



全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定

作物繁殖方式 和育种方法

● 农学类专业用

● 俞世蓉 沈克全 编著

中国农业出版社

全国高等农业院校教材

作物繁殖方式和育种方法

俞世蓉 沈克全 编著

农学类专业用

中国农业出版社

全国高等农业院校教材
作物繁殖方式和育种方法

俞世蓉 沈克全 编著

责任编辑 张兴瓒

出版 中国农业出版社

(北京市朝阳区农展馆北路2号)

发行 新华书店北京发行所

印刷 中国农业出版社印刷厂

* * *

开本 850×1168mm³² 开本

印张 5·375 字数 131 千字

版、印次 1996年10月第1版

1996年10月北京第1次印刷

印数 1—2,000 册 定价 5.35 元

ISBN 7-109-04143-3



9 787109"041431">

书号 ISBN 7-109-04143-3/S · 2570

丛书 前 言

作物育种学是研究选育和繁育作物优良品种的理论和方法的科学。它是以遗传学理论为指导，采用各种先进科学技术，有目标地改良、重组和创新作物的遗传组成，通过选择和鉴定，从而选育出适合于生产需要的优良品种。因此，作物育种学作为一门直接服务于农业生产的应用科学，对于促进国民经济的发展和改善人民生活的需求具有重要的作用。

作物育种学在高等院校农学类专业中是一门专业基础课程，随着现代遗传学中细胞遗传学、数量遗传学和分子遗传学等分支学科的发展，植物种质资源的扩大和育种方法的改进，特别是生物技术的应用，作物育种学有着日新月异的进展。为了适应学科的发展，进一步深化和拓宽作物育种的理论知识和实践技术，农业部教材指导委员会作物学科组决定围绕《作物育种学》教材，组织编写一套作物育种学教学参考丛书，并将该丛书列为指令性教材。

这套丛书共五本，它们是：《作物繁殖方式和育种方法》、《作物抗病虫育种》、《作物诱变育种》、《作物杂种优势利用》和《作物远缘杂交》。编写的原则是在《作物育种学》教材有关章节的基础上，对该育种专题系统地阐述基础理论、育种技术及一些实际问题，内容力求新颖充实。本丛书既是农业院校作物育种学的教学参考教材，也可作为从事这方面研究的科技工作者的专业参考书籍。

由于系列丛书编写缺乏经验，在编写内容上难免存在缺点和

错误，谨请读者提出意见和批评，以便今后改正和修订。

主 编 季道藩

副主编 周有琛

许复华

前　　言

1988年7月，在云南昆明召开的全国高等农业院校教材指导委员会作物学科组全体成员会议上，讨论决定重新编写《作物育种学》。同时，建议围绕统编教材就几个重点章节的主要问题，编写一套指令性教学参考书。其中，为配合常规育种的教学，计划编写一本《作物的杂交方式与选择方法》。我们感到，此一命题的内容不多，写出来后也很难对常规育种有多少参考价值。经商讨并征求一些有关专家的意见，把书名改为《作物繁殖方式和育种方法》。

作物育种，实际上是人工进化的作物改良。改良的结果是选育出新的作物品种。所以，从事作物改良，首先必须理解作物品种 (*cultivar*) 的概念及其类别。作物品种的类别，是根据其繁殖方式、交配系统和群体遗传组成等因素来区分的。不同类型的作物品种，宜采用不同的育种方法；不同的交配系统下宜于育成相应类型的品种。由此，就有必要探讨不同交配系统下的育种方案。常规育种最常用的方法是选择育种和杂交育种，所以本书重点讨论了“选择原理和选择育种方法”、“杂交育种的原理和方法”。至于“杂种优势的利用”，因另有专册，故本书中不再单辟一章。作物育种的目标不单是高产，而品种的适应性与产量的稳定性也很重要，因此本书中有两章讨论了“作物的品种适应性和产量稳定性育种”、“多系品种的利用与选配”。品种选育出来后，能否推广，须经农作物品种审定委员会审定。而如何合理评价一个品种，这是品种审定中的一个大问题，故本书最后一章讨论了“作物品种审定中合理评价品种的问题”。

本书初稿写成后，曾将其中一大部分内容作为作物遗传育种专业研究生的“高级作物育种学”教学材料，讲授过3年。在此基础上，又对初稿作了精减，成为现今的一本大学本科《作物育种学》的教学参考书。

本书计划规定10万字左右。我们采取了按教学大纲进行撰写的方式，所以有不少问题未能作过多的展开和论证。

本书承浙江农业大学季道藩教授和山东农业大学李晴荪教授审稿，谨致谢意。

南京农业大学 俞世容

北京农业大学 沈克全

1994年

目 录

丛书前言

前言

第一章 作物品种的概念与类别	1
一、作物品种的概念	1
二、作物品种的类别	4
第二章 作物的繁殖方式与群体遗传组成	7
一、作物的繁殖方式	7
二、群体及其遗传平衡	13
三、不同繁殖方式作物的群体遗传组成与育种方法	18
第三章 交配系统与育种方案	22
一、各种育种方法在作物育种中的地位	22
二、作物育种的合适场所	29
三、育种目标的制订	32
第四章 选择原理和选择育种	43
一、自然选择的作用	43
二、人工选择的作用	46
三、选择效果与可靠度	50
四、自花授粉作物的纯系育种	55
五、异花授粉作物的选择育种方法	59
第五章 杂交育种的原理和方法	67
一、自花授粉作物杂交育种的遗传原理	67
二、杂交亲本的选配	70
三、杂交方式	74
四、杂种后代的处理	80

第六章 作物的品种适应性和产量稳定性育种	90
一、适应性和稳定性的概念	90
二、作物品种适应性和产量稳定性参数的估计	93
三、品种适应性和稳定性参数估计法存在的问题及其应用	106
四、品种适应性和产量稳定性育种	110
第七章 多系品种的利用和选配	115
一、多系品种的概念	115
二、多系品种的组配	120
三、生态组合力的分析方法	124
四、选配二系混合种的一个实例	133
第八章 作物品种审定中的品种合理评价问题	141
一、品种区域试验的精确度问题	141
二、品种区域试验资料的联合分析	146
三、品种适应性和产量稳定性分析	152
四、生产能力、稳定性参数的分组估计	155
主要参考文献	160

第一章 作物品种的概念与类别

作物育种的中心任务就是选育适合生产需要的良种 (elite)。良种的完整概念是指优良品种的优质种子。由此，作物育种或作物改良的整个工作大体上包括 3 个部分：(1) 品种选育；(2) 品种审定；(3) 品种推广。品种选育包括利用各种方法培育出新的品种。现代的育种要为广大地区的农业生产服务。为了保证品种的质量，必须进行品种区域试验和品种审定。为了保证以优质良种供应大田生产，品种推广上就要重视品种区域化 (cultivar regionalization) 和良种生产。作物育种的整个过程中，都涉及到“品种”，因此，从事作物育种的工作者，首先必须明确品种的概念。

一、作物品种的概念

20世纪60年代以前，世界各国普遍对英文“variety”一词作为品种来理解。但variety一词既可作“变种”解释，也可理解为品种或不同的基因型。如果作“变种”解，则是分类学上种(species)以下根据形态或地理—生态类型而区分的一个分类单位。如果作“品种”解，则是指来自同一祖先，具有为人类需要的某种经济性状，基本遗传性状稳定一致，能满足人类生产物质资料及科学的研究目的的一种栽培植物、家养动物或实验生物的群体。很显然，这样的定义，概念上还是比较模糊的，至少对大田作物来讲，没有把品种应具备的条件讲全。为了把大田作物的品种从variety这个概念中区别开来，20世纪50年代后期，国际上逐渐出现了“cultivated variety”的名称，简称cultivar，意思是栽培植物的品种或栽培

的作物品种。译为中文，应是作物品种。

作物品种 (cultivar)。国际生物学联合会 (IUBS) 1961年制定的“栽培植物国际命名规章”中规定，栽培植物的品种，英语中改用“cultivar”一词。这个词是由 cultivated 和 variety 两个单词复合缩减而成。

规章中对cultivar的解释是：指农、林、园艺上能根据各种不同特性加以（与其他群体）区别，且能采用有性或无性繁殖保持其特性的一个栽培群体。值得注意的是，这里说的是栽培群体，不是一般的种质资源，而是农业生产上用作生产资料的品种。当时规定4种类型可以认为是作物品种：(1) 营养系(clone)。即由同一个个体采用无性繁殖方法繁殖出的遗传上是同质的群体。如无性繁殖作物上发生了芽变，由芽变而选育出的无性繁殖系，即可认为是另一个作物品种。(2) 品系(strain)。由有性繁殖而得，并可借助于选择以保持其标准特性稳定的一个栽培群体。(3) 混合群体(mixed population)。虽然在某些性状上存在遗传差异，但保持一个或一个以上的特征、特性，能与其他品种相区别的一个栽培群体。(4) 杂种一代(hybrid F₁) 个体所组成的总群体。其亲本可用有性或无性繁殖法保持其本身的繁衍，亲本之间杂交而产生F₁群体。

联合国粮农组织 (FAO) 和国际种子检验协会 (ISTA) 1969年颁布的“种子生产及分配”的文件中，对作物品种所下定义：指根据其特征、特性（形态、生理、细胞、化学及其他）能与其他相区别，并且其某些重要特征、特性不会因繁殖（有性或无性）而丧失的一个栽培植物群体。

这些定义公布后，各国的种子工作者对之提出了不同的看法，大都认为概念仍然不清。日本的一些种子工作者认为，以上定义只强调了一致性、连续性，而没有强调优良性。所以，日本农林省育成农作物新品种命名登记规程第八条规定，必须符合以下几个条件者才能审定认可为新品种：(1) 必须适应栽培环

境，生长健壮、高产、优质，符合生产上的要求；（2）性状基本一致，不影响生产；（3）能保持主要特性的连续性；（4）能留种和繁殖。

以上一些定义都不全面，事实上还应包括以下一些内容，即只有栽培植物才能培育出作物品种，野生植物在自然界中不会成为作物品种，只会因生态环境不同而形成变种。野生植物必须经人工进化，引种驯化，才能培育出作物品种。既然是栽培作物，它一定是在一定地区条件下在自然选择的基础上经人工选择培育而成，是人类劳动的产物。品种不是分类的单位，而是为农业生产提供的播种材料，所以它的经济学意义是一种农业生产资料。既然是农业生产资料，必须保证不断地供应，所以要强调能采用有性或无性方法进行大量繁殖。繁殖的材料不能丧失其重要的性状。要具有一定的能满足生产需要的特点，适应于一定自然条件和耕作栽培制度，同时群体中个体间在经济性状上要相对一致。从群体遗传的角度来看，一定是要处于遗传平衡状态。

因此，作物品种的完整概念：是人类在一定生态条件和经济条件下根据一定的目标，在自然选择的基础上经过人工选择培育而成的、具有相对一致的性状，能适应一定地区的栽培条件和生产水平，能繁殖生产，获得符合生产要求的产品，并处于遗传平衡状态的一个用作农业生产资料的作物群体。这个定义与以前的一些概念相比，有2点重要的补充：（1）在自然选择的基础上经人工选择培育而成；（2）处于遗传平衡状态的一个作物群体。

一个新品种选育出来后，能否得到品种审定部门的批准，这与各个国家对DSU的要求而不同。D即distinction，指与其他品种的区别性。S即stability，指品种的稳定性，这个稳定性既指产量稳定性，更指是否达到定型而群体不再分离。U即uniformity，指群体中个体间表现型的相对一致性。美国的某些科研单位提出，对品种的一致性上不要求太高，一般在 F_1 — F_2 系统，

只要主要性状大体一致，就可不再选择而进入品种比较试验，只要产量较高，就可承认它是一个作物品种。但大多数的国家对品种内的一致性要求很高。区别性问题，不同国家对不同作物都有不同的要求。有的国家，在品种登记时，要求申请者指明与其他品种相区别的某些直观性状。有的规定，只要有一个可与其他品种相识别的标志就可以了。

二、作物品种的类别

过去，习惯上常根据其育成方法或栽种历史而分成几类：（1）地方品种（local variety），也叫农家品种（farmer variety）。指未经系统的育种过程而长期适应于一定地区生产的当地优良作物品种。相对于改良品种或育成品种，常俗称为土种、本地种或传统品种（indigenous variety）。（2）改良品种（improved variety），有时也称育成品种（breed variety）。根据育种目标，从现有种质资源或人工创造的种质群体内，选择优良变异个体，通过系统的选育过程而育成的作物品种。（3）现代高产品种（high-yielding variety）（HYV）。自从布劳格（Borlaug, N. E.）育成了一批墨西哥小麦和IRRI的IR系统水稻后，因其产量比过去的品种有显著的提高，于是就出现了这一名称。其他还有外地品种、引入品种、过时品种等名称。这样的分法，未能反映作物品种的实质性内容，不能揭示其遗传特点。

现代的作物育种，是以群体遗传学原理为理论基础。对照前述的作物品种概念，按其群体的遗传组成不同，可以分成如下几类：

1. 纯系品种（pure-line cultivar） 自花授粉作物多代自交的后代中，通过个体选择而育成的品种。它的群体遗传组成特点是群体同质、个体纯合、自交不衰退。由于群体同质、个体纯合，所以，这种群体处于遗传平衡状态。要选育这种类型的品

种，只能是自花授粉作物。

2. 开放授粉群体 (open pollination population) 异花授粉作物通过混合选择而育成的品种。不论通过直接的混合选择或家系选择法、穗行选择法，甚至轮回选择，最后，选出的个体都要混合起来，而后代的个体间则相互自由授粉。这种群体的遗传特点是：群体异质、个体杂合、近交衰退。在充分异花授粉下，自能保持其遗传平衡状态。良种生产上，除了注意防杂保纯外，选留的个体不能太少，同时群体内要充分保证异花授粉（采用人工辅助授粉）。例如，玉米由几个优良亲本混合，彼此互交，混合选择几代后，即可成为综合品种。过去，把它列入杂种优势利用，实质上还是一种开放授粉群体，至多也只是杂交种与开放授粉群体的一种过渡类型。

3. 杂交种 (hybrid) 由两个亲本杂交而产生的有杂种优势的作物品种群体。亲本可以是品种、品系、自交系、单交种。为了保证其具有最大的杂种优势，首先要求亲本处于高度同质纯合状态，而杂交种则要达到高度同质杂合。所以杂交种的遗传特点是群体同质、个体杂合、近交分离。杂交种的群体遗传平衡是由人工控制的，有赖于保持亲本群体的同质纯合状态，以保证 F_1 群体的遗传平衡。

4. 无性系或营养系 (clone) 通过有丝分裂，从一个共同的细胞或营养器官繁殖而得的一个基因型完全相同的细胞群或作物品种。一般无性繁殖作物不论是通过芽变选择或杂交产生的种子实生苗中选出的优良个体，其母体大多是杂合的，而通过无性繁殖所得到的群体是同质的。所以无性系品种的群体遗传组成是个体杂合、群体同质。因为它们并不通过有性过程而繁殖后代，所以这类品种群体总是处于遗传平衡状态。

5. 多系品种 (multiline cultivar) 由几个纯系品种或品系、近等基因系的种子，按一定比例混合成播种材料的一种品种类型。包括由 2 个纯系混合成的二系混合种 (blend) 和多个

纯系混合成的多系混种 (varietal mixtures)。混种群体中的各成员品系，每年都要分别繁殖原种。配制播种材料时，再按一定比例，将各成员的原种种子混合。其产量虽然不高，但在不良自然条件下，能保持相对稳定的产量。培育多系品种主要是作为抗病育种的一个手段，即由多个分别抵抗不同病菌生理小种的近等基因系混合而成多系品种，主要目的是控制某些病害的流行。由于是几个纯系混合而成，不经彼此相互授粉，而是每年繁殖原种，取各成员品种的种子，按一定比例混合，因此，多系品种的群体遗传组成是：个体纯合、群体异质。其群体遗传平衡也是靠人工来控制。要保持其遗传平衡状态，首先应该保证其各成员品种原种繁殖时的遗传平衡。

第二章 作物的繁殖方式与群体遗传组成

品种是一个作物的群体。组成群体的成员数一定要达到很大程度时，才能称为品种。群体是一个数量很多的个体所汇合成的集团。群体中的个体都有各自的遗传组成，具有一定的基因和基因型。许多个体汇合在一个群体中，那么这个群体中也就有了不同的遗传组成，也即有了不同的基因频率和不同的基因型频率。一个稳定的群体，也就是一个达到遗传平衡的群体。一个达到遗传平衡的群体，其群体中的基因频率和基因型频率就处于相对恒定的状态。群体中的遗传平衡规律，因不同交配系统而不同。不同繁殖方式的作物，其交配系统有所不同。现代的作物育种，其理论基础是群体遗传学。所以在作物育种工作中，首先要了解作物的繁殖方式、交配系统以及群体的遗传平衡规律。

一、作物的繁殖方式

因为繁殖方式不同，所以就有了不同的作物群体。为了研究不同作物群体的遗传特点，有必要详细了解作物的各种繁殖方式。

一般来说，生殖或者繁殖，是指生物个体产生与其自身相同种类的新个体的过程。繁殖方式主要分无性生殖（或无性繁殖）和有性生殖（或有性繁殖）两大类。有性繁殖又可分为：（1）自花授粉（自交）；（2）常自花授粉或常异花授粉（常自交或常异交）；（3）异花授粉（异交）。

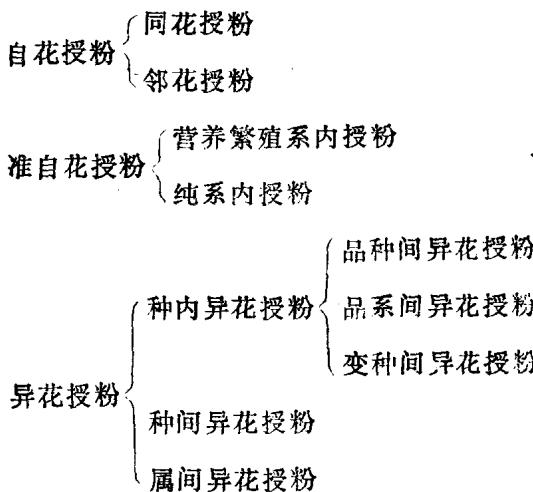
无性生殖。如低等植物中所见的以单细胞进行的分裂繁殖，高等植物中利用某些组织或器官所进行的繁殖。近几十年发展起

来的组织培养和细胞培养，也就是无性繁殖的一种方式。

有性生殖。指通过雌雄配子结合而进行的生殖。高等植物的有性生殖，方式多样，往往因为花器分化的方式和交配系统的不同而分成好多类。

Fryxell (1967) 认为可分成 5 类：（1）雌雄异株植物，（2）有可能行无融合生殖的植物，（3）自交不亲和性植物，（4）雌雄异熟植物，（5）闭花受精植物。由于以上生殖方式的差异，规定了所谓的自花授粉（自交）或异花授粉（异交）的交配系统。

安田贞雄 (1951) 从植物生理学的角度调查了受精时雌雄配子的来源，对受精前的授粉方式作了如下分类：



从作物育种的角度来看，一般把同一植株上同花受精和邻花受精的生殖细胞的结合都归为自花授粉，而除此之外的一切种内杂交都看作异交。所以，习惯上把基本上自花授粉而有 5% 以上天然异交率的作物，如棉花、高粱、蚕豆等，称为常异花授粉作物或常异交作物。但 Fryxell (1971) 认为，称之为常自花授粉