

现代甘蔗遗传育种

MODERN SUGARCANE GENETIC BREEDING



陈如凯 等 著

“国家现代农业产业技术体系建设专项资金”资助出版

现代甘蔗遗传育种

MODERN SUGARCANE GENETIC BREEDING

陈如凯 等 著

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

现代甘蔗遗传育种/陈如凯等著. —北京: 中国农业出版社, 2011. 2

ISBN 978-7-109-13715-8

I. ①现… II. ①陈… III. ①甘蔗—遗传育种 IV.
①S566.10.32

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 016789 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

责任编辑 石飞华 张 利 孟令洋

北京通州皇家印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2011 年 2 月第 1 版 2011 年 2 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 33.75

字数: 900 千字

定价: 158.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

根据 ISSCT 统计, 甘蔗品种改良的科技贡献率高达 60%。因此, 世界各国均将甘蔗遗传改良作为发展本国蔗糖经济的科技战略。甘蔗属异源多倍体, 常表现为非整倍体, 具有丰富的遗传多样性、C₄ 光合特性和生长巨型性。杂交育种是甘蔗遗传改良最主要的途径, 其成败取决于目标性状能否优化聚合, 而非目标或次要性状又无不可接受的遗传效应; 分子育种技术也为甘蔗品种改良及相关研究开辟了新的途径。

《现代甘蔗遗传育种》汇集了著者及所带领的团队 30 多年的研究成果。这些成果是采取现代植物遗传、生理生化、植物病理、分子生物学和计算机科学的基

基础知识与甘蔗育种方法相结合的笔法写成的一部专著。该书改变了传统甘蔗育种学着重阐述形态特征与分类、开花习性与杂交技术、细胞遗传和五圃制系谱选择的模式，直接从我国甘蔗育种的现状说起，提出国家育种计划要点，而后突出数量遗传学研究在甘蔗育种中的应用，再分章叙述抗逆、抗病、高生物量和品质的遗传改良，并较详细地介绍了甘蔗转基因育种程序、基因工程和转基因技术在甘蔗育种中的应用，最后以种质资源评价与创新、育种程序和近年育种成就作为结束。这种编排表述颇具新意。是一部紧密联系育种实际、实验资料丰富、学术水平较高的应用基础著作。

本书第一作者陈如凯先生是福建农林大学教授、博导，国家甘蔗产业技术体系首席科学家、农业部科技委委员和农业部甘蔗遗传改良重点实验室学术委员会主任，在我国甘蔗育种领域有着深厚的积累，对甘蔗育种策略和关键技术组合也有自己或独特的见解。他在提高我国甘蔗育种核心技术水平和国际竞争力方面不懈努力，孜孜探寻，近20年来一直都是这一领域的学科带头人；其丰硕的教学、科研成果，已经转化为现实的生产力。我相信《现代甘蔗遗传育种》的出版，对于从事作物遗传育种特别是无性系育种研究、教学和生产的大小同行，应是一个喜讯，都可以从中获取教益。

庄巧生

2010年10月

1887—1888 年荷兰人 Sotwadel F. 和英国人 Harrison J. B. 与 Bovell J. R. 相继在爪哇和巴巴多斯发现了甘蔗实生苗，从此便掀开了甘蔗杂交育种的历史篇章。1890 年，荷兰甘蔗育种家 Jeswiet J. 创立了甘蔗高贵化 (Noblenization) 育种理论，以丰产、多汁、高糖的甘蔗热带种 (*Saccharum officinarum*) 为轮回亲本，以抗逆、抗病、生活力强的割手密野生种 (*S. spontaneum*) 为供体亲本，进行杂交和回交，育成了世界上第一个甘蔗商业品种 POJ2878，当今世界甘蔗栽培品种中，十之八九都含有该品种的血缘。

我国大陆甘蔗杂交育种是 1952 年成立海南甘蔗育种场后开始的, 50 多年来, 我国产蔗省(自治区)依靠该场杂交花穗, 先后育成 100 多个良种, 在生产上发挥了重要作用, 但 20 世纪 80 年代以前的 F134, 90 年代以后新台糖 10 号、新台糖 16 号和新台糖 22 号, 都在当时成为甘蔗主产区的当家品种; 这一现象表明, 甘蔗育种尚未取得根本性突破。对这一问题, 笔者曾经进行过专门的研究, 经过对我国 20 世纪 80 年代以前 96 个自育品种亲缘关系的分析, 结果发现, 73.5% 的亲代是 CP49-50、F134、NCo310 和 CP28-11 四个品种, 而它们又都是 POJ2878 的后裔, 亲缘相近必然导致品种遗传异质性不足, 生活力低, 适应性不广, 宿根性和抗逆性差。

30 多年来,笔者及其项目组主持了国家甘蔗产业技术体系和公益性行业专项、国家“948”重大项目、国家“863”计划、国家攻关和支撑计划以及国家自然科学基金等重大或重点科技项目,通过长期的研究和积累,获国家科技进步一等奖一项和省部级科技进步一、二等奖多项。把这些研究成果整理并编撰成书,是希望能为广大甘蔗育种工作者和大专院校相关领域的师生提供一本有参考价值的著作。

本书第一章“甘蔗遗传改良和我国甘蔗育种”，回顾了世界甘蔗遗传改良和

我国甘蔗育种的历史和现状，同时评述了育种动态，指出了甘蔗育种的研究方向、主要内容和关键技术需求；第二章“甘蔗的起源、进化与分类”，在甘蔗形态分类的基础上，引入生化标记和分子标记分类；第三章“甘蔗数量遗传研究与应用”，通过甘蔗异源多倍体及其育种群体性状遗传变异、配合力和遗传力分析，指导亲本选配、后代选择和甘蔗无性系的稳定性评价；第四章“甘蔗逆境生理与抗旱育种”、第五章“甘蔗抗病性遗传与甘蔗抗病育种”、第六章“甘蔗光合参数遗传与能源甘蔗育种”和第七章“甘蔗糖分性状遗传与高糖育种”，主要是在常规育种基础上，应用荧光动力学参数、抗病性鉴定、活体光合早代检测、糖分代谢关键酶动力学等辅助鉴定手段，拓宽育种目标，形成抗旱育种、抗病育种、能源育种和高糖育种等甘蔗育种程序；第八章“基因工程与甘蔗转基因育种”，在对基因工程进行概述的基础上，重点从育种目标、受体基因型、受体再生系统、遗传转化途径和转化操作、表达载体和基因盒（cassette）的构建、转化体筛选与鉴定、转基因安全性评价等方面，详细阐述了甘蔗转基因育种程序，最后评述了国外甘蔗转基因育种的进展，介绍了本单位抗旱、抗花叶病和抗虫转基因改良进展；第九章“计算机与甘蔗育种”，概述了计算机在作物育种上的应用，并就育种过程中甘蔗亲本与家系评价、单株选择、无性系评价与选择、品种区域试验、品质检测等环节，从系统软硬件要求、系统结构、系统使用和系统管理等，建立甘蔗育种的数据处理平台；第十章“甘蔗种质开发利用与新品种选育”，介绍了世界和我国甘蔗种质资源收集和保存、鉴定评价与创制以及品种区域试验的组织、实施和统计分析，重点阐述了通过宿根性和光合特性遗传分析、经济遗传值分析等对亲本和家系进行评价利用的方法和实际应用，最后介绍了我国甘蔗育种程序和“九五”以来我国甘蔗育种联合攻关的成就。由于水平所限，漏误在所难免，恳请各位读者不吝指正。

本书的面世得到不少领导和同志的鼓励与支持。国家甘蔗产业技术研发中心高世武、王恒波、黄木坤、闫学兵同志，承担了部分校对工作。在此，深表谢忱。

陈如凯

2010年10月

作者名单

陈如凯	许莉萍	林彦铨	邓祖湖
张木清	罗俊	张华	高三基
徐景升	徐良年	阙友雄	陈平华
袁照年	林国栋		

录]

• 1 •

三、割手密种 (<i>S. spontaneum</i> L.)	34
四、大茎野生种 (<i>S. robustum</i> Brandes and Jeswiet Spontaneum Grassl)	35
五、食穗种 (<i>S. edule</i> Hassk.)	35
第四节 甘蔗属复合体分类研究进展和新技术应用	36
一、甘蔗属复合体分类进化的研究进展	36
二、染色体 Giemsa - C 带在甘蔗种间分类上的应用	37
三、应用 RAPD 技术研究蔗属及其近缘属种间亲缘关系	39
四、ISSR 分子标记在甘蔗及其近缘属分类上的应用	43
五、基因型鉴定与分类	48
参考文献	52
第三章 甘蔗数量遗传研究与应用	53
第一节 作物数量遗传理论在甘蔗选育种上的应用	53
一、应用配合力分析评价亲本和组合	53
二、应用遗传力和重复力预测选择响应	54
三、应用性状相关和通径分析确定选择策略	55
四、稳定性分析是评价无性系适应性的有效手段	55
五、聚类分析有助于提高育种效率	56
第二节 甘蔗配合力分析与亲本选配	57
一、配合力分析与甘蔗育种亲本创新和组合评价	57
二、9 个引进亲本主要经济性状的配合力分析	65
三、CP 高糖亲本和崖城割手密后代主要性状的配合力	70
四、宿根性状配合力分析	75
五、应用不完全双列交配设计探讨新 CP 甘蔗品种的育种潜力	81
第三节 甘蔗群体遗传变异与选择响应	85
一、 F_1 代群体遗传距离和聚类分析	85
二、分离世代遗传变异、遗传相关和选择响应	90
三、育种新组合不同世代性状变异与重演力	95
四、杂交育种早期叶冠形态与产量性状	99
五、蔗茎产量、蔗糖分和蔗糖产量的通径分析	105
六、常用杂交组合有性和无性世代性状变异性与重演力	108
七、亲本正反交对经济性状的相对效应	113
八、早期宿根性选择效果	117
九、实生苗群体必需的样本容量估算	122
十、引进品种的模糊评判	126
第四节 甘蔗品种适应性和稳定性评价	129
一、新品种适应性分析	129
二、新品种高产与稳产分析	135
参考文献	140

第四章 甘蔗逆境生理与抗旱育种	142
第一节 概况	142
一、甘蔗抗旱育种的现状	142
二、甘蔗避旱性与抗旱性	145
第二节 甘蔗抗逆境胁迫的机制与抗逆性差异	145
一、逆境胁迫下甘蔗形态特征的差异	145
二、逆境胁迫下甘蔗的活性氧代谢	146
三、逆境胁迫下甘蔗的膜脂流动性	148
四、逆境胁迫下甘蔗的多胺代谢	151
五、逆境胁迫下甘蔗叶绿素荧光参数的变化	153
六、甘蔗不同基因型抗旱性的差异	156
第三节 甘蔗抗旱性选择指标	160
一、形态学指标	160
二、生理生化指标	161
三、叶绿素荧光诱导动力学参数指标	163
第四节 甘蔗抗旱育种	165
一、育种目标	165
二、亲本选配	166
三、抗旱优良基因型的选择和评价	166
四、应用生物技术进行甘蔗抗旱性遗传改良	167
参考文献	168
第五章 甘蔗抗病性遗传与甘蔗抗病育种	170
第一节 甘蔗抗黑穗病育种的回顾与展望	170
一、甘蔗黑穗病菌生理小种	171
二、甘蔗对黑穗病菌的抗性机制	171
三、甘蔗抗黑穗病性遗传及其育种策略	173
四、甘蔗抗黑穗病性鉴定技术	174
五、抗病体细胞无性系筛选的研究	175
六、我国甘蔗黑穗病及抗病育种研究的现状	176
七、今后研究的重点	176
第二节 甘蔗黑穗病抗性遗传与亲本选配	177
一、抗黑穗病性遗传分析及应用	177
二、抗黑穗病性配合力分析及应用	182
第三节 甘蔗抗黑穗病性机制与抗性评价技术	186
一、芽特性与抗黑穗病关系	186
二、苯丙烷类代谢与品种抗病性	188
三、病原接种方式与品种抗病性评价	192

四、抗病基因标记群体构建与应用	197
第四节 甘蔗抗锈病性遗传与鉴定技术	200
一、F ₁ 群体抗锈病性分离	200
二、抗锈病性配合力与抗性亲本选配	205
三、抗锈病性指标与无性系抗性评价	208
第五节 标记辅助选择与甘蔗抗病育种	211
一、植物抗病育种中标记辅助选择的发展概况	211
二、分子标记技术	212
三、标记分析群体的构建和抗病基因连锁标记的筛选	212
四、提高标记辅助选择的实用性	214
参考文献	214
第六章 甘蔗光合参数遗传与能源甘蔗育种	217
第一节 甘蔗光合参数遗传	217
一、甘蔗光合参数的遗传分析	217
二、甘蔗光合参数与高生物量的遗传相关	228
三、甘蔗高生物量性状的遗传分析	236
四、能源甘蔗光合效率与环境的关系	246
第二节 甘蔗乙醇产业与能源甘蔗育种	253
一、利用甘蔗生产乙醇的优势与地位	253
二、国内外能源甘蔗育种现状	259
三、能源甘蔗育种目标	263
四、能源甘蔗亲本选配	264
五、甘蔗高光效筛选	267
六、能源甘蔗新品种选育	275
第三节 蔗属近缘植物的开发与利用	288
一、纤维质燃料乙醇的现状	288
二、甘蔗近缘植物芒和柳枝稷的开发与利用	289
参考文献	291
第七章 甘蔗糖分性状遗传与高糖育种	293
第一节 甘蔗品质性状遗传分析	293
一、高糖亲本配合力与野生血缘利用	293
二、F ₁ 群体糖分性状遗传变异	298
三、杂交后代锤度选择	304
四、F ₁ 高糖个体选择策略	308
第二节 甘蔗蔗糖分积累与叶片关键酶	311
一、不同基因型叶片酶活性与糖分积累	311
二、不同熟期品种蔗糖分消长与酶活性	316

第三节 甘蔗品质劣变机理与调控	319
一、不同品种品质劣变评价	319
二、延缓原料蔗品质劣变的措施	324
参考文献	328
第八章 基因工程与甘蔗转基因育种	329
第一节 基因工程概述	329
一、基因工程的含义和特点	329
二、基因工程的内涵	330
三、甘蔗转基因改良的优势	332
第二节 甘蔗转基因育种程序	332
一、确定甘蔗转基因的受体再生系统	332
二、确定甘蔗转基因育种的目标和受体基因型	339
三、甘蔗遗传转化途径的确定与转化操作	341
四、完整表达载体和基因盒的构建	343
五、抗性拟转化体筛选及分子检测与杂交鉴定	348
六、温室种植生物学鉴定与基因表达检测	349
七、甘蔗转基因株系农艺性状鉴定与安全性评价	350
八、利用腋芽繁殖技术扩大群体	351
第三节 国外甘蔗转基因育种	353
一、国外甘蔗转基因育种概况	353
二、国外甘蔗转基因育种研究进展	353
三、影响甘蔗遗传转化效率的因素	355
第四节 我国甘蔗转基因育种	356
一、我国甘蔗转基因育种的基本情况	356
二、甘蔗抗花叶病转基因育种研究	357
三、甘蔗抗旱转基因育种研究	361
四、抗虫转基因甘蔗研究	364
五、甘蔗转基因育种展望	368
参考文献	370
第九章 计算机与甘蔗育种	373
第一节 甘蔗亲本与组合的计算机评价	373
一、组合选配与亲本评价的重要意义	373
二、甘蔗双列杂交遗传交配模型简介	373
三、不完全双列杂交实例分析	374
第二节 甘蔗育种单株选择的计算机系统	375
一、系统的软件和硬件要求	376
二、系统的结构	377

三、系统的使用	377
第三节 甘蔗育种无性系计算机评价与选择系统	381
一、系统的软件和硬件要求	381
二、系统的结构	381
三、系统的功能	383
第四节 国家甘蔗品种区域试验	386
一、软件安装	386
二、程序操作与应用	386
三、统计分析结果	391
第五节 甘蔗育种品质检测计算机管理系统	393
一、系统的软件和硬件要求	393
二、系统管理模块	393
三、系统的使用	395
参考文献	399
第十章 甘蔗种质开发利用与新品种选育	400
第一节 甘蔗特异种质鉴定评价与创制	401
一、甘蔗种质收集与保存	401
二、甘蔗种质创新是选育突破性品种的关键	402
三、甘蔗野生种质资源开发利用途径	403
第二节 甘蔗种质资源评价	405
一、生化和细胞学鉴定	405
二、甘蔗种质资源品质和抗性鉴定	406
三、优异种质综合评价	412
四、优异种质创制	419
第三节 甘蔗品种区域试验	439
一、甘蔗品种区域试验的组织与实施	439
二、甘蔗品种区域试验的统计分析	441
第四节 亲本和家系评价与利用	448
一、通过育成品种和高代材料评价亲本	449
二、亲本光合特性遗传分析	453
三、经济遗传值及其在亲本和家系评价中的应用	455
四、主要亲本经济性状遗传分析及其衍生品种	465
第五节 甘蔗新品种选育	473
一、我国甘蔗育种程序	473
二、“九五”以来甘蔗育种成就	475
参考文献	508
附录 I 主要缩写名中英文对照	510

附录 II	品种系列名对照表	513
附录 III	全国甘蔗品种鉴定委员会章程（试行）	517
附录 IV	农作物品种鉴定规范 甘蔗	519
附录 V	农作物品种试验技术规程 甘蔗	521
附录 VI	我国主要甘蔗科研机构名录	525

第一章

□□□□□□□□□□□□□□□□

甘蔗遗传改良和我国甘蔗育种

第一节 甘蔗遗传育种的回顾与展望

甘蔗生长于热带、亚热带，是人类最早利用的碳四光合途径的高光效植物，它的光饱和点高，二氧化碳补偿点低，净光合速率高，能在土壤水分不太理想的条件下比其他栽培作物更有效地利用太阳能，有很大的生产潜力。100 年来，通过甘蔗品种改良使甘蔗糖业有了长足发展。据统计，1900 年世界上仅少数国家种蔗，年总产蔗糖仅 300 万 t，而今有 79 个国家种蔗制糖，年总产蔗糖 1.357 亿 t，约占世界食糖总产的 77%。百年来世界蔗糖以年平均 100 多万 t 的速度增长。

一、遗传育种概况

(一) 甘蔗的起源与分布

甘蔗属 (*Saccharum*) 有 5 个种，即热带种 (*S. officinarum*) $2n=80$ 、大茎野生种 (*S. robustum*) $2n=80$ 、细茎野生种 (*S. spontaneum*) $2n=54\sim112$ 、印度种 (*S. barberi*) $2n=82\sim124$ 和中国种 (*S. sinense*) $2n=116\sim118$ 。甘蔗育种学家认为蔗属有 3 个原产地，一是细茎野生种和印度种，原产于孟加拉南端的 Assam 至锡金 (Sikkim)；二是热带种和大茎野生种，原产于南太平洋群岛的马来西亚 (Malaysia) 和新几内亚 (New Guinea) 一带；三是中国种，原产于中国。战国时期 (公元前 4 世纪)，屈原的《招魂记》中有“膾鼈炮羔，有拓浆些”的记载，拓浆即蔗汁的浓缩制品。晋朝时期 (公元前 3 世纪) 葛洪《西京杂记》载有粤南生产石蜜，石蜜即为蔗汁初制品，可见，公元前 4 世纪至公元前 1 世纪，中国的种蔗制糖已达相当水平，因而，作为制糖原料的竹蔗、芦蔗 (*S. sinense*) 可能起源于中国。

甘蔗制糖技术传播也有 3 条途径。一是由印度随佛教向东北经丝绸之路传至中国，再由华侨传至东南亚国家；二是由印度向西传播至波斯湾，公元 500 年传至埃及，公元 700 年传至意大利，公元 755 年传至西班牙，1419 年传至葡萄牙的 Madeira 岛，栽培品种为 Greole，该品种为 *S. offic* × *Mungo* (*S. barb*) 天然杂种 (Brandes. E. W., 1924)，抗病力强，高产高糖，栽培数百年之久 (Deerr, Noel, 1928)；三是哥伦布第二次横渡大西洋时绕过南非开普敦沿 $20^{\circ}\text{S}\sim30^{\circ}\text{S}$ 航行，由印尼湾开始从印度尼西亚、斐济、萨摩亚至塔希提 (Dtahaite)，再向北经巴西、圣保罗、圣多明到古巴，栽培品种 Bourbon，以高产、高糖著称，但抗病性差。经过 3 条途径的传播，甘蔗成为世界性作物。据统计，目前甘蔗已分布于世界 79 个国家，2007/2008 年生产季，甘蔗种植面积已达 2 272.5 万 hm^2 ，年产甘蔗约 15.91 亿 t，平均

单产约 70t/hm²。

（二）甘蔗育种的特点和意义

甘蔗为遗传背景十分复杂的异源多倍体或非整倍体，其主要经济性状为受微效多基因控制的数量性状，受环境因素的高度影响，尤其是开花习性受环境条件的高度制约，一般在南北纬 8°~10°甘蔗生长至 3~5 节时，通过自然光周期诱导，由营养生长转入生殖生长，开始花芽分化，开花结实。但在亚热带，甘蔗无法自然开花，使这一地区甘蔗杂交育种受到很大限制。其次，由于甘蔗亲本的高度杂合性，杂种 F₁ 即产生广泛分离，而且，有利基因重组概率极低，育种上需建立庞大的育种群体，从 F₁ 开始选择，对入选株系进行无性繁殖和多年无性世代选择。一般育种周期长达 12~15 年。其三，甘蔗为无性繁殖作物，年繁殖系数仅 15~20 倍，每公顷生产用种量却高达 9t 之多，良种繁殖速度慢，更新周期长。

实践证明，甘蔗品种改良对发展蔗糖生产的作用十分显著，一般认为甘蔗良种的科技贡献率在 60% 以上。例如，1921 年荷兰人 Jeswiet J. 在爪哇育成大茎、含糖分高、抗病、适应性强的甘蔗良种 POJ2878，至 1929 年，几乎代替了当地所有栽培品种，占爪哇植蔗总面积的 95%，并成为许多国家的栽培品种和杂交亲本。又如 NCo310 是在印度科印巴托（Coimbatore）甘蔗育种研究所杂交，在南非纳塔尔（Natal）糖业研究所育成的甘蔗良种，该品种 20 世纪 50~60 年代在南非、印度、中国和澳大利亚曾风靡一时，在中国台湾，该品种从 20 世纪 50 年代引入后，蔗茎产量达 100t/hm²，比原来品种增产 70% 以上，而且宿根性好、糖分高，受蔗农普遍欢迎，3 年内种植面积占台湾植蔗总面积的 90%。后来，该品种成为台湾甘蔗育种的主要亲本，由 NCo310×PT43-52 杂交育成诸如 F141、F146 和 F160 等近百个优良品种。

（三）甘蔗遗传改良

甘蔗遗传改良途径主要是杂交育种，基因工程改良作为辅助育种手段，按育种目标可分为高产高糖虫育种、抗逆（旱、寒、涝）抗病虫育种、再生能源育种等，为达到不同的育种目标，可设立不同的育种程序。

各个国家的甘蔗杂交育种，大致可分为两类。一是短期育种计划，旨在为蔗糖业尽快提供品种；二是长期育种计划，通过开发利用种质，建立遗传材料，拓宽遗传基础。育种策略采用亲本同步开花的杂交技术。育种者历来寻求通过导入优异种质的新基因，并通过后代选择来增加有用性状的遗传获得量。任何育种计划都必须评价种质或亲本的生理生化特性，抗病虫性，忍耐逆境潜力，最少的养分需求量和细胞成分等，并对杂种群体的性状遗传力和配合力进行估计，才能有效地利用新的种质资源。近 40 年来，在开发利用新的种质、应用组培和基因工程方面突飞猛进。开发利用迄今尚未被利用的从新几内亚、印度、泰国、缅甸搜集的割手密、新的热带种和大茎野生种以及近缘属植物，无论在糖料甘蔗选育，还是在再生能源甘蔗育种上，都将取得新的突破。组织培养技术的应用为种苗脱毒和扩大繁殖都有巨大应用价值。耐除草剂 *bar* 基因、抗花叶病毒 *CP*、*P1* 基因和抗虫 *bt* 基因转导的成功，打开了遗传工程改良的广阔领域。

二、遗传育种回顾

（一）世界甘蔗育种的历程

人类利用甘蔗发展制糖技术虽有数千年历史，但是，一直到 20 世纪初，各国制糖原料