

農業科學通訊叢刊

米丘林路線的 作物有性雜交選種法

第 2 號

蕭 輔
季 道 藩 編 著

華北農業科學研究所編譯委員會主編 中華書局出版

一九五一年七月初版

農業科學通訊叢刊

米邱林路綫的
作物有性雜交選擇法

(全一冊)

◎定價人民幣二千九百元

主編者

華北農業科學研究所
編譯委員會

編著者

蕭道藩

出版者

上海河南中路二二一號
中華書局股份有限公司

印刷者

上海澳門路四七七號
中華書局上海印刷廠

發行者

三聯中華商務印書館
中國圖書發行公司

各地分店

三聯書店
中華書局
商務印書館
開明書店
聯營書店

* 印翻得不 · 權作著有 *

總目編號(15359) 印數1—5,000

米丘林路線的作物 有性雜交選種法

目 錄

一	米丘林路線對於有性雜交的 <u>基本觀點</u>	3
二	雜交親本的選擇.....	6
三	選擇受精說.....	9
四	花粉教養法.....	11
五	限量授粉法.....	13
六	自由傳粉法.....	15
七	純系更新法.....	21
八	品種間雜交法.....	26
九	添加授粉法.....	36
十	結語.....	45
	參考文獻.....	46

米丘林路綫的作物 有性雜交選種法

晚近數年，蘇聯農業科學工作者，在李森科積極領導下，對於米丘林路綫的有性雜交法則，在作物選種上有着很深入的研究和飛躍的進步，使蘇聯農業生產得到顯著的改進和提高。作者們搜羅蘇聯近十數年來，依據米丘林學說所指引的路綫，在作物選種上所創用的各種有性雜交原理和法則，作一個較有系統的綜合編述。對於作物有性雜交後代的選育，過去在蘇聯種子改良上曾有許多成就，尤其在栽培種和野生植物的有性雜交中得到了空前的輝煌成績。不過，在這些場合上，他們所用的方法和歐美其他各國所引用的大致相似；而本文編寫的目的，主在介紹蘇聯進步的方法，因此未把過去那些試驗例證包括在內。此外，關於米丘林路綫的遠緣有性雜交法 (Distant hybridization) 及其成就也未列入；讀者如有興趣，可參閱奇金 (Tsitsin 1948) 所著的新穀物一文，該文譯刊在蘇聯農業科學資料第四期裏。

一 米丘林路綫對於有性雜交的基本觀點

直接通過植物體兩性細胞，採用自然或人工交配的方式，來

改進作物品種，或更進一步的創造新的優良品系，這在作物選種上是一向被採用，而且視爲是極有成效的有性雜交法（Sexual hybridization）。不過，檢討以往我們所應用的有性雜交選種，不論就其理論觀點，或者選種進程序，無可諱言的都是全盤寄寓在唯心學派的孟德爾莫爾干的形式遺傳學上。過分誇大兩性細胞內染色體機械併合的作用，而根本上忽視了外界生活條件，對於植物個體的生長和其性狀發展的重要性。

以李森科爲首的米丘林路綫，他們所指引的有性雜交法，其基本觀點上和形式遺傳學所論道的是截然兩件事。首先對於生物遺傳現象，有着非常不同的解釋。他們推翻形式遺傳學把體質和種質二者孤立和種質不變的說法，而視生物個體爲一個不容分割的有機物體；認爲凡生物體內細胞中各種具有生命的質點，都賦有遺傳的特性，遺傳物質可因環境改變而發生變異。生物個體中所產生的性細胞，不過是有機體把外界生活條件通過體內同化作用，所發展的特點累積起來，而作爲下一代新個體發展的始點而已。所以祇要當代外界生活條件發生改變，就能夠影響到生物體內同化作用的轉變；那麼，因這作用所產生的內在影響，就可能改變次代的表現。正如李森科確切的比喻：生物性細胞有若鐘錶上捲曲的彈簧，一方面依照先一代累積的特點舒展開來；另一方面又把當代接受外界生活條件的影響，而爲下一代創造特點再次第累積捲曲。於此，可見外界生活條件對於個體發展和對於下一代發展影響的重要性。

事實上，生物體的遺傳性並不是因環境生活條件的改變，而就跟着朝夕變遷，世代轉換；它却依然各具有遺傳保守性(Conservatism of heredity)。推究其中理由，李森科歸納為三點：(1)生物各器官、性狀及生命在不同發展過程中，對於外界環境條件都有主動的選擇能力。(2)在發展過程中，對於不適應的條件可以拒絕，縱被迫接受，因之而改變了身體部分的特殊物質，但在一連串的形成生殖細胞過程中，可能局部的或全部的不能參與。(3)個體對於外界生活物料的供應，在不正常的情况下，其內部機構對於外界食料的供應或多或少，可有合理調整的功能；保障其極重要的過程，獲取食料比較正常。基於這三個理由，所以生物能够確保其遺傳保守性。惟一旦生物對外界環境條件的選擇能力降低，遺傳保守性瓦解崩潰的時候；它便將變成不穩定的游動遺傳性(Destabilized heredity)，成為一種游離可塑的狀態。

關於雜交受精(Fertilization)的作用，新舊遺傳學也有着極端不同的看法。李森科肯定了達爾文(Darwin 1876)「自然厭棄自交」的說法；並且提出生物為了更好的適應環境，有喜於自由擇配(Marriage for love)的現象。否定了純系(Pure line)。生物受精作用，則認為是一種新陳代謝過程，父母雙方性細胞以內的物質，因受精結合，進行了一連串複雜的融合和同化，因而所產生的接合子(Zygote)具有雙重遺傳性(Double inheritance)。同時，接合子因父母雙方來源差異的遠近，其雙重遺傳性將會發生一種不同程度的內在矛盾和有機轉化，加強了新生命的活力；和

提高對於環境的適應能力，所以雜種體常富有健旺的雜種優勢 (Heterosis)，以及游動可塑的遺傳特性。

怎樣才能擊破植物體的遺傳保守性，使之游動，轉變於人類需要的方向？這是作物選種工作者必須掌握的鎖鑰。李森科對此也曾指出三個有效的方法：(1)嫁接教養 (Mentor)，促使不同品種的組織，經過嫁接共生一處，來產生同化教養作用。(2)控制環境條件，在個體發展過程中，對其環境條件加以適當的控制和處理。(3)採用有性雜交法，直接通過不同形質的兩性細胞的受精結合。以上三種方法，都是作物選種改進上非常成功易行的途徑。但如果就速效致用的眼光來分析，其中當以採用有性雜交法的收效最為宏巨。這從米丘林一生對於菜樹品種改進艱苦鬥爭的史蹟和成果上，我們可以很確切的體驗到。米丘林曾把他個人鬥爭的經驗劃分成三個連續的階段：(1)適應風土階段，(2)大量選種階段，(3)雜交選種階段；而最後他所創育三百多種優良豐產的品種，其中絕大多數就是基於有性雜交法所產生的。

二 雜交親本的選擇

在雜交工作進行以前，第一步便是如何適當選用雜交母本和父本的問題。關於這一問題，米丘林曾有很珍貴的提示。由於母本將要負荷受精以後新雜種胚芽 (Embryo) 營養物料的供應，因此對於新雜種體的發育和成長有着極重大的影響；特別在父母本相對的某些特性具有很大的差異時，這種事實更為顯然，所

以李森科非常強調母本慎重選擇的重要性，打破以往認為父本母本性狀全為因基 (Gene) 控制，而作等量齊觀的看法。這就是說明一種雜交組合，它的正交 (Direct cross) 和反交 (Reciprocal cross) 對於新雜種體特性的產生，將有着不同的表現。伊薩夫 (Isaev 1946) 曾用李樹抗寒性差異不大的兩個品種進行正反交，其雜種的抗寒性並無差別。但同時用兩種抗寒性差異甚大的親本進行正反交，則其雜種抗寒性就表現得非常懸殊。例如伊薩夫曾以抗寒性弱的 Vengerka Azanskaja 品種作母本，以抗寒性強的 Storospelka Rozovaja 品種作父本，進行雜交，結果 F_1 能抵抗寒冷而生存的僅有 1/71 個體；相反的以前者為父本，後者為母本，則 F_1 表現抗寒性者有 78/213 個體；二者生存比數的差異，至為顯然。這個試驗說明在受精作用中，父本給予胚芽的物質極少，幼嫩胚芽發育的過程中，其所需要的物料是完全仰給於母本供應的。因此伊薩夫結論中指出母本是雜種胚芽發育階段最有力的教養者。同時普希加雷夫 (Puškarev) 曾以馬鈴薯 *S. demissum* (野生型、抗晚疫病) $\times$ *S. tuberosum* (栽培型、感染晚疫病)，檢查其雜種體對於晚疫病的抵抗力，結果發現正交所得後代抗病性，較反交者增高 10%。這些例證都充分說明親本正反交對於雜種性狀表現的重要性。所以根據米丘林路線，在進行有性雜交之先，應密切注意雙親的性狀表現，把優性多而企圖特別加強的性狀賦有者選做母本，這樣將可更有把握的得到成果。

在品系來源方面，對於雜交親本的選擇也同樣的具有重大

的關係。凡自他處引來新種，因為它缺乏適應當地風土的能力，對於新環境遂富有較廣大的遺傳游動性。相反的，本地的原生種，或者本地的野生種，對於本地環境有顯著的適應性，而其遺傳性也就特別富有保守性。所以假如應用這種適應性很脆弱的外來品種做為親本，來進行雜交選種，必將更可能產生適應需要的品種。例如選育抗寒而優良的品種，固然可用本地抗寒種與優良種進行雜交，但如能引用他地抗寒品種與優良種雜交，這將可能獲得更為抗寒的後代。蘇聯西伯利亞的春小麥和春大麥在經過春化處理以後，所育成的冬小麥和冬大麥，就比較當地原有冬麥更有抵抗凜冽冰雪的特性，足見引用外來品種做為選育某些優良特性，實有極大可能。又如米丘林本人在寒冷區培育抗寒果樹品種時常選用外地兩個北方型品種來雜交，而不用本地品種與優良品種雜交，即因為本地種帶有劣性的保守性，使後代選育上會發生困難。

此外，在選取雜交花蕾時，親本植株的年齡和其生長部位也都有深切的關聯；特別在多年生的果樹雜交選種上更為重要。關於這方面，米丘林曾寫出他數十年辛勤獲得的可貴經驗，深值我們學習鑽研。譬如在果樹雜交親本上，樹齡幼稚、或衰老、或壯齡樹而局部受到乾旱或寒冷的枝條，它們遺傳性的傳遞力就比較弱些。花朵生長部位也影響遺傳性的傳遞力，在離主幹較近，直立的分枝上的花朵較為有力；在斜出的分枝上而着生於樹冠邊緣的花朵，其傳遞力就較弱，所以在選擇親本時，應選用前一種

花朵做母本的花蕾，因為這樣可使母本的優性更為加強，而能無保留地在後代裏表顯出來。

三 選擇受精說

常用不同品種、或不同種屬 (Species or genus) 的花粉，授於植物母體同一柱頭上的時候，各種花粉能進入胚珠 (Ovule) 而達到受精的機會並不一致。這種結果，就稱為選擇受精 (Selective fertilization)。選擇受精的現象，最初為英國科魯脫 (Kölreuter) 所發見。達爾文也曾發見這一事實，並指出：「自然厭棄自交，各種植物喜好選擇異種花粉受精，以增加生長優勢，除非在種間不孕時不可能進行選擇」。美國瓊司 (Jones 1928) 曾試驗玉米不同品系選擇受精的現象；並著有「選擇受精」一書。寇南與海雷森 (Kearney and Harrison 1924) 在用埃及棉 (*G. barbadence*) 和陸地棉 (*G. hissutum*) 混合授粉試驗觀察中，也獲得同一事實。瓊司總結他對於植物選擇受精的解釋：是由於花粉管生長速度不同，因此達到胚珠的時間有遲早，受精機會有多寡。李森科對於選擇受精的看法和瓊司的主張完全相反。基本上他是依據達爾文自然厭棄自交的觀點，而解釋為自由擇配。由於胚珠對於外來花粉有自由選擇配偶的能力，所以可把附着在柱頭上的花粉視為胚珠的外界生活物質；而胚珠本身對於它自身營養物質的吸取，亦如生物整體對於外界環境條件有它適當選擇的功能。一般生物為了增強環境的適應性，所以喜愛接收外來花

粉，而厭惡自交。

傑科蕪克(Jakovuk 1941)曾以菸草為材料，分別用三個品種做去雄母本，而各授以四個不同品系的混合花粉(其中包括與柱頭同一品種的花粉)，得有結果如下表：

去雄親本品種名稱(♀)	(混合花粉品種名稱♂)	產生雜種(F_1)所表現的形質
Tykkulak 92	Dubec, Trebizond 1269, Samsum 5, Tykkulak 92	完全為雜種體
Samsum 5	American 572, Trebizond 1269, Tiskü, Samsum 5	大多數表現 American 572 類型
American 572	American 572, Trebizond 1269, Tiskü, Samsum 5	大多數表現 Tiskü 類型

此一試驗結果，證明植物品種對於外來花粉具有強烈選擇的能力；而且各品種間選擇花粉的性能是彼此獨立互不雷同的。傑氏還曾用混合受粉的花粉粒進行人工發芽，結果否定了瓊司所謂選擇受精是與花粉管生長速率有關聯的說法。

克拉介伏耶(Krajevoj 1942)在大麥方面，也曾以混合授粉的方法，試驗品種間選擇受精的現象。她用 Pallidum 和 Medicum Körn 二品種分別做母本，而各授以 Pallidum, Dumdar-beyi Zhuk, Erectum Schübl 和 Medicum Körn 四品種的混合花粉，雜種 F_1 檢查結果如下表：

去雄親本品種名稱(♀)	混合授粉的品種名稱(♂)	雜種體所表現授粉品種特性的百分率(%)
H. Sativum var. Pallidum	Pallidum	68.96
	Dumdar-beyi Zhuk	4.60
	Erectum Schübl	14.94
	Medicum Körn	11.50

H. Sativum var. medicum Körn	Pallidum	1.23
	Dumdar-beyi Zhuk	1.85
	Erectum-Schübl	3.09
	Medicum Körn	93.83

就上表結果看來，以上二大麥品種，都有喜嗜自交的趨勢，其中 Medicum Körn 品種更表現得顯著。

從以上兩個試驗，可知各種作物，甚至作物品種間，對於選擇花粉受精的性能，彼此各不雷同。充分指出李森科所創自由擇配臆說的真實性。基於選擇受精的論說，蘇聯農業科學工作者推創出許多優良的有性雜交選種法則，值得我們學習和研討。茲於以下各節分別加以論述。

四 花粉教養法

米丘林最初所用克服種間雜交不孕性的方法，除了無性嫁接教養法，另外在母體柱頭上授以混合多種花粉，也是他一種重要而有效的法則之一。這種藉助自身花粉或他種花粉的生理刺激作用，來達到雜交選種目的的方法，叫做花粉教養 (Pollen mentor)，與無性嫁接教養法相對而稱之為有性教養法 (Sex mentor)。花粉教養法在米丘林菓樹品種雜交選種上曾獲有極輝煌的成就。當前在植物選種上依然居於非常重要的地位。就其作用而論，大概有兩種：一是直接刺激雜種體產生花粉直感作用 (Xenia)，或更進而影響到它母體組織的發育；其次是可以幫助

或激動有效的達到受精作用，而產生雜交選種上預期的成果。在作物方面，這裏有黑麥和大麥兩個試驗資料，足以說明這兩種作用的存在。

衆所熟知，黑麥有自交不實的特性。爲着克服其自交不稔性，巴巴健揚 (Babajanyan 1947) 曾引用小麥花粉攪混到黑麥本株花粉中去，進行混合授粉；並另以黑麥普通自交爲對照。這二種處理雜交結實百分率如下：

結實百分率 % 處理花粉	株 號	I	II	III	IV	V	VI	VII
黑 麥 + 小 麥		20	22	24	33	39	48	54
黑 麥(對 照)		1	0	0	0	0	0	0

由上表可知黑麥花粉攪以小麥花粉，將可以大爲提高黑麥自交結實性；同時巴巴健揚還觀察到黑麥原有自交減低生長勢的趨勢，在經過混合授粉以後將隨之大爲降低；在某些後代裏，甚至完全不存在。巴巴健揚又採用小麥 *Erinaceum* 品種的花粉加授於自花授粉的黑麥 (*Lisicyn* 品種) 花朵上，結果 F_1 生長勢甚強，並且豐產早熟。另以小麥 *Delphi* 品種爲母本，授以小麥 *Erinaceum* 品種的花粉和黑麥花粉，結果 F_1 植株間不一致，與單純的兩個小麥品種雜交 F_1 的整齊度不同，表現有黑麥花粉的影響作用。更進而用小麥 *Ferrugineum* 品種內雜交加授以大麥花粉，其所產生的 F_1 中帶有某些大麥的性狀。這些例證都說明他

種花粉對於植物體本身花粉受精的輔導作用和刺激性，同時也表現他種花粉對於雜種體可能的直接影響。

在冬小麥和春小麥雜交工作上，由於二者春化階段性質的不同，進行雜交甚為困難。阿佛克健(Avakjan 1942)用 *Hastianum* 0237(♀冬麥) × *Erythospermum* 1160(♂春麥)，結果 F_1 發育不正常，幼苗期都死亡；但如在其授粉的父本花粉中添加 *Hastianum* 本身花粉若干，則 F_1 中有表現春型，而且發育正常者。這說明 *Hastianum* 花粉的存在教養了 *Erythospermum* 花粉的受精作用而使 F_1 正常。

以上試驗資料，都說明混合授粉在作物雜交選種上所發生的教養作用。所以，爲了克服作物天然自交或雜交的困難，或者爲了達到某種特性的改變，在雜交選種技術上花粉教養法是極有實際應用價值的。

五 限量授粉法

從前節所說的選擇受精，我們知道在通常情況下，植物胚珠可以就其喜愛而有選擇花粉受孕的能力。但假定在進行雜交去雄以後，我們根據每一花蕾胚珠可能的數量，而適當的加以人爲控制，授以定量粒數的花粉，即所謂限量授粉(Limited pollination)。基本上使它失去擇偶交配的可能性；那麼，這將在雜種後代產生怎樣的結果，可自以下棉花限量授粉試驗結果而瞭解。

特阿佛勒司健(Ter-Avanesjan 1946)曾用棉花爲試驗材

料，分別去雄授以二〇粒定量的花粉，其成功的棉鈴產生有八至一五粒種子。F₁ 種植收穫後，進行單株產量和纖維長度的測定，並以其未經限量授粉的對照植株加以比較。記錄結果如下表：

品 種 名 稱	處 理 方 法	來自同一棉鈴單株 產量的極限值(克)	來自同一棉鈴單株纖 維長度極限值(耗)
陸地棉 C—15	限量授粉二〇粒	85—510	26.4—35.0
	未限量授粉	180—220	31.0—31.4
埃及棉 35—1	限量授粉二〇粒	110.2—306.6	—
	未限量授粉	156.7—180.0	—

由上表數字記載，顯然可見經過限量授粉以後，F₁ 單株產量和纖維長度的變異範圍，都有益趨遼闊的表現，即所謂超越遺傳(Transgressive inheritance)的現象。在陸地棉 C—15 經過限量授粉二〇粒，所得單株產量變異極限值幾大於對照一倍有奇，纖維長度的變異也顯較對照為大。埃及棉 35—1 經過限量授粉的單株變異極限值也較對照為大，而且在超越高限值的方向顯示得更大。特阿佛勒司健並試驗證明這種超越分離在 F₂、F₃ 繼續能夠表現。此外他又用洋絲瓜 (*Hibiscus esculatus*) 為材料，分別授以六五粒花粉，進行限量授粉，每蒴果結種子二〇至三〇粒，其後代單株產量的變異範圍也和棉花得到頗相類似的結果。

關於這一工作，目前僅搜羅以上一個報告；但在作物雜交選種應用上實予我們無上的啓示。因為假定通過限量授粉以後，雜交後代分離所得的豐產優良的單株，可以相當保持它的豐產性，這將在作物選種應用上賦予一個極為有力的憑藉。對於限量授

粉作用，特阿佛勒司健未作若何解釋。就作者們的意見，認為限量授粉法在基本原則上還是基於選擇受精說。我們知道普通雜交授粉的花粉數量很多，因此允許柱頭有充分選擇的可能；但在限量授粉的情況下，這種擇偶的條件，乃變成爲不可能。同時，限量授粉所引用的定量花粉，其中必然包括有適於胚珠所需要的和不適於需要的兩種類型，母株爲了達到生存結實延續後裔的要求，胚珠便不得不被迫採納不需要的花粉進行受精作用。因此 F_1 產生豐產低產差異甚大的單株分離。特阿佛勒司健所用限量花粉僅爲本株花粉自交，倘能採用品種間花粉或異種間花粉進行限量授粉，推測其後代單株產量的超越變異將可能更爲加大。作者們刻正致力於此項試驗研究中，俟有成果再爲另文報告。又此種限量授粉法，在田間工作時需要應用擴大鏡，計數花粉個數，然後塗抹於雜交母本去雄柱頭上，因此如非花粉粒大而易於目察計數者，頗難採用。在一般栽培作物中，當以錦葵科(Hibiscus)的棉麻等應用上較稱便捷。

六 自由傳粉法

所謂自由傳粉法(Method of free pollination)，也同樣導源於自由擇配說。由於各種植物具有擇偶受精的性能，所以假定能夠人爲的多供給柱頭各種來自不同植株的花粉，或來自不同品種的花粉，而恰與限量授粉相反，讓植物胚珠有充分擇配的機會；那麼它將必然會孕育出優良適度豐碩美滿的種實，這是很顯