用。这些选择可以单独地或相互结合地在某一特定地区被认为是比较适宜的内容。其中的一些重要目标如下：

1. 气化农业垃圾效率高的细菌菌系。
2. 甘蔗、木薯和甜高粱被认为是最有希望的热带作物，可以用于液体燃料的生产。最重要的是要确定农业生态区划，以便在区域内生产最有利的某一特定植物。
3. 按树属、木麻黄属和柳属植物被认为可供能源造林之用。这些属的一些种也许有不同的适应性。必须根据农业气候特点鉴定出相适应的类型。干物质积累将是最重要的单项选择标准。

(iii) 营养、品质和饮食

Zwartz 和 Hautvast 及其他人¹⁰⁶回顾了植物育种家的营养目标。认识到发展中国家的问题是能量、蛋白质、能量蛋白质和纤

维生素的不足，以及有时的过量毒素引起各种疾病，而发达国家的问题是营养过量。营养过量包括含有脂肪和蛋白质的高能食物。根据这一理解，可以明确不同作物品质改良的一些领域。除了已经反复强调的之外，还要考虑以下两个要点：

1. 在努力改变籽粒的成分时，必须使这种改良不致于影响产量或一些其它成分的质量。

2. 世界各国的食物不仅仅是由一种或两种谷物或禾谷类组成的。实际上有各种各样的食物，可分为以下类型：

- (a) 以肉类为基础的食物；
- (b) 以稻米为基础的食物；
- (c) 以小麦为基础的食物；
- (d) 以木薯和薯蓣(山药)为基础的食物；
- (e) 以小米为基础的食物，等等。

在有足够购买力的几乎所有上述食物类型中，都要配合脂肪和蔬菜。因此，分析世界不同地区食物时必须把重点放在某一种特定作物或蔬菜上。

Swaminatan⁹¹ 指出，人们已经在氨基酸组成的改变中做出了努力，从而提高了必需氨基酸的含量，但是对氨基酸生物合成的途径还没有了解清楚。实际上，情况可能是这样的：由天门冬氨酸派生出来的一些氨基酸可以保持平衡，但这是以增加其中的某一个而削减另一个为代价的。因此，更重要的是要通过天门冬氨酸中碳的较大流动来增加赖氨酸、苏氨酸、异亮氨酸和蛋氨酸的含量。所以建议现在要根据在生物合成上互有关连的一系列氨基酸中所含的全碳量来评价基因型。

Bressani¹⁷ 对一些发展中国家的饮食作了广泛调查。其中多数食物是以谷物如稻米、玉米和高粱或木薯为基础的。添加豆类，可以从蛋白质效率比(PER)和增加体重两方面提高食物效率。通过加工改善豆类利用率就是一个重要事实。过去，许多豆类的 PER 或食物效率是用未加工的豆类测定的。发展中国家都

不食用未加工的豆类。中国、印度和许多东南亚国家常用绿豆和鹰嘴豆泡发豆芽。印度最近的研究表明，这个简单加工可提高 PER 值和食用值。粒用豆类不管是作为蛋白质源，还是提供维生素和速效糖都是重要的。

最后，不同作物营养品质的改良现在应该与不同地区不同社会阶层所喜爱的食物总体联系起来考虑。

(iv) 经营管理

世界耕作制度正向两极分化成“大农场”和“小农场”两种主要类型。大农场耕作制度是在 1000 ha 以上面积上进行高度机械化栽培。大农场技术包括飞机播种和施肥，激光射线平整土地和联合收割。这样，机器将代替人力，种植计划将用计算机设计。小农场作业是许多发展中国家耕作制度的特点，栽培面积在 10 ha 以下，可以养活由 5 到 6 口人组成的家庭，为使用人工进行精耕细作创造了条件。实现这种目标的植物育种操作的例子有印度用人工去雄和授粉生产棉花杂交种(Swaminathan⁹⁴)，中国用实生苗栽植马铃薯。同时，小农场作业经常包含着作物与家畜或农业与水产养殖业相结合的生产体制，或通过多作、套作和间作来提高种植强度。在园艺作物中，小农场技术还包括设计配套的作物冠层，以帮助农民在单位立体空间和土壤上取得最高的经济效益。

除上述以外，只有依靠地球才能满足未来对食物的需要这一事实，就意味着土地作为农业资源之一将会变得越来越小。越来越多的土地将脱离农业而用于工业、交通和国内需要。换句话说，提高产量潜力和通过在同一地块上一年种植几次作物来增加农业集约程度将是增加产量的唯一有效途径。因此，植物育种家将不得不致力于在单位土地、时间、水分、能源和空间上实现产量的持续改良。同时，要最大限度地减小由气候异常和病虫害大发生所造成的产量波动。

(v) 新参数：小结

对发展中国家和发达国家都具有直接重要性和长远目标意义的植物育种新参数列举如下：

1. 增加含优良营养价值和感官特性的食物的供应。
2. 改良单位栽培面积和单位太阳能照射时间上生产食物的效率。
3. 通过对气候影响的弹性和对杂草、害虫和病原物三者的联合抗性来稳定作物产量。
4. 鉴定并改良适合作为生物产量来源和可恢复能源的植物。
5. 鉴定在作物与家畜和农业与水产养殖业生产体制中表现更为有效的植物(株)类型。
6. 当一年生和多年生植物能采取共生作业的耕作制度中，鉴定适合于多作、套作和间作的植物(株)类型以及适合于三维作物冠层的植物(株)类型。
7. 鉴定对高投入、低投入和不投入条件反应最好的基因型。
8. 选育具有高生物学产量特性的对光、温相对不敏感的品种，发展一些应变性的种植模式适应不同气候变化的可能性。

产量的基础

(i) 理论产量、产量潜力和实际产量

在过去的几十年中，小麦、水稻、玉米、高粱等禾谷类作物的产量已经取得了较大的改进。关于温带和热带最好产量的报道列入表 1.1。这些产量比 de Vries 等人²⁵ 以及 Loomis 和 Williams⁵⁷ 根据理论产量所估算的数字要低得多。那么，剩下的问题就是植物育种家可能达到的产量上限是多少。Buringh 等人¹⁹ 根

表 1.1 平均、最好和世界纪录产量

食 物	1979 年平均 (美国)	最好的农场主 (美国)	世界纪录 (美国)	纪录与平均 之比
	(t/ha)			
玉 米	6.9	14.7	22.2	3.2
小 麦	2.3	6.9	14.5	6.3
大 豆	2.2	3.6	5.6	2.6
高 粱	4.0	17.8	21.5	5.4
燕 麦	2.0	5.6	10.6	5.3
大 麦	2.7	9.0	11.4	4.3
马 铃 薯	31.0	68.0	95.0	3.1
水稻(一作 112 天)	5.1	9.1	14.4*	2.8
甘 蔗	84.0	140.0	250.0	3.0
糖用甜菜	44.0	80.0	120.0	2.7
每头奶牛奶量×1000lb	12.0	35.0	50.0	4.2
每只母鸡每年产蛋量	235.0	275.0	365.0	1.5

* 在菲律宾为每公顷 28 t。

Wittwer¹⁰⁴。

据世界不同地区的土壤、气候、降水和辐射特点，以谷物籽粒为等价物，分析了作物的绝对产量潜力。他们得出了绝对产量潜力为每年 49830×10^6 t 的结论。Sinha 和 Swaminathan⁸⁶ 采用类似方法，同时考虑到可能的总拦截光的持续时间，计算了印度谷物籽粒等价物的绝对产量潜力是每年 4572×10^6 t。De Wit 等人²⁶ 把作物产量潜力规定为一个封闭的绿色植物表面在主导的气候条件下，没有病害和杂草发生，水分和养分供应都十分适宜时的生长率。依此说来，一个作物若能保持 100 天的封闭冠层，每公顷可生产 35000 kg 干物质。这个作物的收获指数按 50 % 计算，则每公顷提供 17.5 t 风干籽粒或 20 t 含有 12 % 水分的籽粒产量。很清楚，在水分和养分不受限制的条件下，产量的改良还有很大的余地。

作物的产量潜力不仅决定于基因型，而且决定于生长的环境和接受的管理，这是一个公认的事实。联合国粮农组织(FAO)已

开始在非洲和亚洲进行不同作物最适应种植地区的区划 (FAO³⁸)。因此, 以 FAO 开创的这一工作为基础, 根据不同作物预期的产量潜力制定有关的育种目标, 应该是适当的。

(ii) 不同作物的能量值

比较不同作物产量通常用重量 (de Vries 等²⁵, Witwer¹⁰⁴), 而重量又是依据计算的收获指数估测的 (Donald²⁸, Hamblin 和 Donald⁴⁴, Jain 和 Kulshrestha⁴⁹)。不过, 比较产量和收获指数这个十分简单的方法不一定是最好的。由于各种籽粒的成分不同, 不同作物有时甚至不同品种, 同等重量的籽粒所含能量是不同的 (表 1.2)。根据含能量, 0.6 kg 含油种子可等于 1.0 kg 谷物种子, 这是显而易见的事实。因此, 用重量为单位, 要求油料作物如花生和谷类作物如小麦有相同的产量是不现实的 (表 1.3)。此外, 当收获指数是根据能量而不是根据产量来计算时, 一些油料作物的收获指数就会象高产的禾谷类作物一样高 (表 1.1)。

表 1.2 总干物产量、籽粒产量及其含能量和收获指数

作物种类	总的生物产量 g/m ²	籽粒产量 g/m ²	收获指数	总生物产量能 kcal/m ²	籽粒能 kcal/m ²	收获指数
小麦 (品种 Kalyansena)	1 558	583	37.4	6 104	2 387	39.1
小麦 (品种 Moti)	1 375	596	43.3	5 410	2 441	45.1
小黑麦 (DTS-141)	1 520	484	31.8	6 062	1 997	33.1
大麦 (品种 Ratna)	1 867	445	23.8	6 986	1 798	25.7
鹰嘴豆 (品种 JG-62)	1 027	327	30.5	3 992	1 412	35.3
木豆 (品种 Prabhat)	1 008	310	30.7	3 994	1 379	34.5
白菜型油菜 (黄色)	1 160	377	29.0	5 055	2 249	44.4
白菜型油菜 (褐色)	1 380	421	26.0	5 828	2 636	45.2
芥菜型油菜 (芥菜)	1 820	486	26.0	7 608	2 959	38.9

因此, 如果改变籽粒成分是以提高具有特定氨基酸系列的蛋白质或提高类脂化合物含量为目标, 那么在保持同样重量的同时

表 1.3 以成分为基础的不同作物相对籽粒产量 (重量)
数值表示 1 kg 小麦的等价值

	成 分 (占干重的%)				每克光合 产物种子重 (g)	小麦 等价值
	碳水 化合物	蛋白质	油或类 脂化合物	灰分		
禾谷类						
小麦	82	14	2	2	0.71	1.0
水稻	88	8	2	2	0.75	1.05
高粱	82	12	4	2	0.70	0.98
豆 类						
鹰嘴豆	68	23	5	4	0.64	0.90
木 豆	69	25	2	4	0.66	0.93
绿 豆	69	26	1	4	0.66	0.93
油 料						
花 生	25	27	45	3	0.43	0.60
芝 麻	19	20	54	7	0.42	0.59
油菜或芥菜	25	23	48	4	0.43	0.69

就需要增加一定的能量(Bhatia 和 Rabson¹⁶, Mitra 和 Bhatia⁶³)。Sinclair 和 de Wit⁸¹ 计算了万一为增加蛋白质含量内进行的氮素同化作用所需要的光合产物量。其中的多数是依据不同代谢途径的葡萄糖利用率估计的(Penning de Vries⁷⁴)。这些估算都要求所有的生化反应是同步发生的,然而这是不常有的事情,因此在自然体系中葡萄糖利用率要比预期的低。尽管如此这些研究对于植物育种家还是有用的,因为他知道了这个体系中存在着生物化学的制约因素。这样,植物育种家可以去寻找产量和品质的协调点,也可以设法同时改进(两类)光合作用产物的有效性。如果不认识这个制约因素,将会出现提高卡(热量)产量常常导致蛋白质或类脂化合物的降低,反之亦然。

(iii) 产量改良的育种

产量育种是世界各国不同作物的主要目标之一。一个新概念