

# 遗传与育种论文选

山东科学技术出版社

# 遗传与育种论文选

山东省科学技术情报研究所编

山东科学技术出版社

一九七九年·济南

## 遗传与育种论文选

山东省科学技术情报研究所编

\*

山东科学技术出版社出版

山东省新华书店发行

山东新华印刷厂潍坊厂印刷

\*

850×1168毫米32开本 6印张 134千字

1979年1月第1版 1979年1月第1次印刷

印数：1—6,500

书号 16195·17 定价 0.62元

# 前 言

山东省科学技术委员会、山东省农业科学院，于一九七七年十一月，在济南召开了山东省遗传育种学术交流会议。会议遵照伟大领袖和导师毛主席为我们制定的“百花齐放，百家争鸣”的方针，以农作物为重点，围绕遗传学基础理论、育种技术，以及国内外有关遗传育种研究的水平、动向和发展趋势，进行了学术交流。参加会议的除省内有关科研部门、大专院校的同志外，还特别邀请了中国科学院遗传研究所所长、研究员胡含同志、中国农林科学院教授李竞雄同志、中国农林科学院原子能研究所教授徐冠仁同志等，到会作了学术报告。

根据同志们的要求，我们将部分学术报告和论文，征得报告人的同意，选编成册，以交流经验，互相学习，共同提高。在出版前，我们仅对文字做了删节。

在选编过程中，承蒙山东省农业科学院作物研究所、原子能研究所和山东农学院的同志大力支持，在此一并致谢。

一九七八年五月

# 目 录

|                                  |                 |                          |
|----------------------------------|-----------------|--------------------------|
| 玉米群体改良·····                      | 中国农业科学院         | 李竞雄 ( 1 )                |
| 花药培养·····                        | 中国科学院遗传研究所      | 胡 含 ( 23 )               |
| 原子核科学技术在作物育种中的应用<br>·····        | 中国农业科学院原子能利用研究所 | 徐冠仁 ( 35 )               |
| 杂交亲本配合力的遗传原理和用轮回选择<br>提高的方法····· | 山东农学院           | 李家文 ( 49 )               |
| 杂种小麦育种与研究·····                   | 山东农学院           | 丁巨波 孙兰珍 (111)            |
| 小麦品种主要特性的遗传与选育<br>·····          | 山东省农业科学院作物研究所   | 陆懋曾 (136)                |
| 玉米育种·····                        | 山东农学院           | 董金铎 (152)                |
| 烟草花粉植株后代遗传性和生活力的初步研究<br>·····    | 山东省烟草研究所        | 艾树理 徐惠君 (173)<br>路启章 陈振吉 |
| 果树的实生变异及其利用·····                 | 山东省果树研究所        | (184)                    |

# 玉米群体改良

中国农业科学院 李竞雄

1977年8月，中国农林科学院同墨西哥国际玉米、小麦改良中心（以下简称国际中心）进行了对等互访。我在访问过程中，了解到他们的玉米育种方法与我国现在的选育杂交种很不相同。他们是以品种群体改良为主要内容，规模比较大，对我们很有启发。

## 一、玉米品种群体改良的意义和作用

我国从六十年代初期采用玉米杂交种以来，已经超过了玉米种植面积的一半以上。这样快的发展速度，连国外的朋友也感到很惊奇，他们对我国玉米杂交种有很高的评价。但是从这几年来的玉米育种工作来看，正如有的同志提到的，好象正处在一个爬坡阶段，就是说怎么能在现有的基础上再提高一步，选出各种水平更高的自交系来配杂交种。要越过爬坡阶段，是有一定的困难，为什么呢？我想我们现在掌握的一些品种资源，还没有很好的加以改良利用，这并不是说我们的资源少，而是这些资源里潜在的优良种质材料没有采用更有效的办法把它们鉴定选拔出来。再是现在生产上所用的过得硬的自交系比较少，比如黄粒系中，都用自330、525，以及与C103有血统关系的自

交系，为数极少（中国农林科学院用来配制中单2号的一个亲本M017就有C103的血统）。白粒自交系也只有获白、塘四平头等少数亲本用得较为普遍，最近又选出了一些可取的自交系如许052等。但是总的来说，过硬的、真正好系还是不多。此外，玉米病害的发展已成为生产中和育种上必须考虑解决的问题，象大斑病和小斑病，现在也还没有完全解决，这给抗病育种提出了艰巨的任务。例如1977年山西全省雨水较多，山区旱地玉米长得很好，但随着雨水的增多，大斑病大量发生，一些感病玉米杂交种就不能得到高产。这几年各种各样的病毒病，如花叶病毒病，矮缩病毒病等在某些地区发展较快，为害较重。象自330和M017等抗斑自交系也感染了病毒病的为害。因此，经过不同病害的考验和淘汰，现在可以利用的材料越来越少了，尽管各地采用了从杂交种中选自交系的所谓二环系方法，但迄今也还没有搞出较多可取的好系来。那末，今后应该怎样选系？选能抗各种病害的自交系，包括现在大家都想要的矮生系等等。那就要考虑现在的育种方法是否有效？原始材料的遗传基础是不是更广泛？以及原始材料中有没有适于育种目标的优良基因，它们的频率是不是高？如果这些原始材料都不合乎育种的需要，就要靠自己来综合，创造出一个能从中选出优良自交系的群体来。先创造这样一个基础材料，然后开始去选系。否则就会事倍功半，甚至有全功尽弃的可能。

举例来说，山西省某地区科研单位曾从玉米金皇后品种中选了几千个自交系，在自交第一代时还进行测交，选了好多年，结果真正能用上的没有几个系。这说明我们现在的要求是提高了。金皇后本来是一个丰产性较好的品种，但不抗斑病，容易倒伏，从这个品种群体中去选系，选出来的很难表现抗病、抗倒伏，

最后都是无效的，不能用。北京一个单位也从小八趟品种中，选了好几百个系，但没有选到一个可用的系。这些问题反映出原始材料何等重要！在选择以前就应当考虑它们是否具备所需要的优良的遗传性状。

1972年，美国玉米的平均产量每亩811斤，近一两年每亩750—760斤，他们用的数量较多的自交系（包括公开的，不是种子公司育成的）不超过十几个系，也就是说美国生产上所用的杂交种来源血统是较窄的。如果其中若干自交系经受不住新的病害的流行侵袭，那末生产上就有很大的危险性，即生产用的玉米种子就有了遗传上的所谓脆弱性。从五十年代以后，美国已经大量地进行了玉米品种群体改良工作，按照一定的育种目标把具有优良特性的不同材料，如原始品种、杂交种或是后代，甚至自交系人为地综合起来，搞成所谓综合品种，进行多次的轮回选择作为改良的手段。由于这种综合品种是遗传基础比较广泛的杂合群体，通过多次有效的选择改良，证明是可以逐步获得进展，增加群体产量的。虽然每一次不会增加很多，但是通过三、五代以后，最后可以选到所期望的东西，如抗病性的提高，产量的增加等。

品种群体改良有多种用途。在没有条件搞杂交制种的地区，可以直接利用改良了的品种群体，便于社员年年种植留种，增加产量；改良了的品种群体，可以作为一个杂交亲本来搞品种间的杂交；第三种用途特别适用于我国当前的玉米育种情况，就是把品种群体改良作为提取高水平自交系的一种原始材料来用。因此，不能把品种群体改良理解为单一的作用，在用来选择自交系的时期上，也应当是灵活的，可以在前几轮选择之后，或是在后几轮选择后着手进行选系。



## 二、玉米品种群体改良方法

1. 混合选择：过去叫做集团选择，是世界各国农民长期所采用的选种方法。这种方法对于不容易受环境条件改变的遗传力高的性状来讲是有效的，当这个性状的表现型基本上等于它的遗传型时，就容易用混合选择法把它选出来。特别是由加性基因所决定的某种性状是这样。混合选择可以容许存在一个比较大的选择差数（指每轮所选个体占群体的百分率）。因为可以种下几百、几千株个体，从中选出一小部分（百分率）来进行重组，也能选获优良的个体，从而改良群体性状。如果所选性状在开花以前就能表现，加以选留，并把应淘汰的植株去雄，不让它散粉，那末，混合选择就能以所有的加性变量为根据而发挥作用。遗传力是以加性的变量（分子值）与表现型变量（分母值）的比率来表示，加性作用较大的性状，其遗传力就高。所以通过混合选择，可以把加性变量较大的遗传力较高的某些性状选到。但是产量性状，并不是由少数几个基因所控制，也最容易受环境条件的影响。环境条件对单株选择的效应很大，从而会使表现型变量（分母值）加大，所以混合选择对于选择产量性状的效果不是那么有效。从遗传力公式的分子值与分母值的比率关系上能清楚地看出，当表现型变量的幅度增加时，遗传力就会降低，选择到的性状不能真正遗传给下一代。由此可见，混合选择并不能有效地提高品种群体下代的产量。那末，农家品种又是怎样形成的呢？当然是通过混合选择得来的，它有一部分是有效的，有一部分是没有效的，看你选择什么性状而定。容易遗传的性状象株高、成熟期、粒色等就容易选择到。在混

合选择方法中，最近还创造了所谓改良的混合选择，这里不准备介绍了。

**2. 改良的穗行选择：**过去把同一品种的几百个单穗分别脱下一部分种子，种成穗行，然后比较它们的好坏。由于试验技术简单，穗行选没有多大效果。六十年代以后，这个方法经过了改进，叫做改良的穗行选择法，就是从一个原始群体中，选取成百个穗子（至少 250 个），每穗脱下三份种子，分种在三个不同地点，各点只种一个重复，其中一个种在隔离条件下，种成四行母本比两行父本，相间种植，或二行母本与一行父本相间。母本行内种下每一穗的种子，日后去雄，父本种下的是从 250 个穗上各取一部分混合起来的种子，以后对母本株供应花粉。母本行顺序排列，在 4:2 的情况下，第 1~4 行按次序种 4 个母本穗行，第 5~6 行为父本，第 7~10 行又种四行母本。由于母本和父本的双亲中有一个亲本是共同的，这种留种选择方法叫做半姊妹选择。快到开花时，应把所有母本各株全部去雄，这样，所有的单行后系就是一个家系，然后由共同的父本进行授粉。每一母本行的后代称为一个家系。在收获以前，把隔离区内每一母本行中选到的最好五个株做上标记。成熟时三个点上的所有母本，都要收获，测定各行的产量，选出其中 20% 较好穗行，再从中选行内把 5 个穗子分别脱粒，作为下一年继续选择的穗行种子。这些选留穗的混合种子，也是下一年隔离区中种成的父本行的种子，所以基本上是半姊妹的选择法。假如，一个原始群体以 250 个穗行开始，选中了其中 20% 的穗行也就是 50 行，每个穗行选上 5 个穗子，共 250 个果穗。到下一年进行穗行选择时，又同上一年一样，新的群体又是由 250 个穗行所组成。为什么要设三个点来进行选择呢？这是考虑到它们在

不同地区的适应性，以便日后能在不同环境下利用这个经过改良的新群体。应当指出，在另外两个点上，不需要在隔离区内种植。墨西哥国际改良中心的做法基本上与此相同，但比这个方法还要复杂得多。

3. 根据自交一代 ( $S_1$ ) 表现的轮回选择：从一个杂合的原始群体中选株。( $S_0$  株) 自交，产生出成百个自交第一代 ( $S_1$ )。然后进行观察评价，看看哪些性状是育种家需要加以改良的，选出性状表现较好的  $S_1$  代株系。对于象抗病、抗虫性状来讲，在每一个重复里，选 10~15 株进行鉴定就够了。但是象产量这样的性状，由于很容易受环境条件的影响，应当在两个或者多个地点，各在两个或多个重复区中进行评定和选择。考虑到选系的适应性，甚至还要在不同年份内去进行评选。在开花前就能够进行鉴定的某些性状，或是在冬季还能种一季的话，每一年就可以完成一轮的选择，把表现好的  $S_1$  株系选到。以后，就要把它们预留的种子混合起来，经过互交，成为一个改良的新群体，就是下一轮再选的基础。究竟要选多少个早代株系呢？一般选的系数，约为鉴定总系数的 10% 或多一点，但不要少于总系数的 5%。把这些选到的好系混合起来，进行互交，或在隔离条件下让它们相互串花，综合成为第一轮改良品种群体。有时还可以把选出的  $S_1$  代搞成  $S_2$  代，再来组成新群体，就可以找到由加性效应产生的更大的遗传变量。

4. 全姊妹家系的轮回选择：对全姊妹家系进行评选，也可以改良一个群体。所谓全姊妹家系，是指一个原始群体的两个不同的单株（都是  $S_0$  代）间杂交的后代而言。因为它们的父母本双亲都是相同的，这一株同那一株在这个群体里是姊妹关系，一个单株与另一个单株的杂交，即  $S_0 \times S_0$ ，就是全姊妹家

交。全姊妹家系的轮回选择是根据表现好的那些  $S_0 \times S_0$  杂交，种下其预先留下来的种子，等到长成植株后进行各种可能的互交，形成下一轮供选择用的新群体。为什么要进行互交呢？因为决定优良性状的有利基因往往与隐性不利基因连锁在一起，通过杂交，就可以打破这种连锁，产生出基因的新组合，使不同的优良性状组合在一起，在一个植株里表现出来。通过选择和各种可能的互交（称双列杂交），群体中优良基因组合出现的机会就会增多，优良基因的频率比上一轮群体就会提高。所以，选择和重组是轮回选择中能起改良作用的重要手段。

5. 半姊妹轮回选择（一般配合力的轮回选择）：做法是把一个群体里的  $S_0$  株进行自交，同时分别与一个杂合的测验种进行测交。这个测交种可以用那个原始群体中的植株，也可以找一个没有亲缘关系的另一个群体来用。通常是用自交株的花粉分别与测验种多株杂交，再混合脱取其种子，参加下一年的测交种产量比较试验，每个测交组合就是半姊妹的后代。因为测交组合的一个亲方都是那个测交种，是共同的，在这里都作为母本来使用了。所以，一个测交组合的产量高低，表现好坏，就代表那个  $S_0$  株的配合能力。通过测交产量比较试验，就能把产量名次列居前面的组合选出来，这表示参与这些测交组合的相应  $S_0$  株所具有的较高的一般配合力。

这里，顺便介绍下有关杂种优势的几种不同基因的作用。由于测交的方式不同，它们测出的结果反映出不同基因的作用。用不同的  $S_0$  株与一个杂合群体杂交所得的测交是测定代表该  $S_0$  株的一般配合力，它所反映的效果是涉及到加性基因的作用为主。

下表所示两对基因型的不同基因作用类别的遗传效应。

加性基因效应：

|    | AA | Aa | aa |
|----|----|----|----|
| BB | 4  | 3  | 2  |
| Bb | 3  | 2  | 1  |
| bb | 2  | 1  | 0  |

显性基因（无上位性）效应：

|    | AA | Aa | aa |
|----|----|----|----|
| BB | 4  | 4  | 2  |
| Bb | 4  | 4  | 2  |
| bb | 2  | 2  | 0  |

显性及上位性效应：

|    | AA | Aa | aa |
|----|----|----|----|
| BB | 4  | 4  | 0  |
| Bb | 4  | 4  | 0  |
| bb | 0  | 0  | 0  |

超显性（无上位性）效应：

|    | AA | Aa | aa |
|----|----|----|----|
| BB | 2  | 3  | 1  |
| Bb | 3  | 4  | 2  |
| bb | 1  | 2  | 0  |

上表所示是在两对基因前提下各种不同基因作用的简单范例。这里假定数量性状遗传中只涉及两个基因位点，每个位点上有两个等位基因，因此，一共有 9 种不同的基因型。在基因表现加性效应的情况下，每一位点上的基因型数值不受另一位点基因型的影响。假定每个显性基因，可以贡献 1 份数量，两个显性基因就能贡献 2 份。当个体具有两个显性 A、两个显性

B 时,就表现为 4。以此类推,在  $AABB(4) \times AAbb(2)$  和  $AABB(4) \times aaBB(2)$  的第一代杂交种中,应具有  $AABb$  和  $AaBB$  基因型,各别表现为 3 份效应。杂合基因型的数值位于两个纯合基因型的中间。假如,  $AABB(4)$  与  $aabb(0)$  杂交,杂种第一代的基因型为  $AaBb$ , 由于 A、B 位点都是杂合,只有两个不同的显性基因,所以显示出 2 的效应。需要说明的是  $aabb$  基因型等于 0, 这并非没有产量,而只是代表一个基础,这个基础产量是 A、B 位点以外其它许多基因所产生的作用。因为很多基因都在那里起作用,在举例说明加性基因效应时,必须具有这样的全面概念。近代数量遗传研究指出,加性效应是杂种优势表现经常涉及到的主要现象。

在没有上位性混同的情况下,显性基因效应表现为完全替代隐性基因的作用。例如在  $AABB(4) \times AAbb(2)$  组合中,可以看出,由于 B 对 b 的完全显性关系,杂种  $AABB$  和较好的纯合亲本一样表现为 4。有一个显性基因 B 就能完全显示出它的应有作用,而不是象加性情况下的中间份量。同例,在  $AABB(4) \times aabb(0)$  中,杂种一代是  $AaBb$ , 虽然只含 A、B 显性基因各一个,其遗传效应与表现显性亲本相同,还是 4, 这就是基因的完全显性作用。当然,在两列基因位点上都是隐性的时候,  $aabb$  个体只能假定它是 0, 那还是基数,不能理解成没有产量。

第三种效应是显性和上位性一齐在起作用。所谓上位性,就是不同基因之间的显、隐性关系。在一个位点上的基因型效应的差别取决于另一位点上的基因型。当两个显性基因都存在时, A 的作用可以超过 B, A 对 B 就是显性,或者是 B 超过 A, B 对 A 成为显性。从例子中可以看出,由于 A 和 B 共同作用的结果,  $AABB$  基因型可以贡献 4 份,而在  $AAbb$  基因型中,由

于没有 B, 就没有上位性, 就没有贡献。在  $AABB(4) \times Aabb(0)$  所得的杂种基因型  $AABb$  就表现为完全显性作用的数值, 与较好亲本一样是 4。所以这里既有显性效应, 又有上位性作用。在比较这三种基因型时, 还可以看出, B 位点上的  $Bb$  对  $bb$  基因型效应的差别, 即 4 对 0, 是受 A 位点决定的。因为在  $aa$  基因型个体内无论是  $aaBb$  或  $aabb$ , 都表现为 0。用其它几种基因来作比较, 都能说明显性和上位性同时存在的效应关系。

第四种基因效应是超显性, 也就是杂合体的表现比任何一种纯合基因型要好。在没有上位性同时存在的情况下, 这种超显性很容易加以说明。譬如,  $AABB$  的效应是贡献 2 份,  $Aabb$  贡献 1 份, 那末, 它们的杂交种基因型  $AABb$  表现 3 份效应, 超过两个亲本的数值, 这就是超显性现象。拿表内任何一个方向的杂交组合来说, 都是一样, 如  $AABb(3 \text{ 份}) \times aaBb(2 \text{ 份})$ , 杂交种  $AaBb$  表现为 4 份, 而  $AABB(2 \text{ 份}) \times aabb(0)$ , 杂交组合  $AaBb$  也呈现 4, 都表现超显性效应。超显性还能与上位性同时存在, 我们没有举例列表, 也不再讲了。

我们常谈杂种优势, 按照现代的概念, 主要应当研究哪一种基因在起什么作用的问题。不外乎上面列举的几种, 当然还有更复杂的, 我们谈到的仅仅是比较简单的几个例子。现在知道, 如果你用一个杂合的群体做测验种, 象刚才讲的半姊妹轮回选择那样, 是测定一般配合力的办法, 一个共同的测验种与  $S_0$  测交后表现出来的产量高低, 主要是加性基因的效应在那里起作用。在群体遗传研究中, 现在已设计好多种育种方法和统计模式, 足以区别不同基因所起的作用大小, 这类基础理论研究的结果, 可以帮助我们选用某种育种方法, 来提高育种效果。在研究玉米杂种优势的领域内, 这方面的进展是相当快的。

现在，接着讲半姊妹轮回选择。通过测交组合的比较试验以后，选出约占总数的 10% 的相应父本 ( $S_0$  自交种子) 种成  $S_1$  株代，进行各种可能的杂交。如果开始搞了 100 个  $S_0$  株的测交，就有相应 100 个  $S_1$  代，选出其中 10%，即 10 个 (以  $n$  代表)  $S_1$  代，来做各种可能的双列杂交，将有  $n(n-1)/2$  的杂交组合。然后把它们的种子充分混合起来，成为改良了的新群体。以后，就以这个新群体作为下一轮选择的基础。每选一轮，群体的平均产量和所选性状就有一定的提高，群体中的优良基因频率，也会逐步增加。

6. 特殊配合力的轮回选择：做法基本上与第 5 种相同，只是测验种改用一个自交系。已知一个自交系只有一种基因型，所以用一个自交系与原始群体中所选单株进行测交时，是一种特殊配合力的测定。特殊配合力所反映的基因作用是非加性关系的，主要是超显性效应，在不同基因的作用上，常常把加性与非加性、显性与非显性，上位性与非上位性区分开来。所谓非加性，说的是显性、超显性或是上位性等。如果超显性效应在这个群体中起着主要作用，那么用一个自交系作为测验种是最有效的。如同第 5 种轮回选择一样，经过测交产量比较试验，把最好的 10% 的  $S_1$  代株系重新综合起来以后，就成为第一轮选择的改良群体。从中选出的一个新自交系就可以与那个作测验种的自交系配成一个单交种，应当表现出较高的特殊配合力，获得较高的产量。举例来说，如果黄粒自交系自 330 在山东表现最好，并肯定将来也能用来配制新的单交组合。那末在改良某一群体的过程中，就可用自 330 作测验种。等到日后用选出来的新系和自 330 相配，肯定就是好的高产组合。但是先固定一个自交系作为测验种的做法，还有另一方面的缺陷，如果这个自交系在



以后的年代里感染了新的病害或新小种的侵害而不得不放弃使用时，那末从群体中选出的新自交系与它组成的单交，也将失去利用价值。

7. 相互轮回选择：在需要同时改良两个群体的前提下，可以采用这种方法。这两个群体假定分别叫做 A 和 B。在对群体 A 进行取样选择时，可把群体 B 作为一个测验种；反过来则把 B 作为取样群体，把 A 作为一个测验种。相互轮回选择的具体做法是，一方面从群体 A 中选几百株进行自交，同时又分别用各个 A 株的花粉与 B 群体中的单株进行测交。对群体 B 进行自交和测定的方法也是一样。然后鉴定它们的测交组合，这就是对半姊妹后代的鉴定。由此选出的优良相应  $S_1$  株用来进行互交综合，分别组成两个改良群体 A 和 B。这样的做法可以使一个测验种和一个选择群体同时得到改良，同时对于一般配合力和特殊配合力的测定能够同时进行，而且都是有效的。对于具有超显性效应的某些基因位点来说，它比一般配合力的轮回选择更有效，而对于加性效应的位点来说，它又比特殊配合力的轮回选择方法更有效，所以它是能够兼顾两方面基因作用的一种群体改良法。

8. 相互全姊妹轮回选择：这种轮回选择，适用于改良有双穗品种的两个群体。必须先具备两个这样的群体 A 和 B，用一个双穗群体 A 的  $S_0$  单株进行自交，同时与 B 群体的  $S_0$  单株进行杂交。一般是用下面的穗子自交，把它的花粉与 B 群体单株的上穗进行杂交；反过来，把 B 单株下边的穗子自交，同时用它的花粉授到 A 群体单株的上穗进行杂交。这样成一对，然后搞第二对，都是以选好的两群体中的  $S_0$  单株成对地搞自交和杂交的，一共要搞几百对。以后，把优良的  $S_0 \times S_0$