

农村科学实验

参考资料

第4辑

刘大钧等编著



科学出版社

农村科学实验参考资料

第 4 辑

刘大钧 等 编著

科学出版社

1981

内 容 简 介

第4辑主要是介绍植物的育种新技术。内容深入浅出,通俗易懂,每篇文章都从介绍有关基础知识入手,阐明各种育种新技术的方法和成果,并附有图片。

本书可供农村广大农业技术人员、知识青年、农业中等学校师生、农业干部阅读。

农村科学实验参考资料

第4辑

刘大钧 等 编著

责任编辑 王伟济

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学出版社印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981年10月第一版 开本:787×1092 1/32

1981年10月第一次印刷 印张:6 3/4

印数:0001—3,300

字数:132,000

统一书号:13031·1698

本社书号:2321·13—10

定价:0.72元

目 录

遗传资源与作物育种.....	刘大钧(1)
八倍体小黑麦.....	孙元枢(15)
辐射和化学药剂诱变育种.....	周之杭(58)
谷物的品质育种.....	宋同明(109)
花药培养和单倍体育种.....	陈 英(129)
作物的高光效育种.....	刘祚昌(148)
植物体细胞杂交育种.....	颜昌敬(182)

遗传资源与作物育种

刘 大 钧

一 遗传资源对现代科学育种的影响

所谓遗传资源,或称种质资源,即指决定生物各种性状、特性的核内或核外的基因资源。在作物育种工作中,由于基因资源往往来自特定的品种(本地或外地引进的地方品种或改良品种),因此一般按习惯常使用“品种资源”这一术语。其实,在具体的育种实践中有些极其宝贵的基因资源,往往还可能来源于未经人工选择和加工改良的原始群体或亲缘植物。而且,随着遗传育种新技术的发展,来自非亲缘物种的基因资源已正在显示出被导入栽培作物基因型的潜在可能(如通过细胞杂交或基因工程等技术)。

作物育种在任何时候总是以特定遗传资源为其物质基础的。实际上,作物育种工作也从来就是在这种物质基础上对于遗传资源所进行的各种型式的加工改造。无论育种技术如何日新月异,离开了特定的遗传资源,要想培育出性状指标全面符合育种目标的良种也是不可能的。其道理就象冶金工业再先进,再发达,如果缺乏必要的矿物原料,仍然无法冶炼出所需的优质合金一样地简单。强调这一点,对于端正作物育种现代化的全面认识,有着十分重要的现实意义。

• 1 •

值得指出,作物育种工作越向高级阶段发展,遗传资源的重要性也就愈加显得突出。五十年代北美出现过一种新的小麦秆锈生理小种,使当时推广的所有抗病品种都表现为感病。后来由于找到一种来自非洲的新的抗性资源才控制了这一新的生理小种。饲料谷物中蛋白质含量及其氨基酸组成对禽畜产量有显著影响。“伊利诺”高蛋白和“奥派克-2”高赖氨酸玉米的发现与利用,使所培育的杂种玉米籽粒在品质上能更加适应工厂化禽畜饲养业的需要。西方国家为了使以菜油为原料制成的人造奶油不具备因芥酸所造成的怪味,就利用了无芥酸饲用甘蓝这一遗传资源。加拿大由于首先育成了无芥酸油菜而一度垄断了这种油菜的生产。谷类作物的产量发展到一定水平时,倒伏就成为逾越产量“屏障”的一大障碍。日本的“农林 10 号”矮生资源被引入美洲,被成功地利用于美国和墨西哥矮秆、抗倒的高产品种选育,在国际上产生了很大的影响。凡此种种都已成为国际公认的突出事例。在我国,广西“矮籽粘”和“矮脚南特”,这两个矮生资源培育了我国的矮秆、抗倒的高产水稻良种;美洲与欧洲抗源对于控制我国小麦锈病的流行起了重要作用;野败型雄性不育资源对于水稻杂种优势在我国的大规模成功利用作出了极其重要的贡献。所有这一切都足以说明,现代科学育种的任何突破性进展,几乎无一不与关键性遗传资源的发掘与利用密切相关。

生产的不断发展对作物育种工作正提出越来越高的新目标。为了实现这些新目标,应该首先考虑的问题,就是去发掘足以解决这些育种新目标的遗传资源。缺乏必要的遗传资

源,就象巧妇难为无米之炊一样,将无法完成预定任务。以谷类作物的高产育种为例,为了进一步突破现有良种的高产潜力,就必需继续从形态结构到生理功能等各个方面,更加深入地探索各种可供利用的基因资源。其中包括有利叶型与株型,大容量穗型与粒型以及开花后光合面积大、功能时间长、光合效率高等基因资源。

实践表明,在相应的遗传资源未被发现之前,新的育种目标是无法根本解决的。这样的例子在早熟育种、抗性育种和品质育种方面同样屡见不鲜。由此可见,遗传资源无论对于解决近期育种目标,还是着眼于长远的育种需要,都必须给予充分重视。它通过从事育种工作的能工巧匠之手,不仅有助于提高我们这一代人的生活水平,而且还能进一步造福子孙后代。杰·尔·哈来德(J. R. Harland, 1970)曾经指出:“人类的命运将取决于我们理解和发掘栽培植物种质的能力。”把遗传资源提高到这一高度来认识,决非言过其实。

二 遗传资源丧失的威胁及其对策

随着农业现代化的发展,遗传资源的丧失与贫乏危机也越来越显得突出。这是因为各地都在大搞农田基本建设;耕作栽培体系也在不断进行改革;植物保护技术的发展日新月异。所有这些,一方面使大面积的环境差异不断缩小,同时也使许多地区的原有生态体系发生深刻变化。其结果必然导致植物种质资源的原有多样性渐趋减少。而优良品种的大规模普及更使许多相形见绌的地方品种逐步从生产中消失。野生

亲缘植物也由于生态体系遭受各种形式的破坏而濒临灭绝的边缘。据伊·贝内特(E. Bennett, 1970)报道,三十年代恩·艾·瓦维洛夫(N. I. Vavilov)等人在地中海、近东和中亚采集过的小麦等作物的许多地方品种,到六十年代后期,已从其原产地销声匿迹或变得极为罕见。在我国,情况也极类似。五十年代曾经搜集到的许多地方品种,其中有不少到了七十年代已经很难在原产地发现。

为了亡羊补牢,对于目前尚存的栽培作物及其亲缘植物的遗传资源,急需采取必要的措施加以妥善保存,使之不致继续丧失与减少。为此,一定要充分重视各类作物遗传资源的调查、采集、保存与更新等各个环节。根据我国的实际情况,调查与采集的重点应放在征集材料丢失严重或过去工作比较薄弱的作物与地区。在调查、采集中要特别重视各种作物及其亲缘植物的“多样性中心”(包括初生中心与次生中心)和农业生产比较落后的地区和国家。所谓“多样性中心”即指某一物种的遗传变异类型最丰富的地区。初生中心则指某种栽培作物最初驯化的地区,而次生中心则系驯化以后进一步发生演变的地区。经验表明,为解决育种新目标所必需的基因资源常常可能在这些地区找到。例如,美国在六十年代为了控制花生的一种新的严重病害——矮缩病毒病,曾在1966和1968两年先后到南美花生的初生中心以及印度和非洲次生中心进行过地方品种和野生种的采集。1969年美国西部豌豆生产受到根腐病(*Fusarium solani* forma pisi)的严重危害。当时在库存种质资源中并未筛选出抗源。于是决定到意大利

南部、希腊和土

古老的农家品种。

1970年又到埃塞俄比亚考察，结果在埃塞俄比亚的边缘地区搜集到一种当地变种(*Pisum sativum* var. *abyssinicum*)，经鉴定后被确定为这种根腐病的唯一抗源。

根据恩·艾·维洛夫和艾·姆·索克斯凯(I. M. Zhukovskiy)的研究，我国是世界栽培植物的重要多样性中心之一。大豆、小米、高粱、白菜、萝卜、苕麻等均原产我国。各国科学家对我国作物资源的重视，都由于希望从我国发掘特定的遗传资源。近年来日本学者和国际水稻研究所证明，我国云南很可能也是亚洲水稻的发源地之一。在小麦方面，自中国农业科学院金善宝院长在五十年代发现云南小麦后，后来又先后发现了新疆小麦和西藏小麦等我国所特有的类型。这些类型的分类地位和发现这些特有类型的我国西部能否成为一个独立的中心，都值得深入研究。

为了使采集材料能充分代表自然群体中的全部遗传变异，就必须对有关植物在特定地区的遗传变异范围，以及各种变异类型在不同地理范围与不同生态条件下的分布情况调查清楚。调查与采集应由粗及细地分批进行。而且每次所经过的路线均应尽可能概括下列诸因素方面的差异。例如作物本身的表现(如品种、熟期和病虫害等方面)，地理生态条件(如地形、地势和气候、土壤等方面)，农业技术条件(如灌溉、施肥、耕作、栽培与收获、脱粒等方面的习惯)以及社会条件(如务农或游牧等等)。其目的都是为了尽可能全面地掌握到存在于自然界的绝大部分遗传多样性。

南部、希腊和土

古老的农家品种。

1970年又到埃塞俄比亚考察,结果在埃塞俄比亚的边缘地区搜集到一种当地变种(*Pisum sativum* var. *abyssinicum*),经鉴定后被确定为这种根腐病的唯一抗源。

根据恩·艾·维洛夫和艾·姆·索克夫斯凯(I. M. Zhukovskiy)的研究,我国是世界栽培植物的重要多样性中心之一。大豆、小米、高粱、白菜、萝卜、苕麻等均原产我国。各国科学家对我国作物资源的重视,都由于希望从我国发掘特定的遗传资源。近年来日本学者和国际水稻研究所证明,我国云南很可能也是亚洲水稻的发源地之一。在小麦方面,自中国农业科学院金善宝院长在五十年代发现云南小麦后,后来又先后发现了新疆小麦和西藏小麦等我国所特有的类型。这些类型的分类地位和发现这些特有类型的我国西部能否成为一个独立的中心,都值得深入研究。

为了使采集材料能充分代表自然群体中的全部遗传变异,就必须对有关植物在特定地区的遗传变异范围,以及各种变异类型在不同地理范围与不同生态条件下的分布情况调查清楚。调查与采集应由粗及细地分批进行。而且每次所经过的路线均应尽可能概括下列诸因素方面的差异。例如作物本身的表现(如品种、熟期和病虫害等方面),地理生态条件(如地形、地势和气候、土壤等方面),农业技术条件(如灌溉、施肥、耕作、栽培与收获、脱粒等方面的习惯)以及社会条件(如务农或游牧等等)。其目的都是为了尽可能全面地掌握到存在于自然界的绝大部分遗传多样性。

低温低湿的种子储藏库来解决这一问题。

当繁殖与更新必须进行，时一定要慎重选择更新与繁殖的地点，使材料能在最适宜的条件下种植，以保证最大限度存活和最低限度选择。从理论上讲，在原产地繁殖与更新资源材料，对保持群体原有遗传结构应该是最理想的。但在实际上，这并不完全能够做到，那就只能选择与原产地尽可能相近的条件来进行繁殖或更新。此外，有时为了避免或减少因繁殖或更新地点所发生的自然选择作用而引起的群体结构变化，也可以采取选择若干地点进行繁殖或更新的做法。对于亲缘植物或处于原始状态的自然群体来说，在原产地划出保护区，在自然条件下加以保存应该是最为理想的。这可以和整个自然资源的保护统一加以安排。

遗传资源贫乏化的另一个原因是育种工作本身造成的。这首先是由于在育种过程中总是从遗传基础最丰富的原始变异群体中去挑选最符合需要的类型。而且选择也总是按一定的目标，沿着一定的方向进行的。最后选留的当然也总是具有特定综合性状的相对一致的群体。因此，选择进行的时间越长，强度越大，最终育成的品种，其遗传基础也就越加狭窄。

除此之外，在杂交育种的亲本选配中，目前在国内外都存在着一种越来越集中到对当地条件最能适应，综合性状最符合育种目标，以及配合力最好的少数几个品种的趋势。根据美国大麦育种家格·阿·威伯(G. A. Weibe, 1976)引述的资料，美国自1900年以来，大面积种植的大麦品种，所涉及的亲本总共不过11个品种。欧洲的情况也完全相同。又据美

国玉米育种家格·弗·斯普格 (G. F. Sprague, 1976) 报道, 美国七十年代初所用的 70% 玉米杂交种, 其亲本亦仅 6 个自交系。格·阿·威伯 (1976) 认为, 利用如此有限的基因库, 必然导致两个严重后果。其一是抗性脆弱, 易于崩溃 (如美国于 1970 年曾因种质资源单一化, 造成玉米小斑病大流行, 结果使全国减产 15%, 南方各州减产甚至高达 50%)。其二是有利重组体的数量受到基因基础狭窄的限制, 从而使育种工作的进展变慢, 甚而至于停滞不前。

在我国, 情况也类同。据浙江省农科院 1972 年分析, 南方稻区育成的早、中籼稻品种中就有 80% 具有“矮脚南特”和“矮子粘”的血统。又如, 据不完全统计, 南方麦区大面积推广的小麦品种 (如“雅安早”、“繁六”、“扬麦 1 号”、“扬麦 2 号”、“扬麦 3 号”、“武麦 1 号”、“安徽 11 号”、“徐州 14 号”、“徐州 15 号”、“徐州 17 号”、“鄂麦 6 号”、“万年 2 号”、“宁麦 3 号”等) 绝大部分均有意大利品种 “*Mentana*”、“*Ardito*”、“*Funo*”、“*St 1472/506*”的血统。基因资源的局限性与单一化可能造成的遗传脆弱性和育种效率滞缓的教训, 必须引起我国育种工作者的充分重视。为使新品种具有更为广泛的遗传基础, 选用不同生态类型作为亲本, 重视地方品种和原始群体的利用以及在育种过程中注意累加不同来源的同效异位基因等都是值得提倡的。

亲缘植物往往具有栽培植物所欠缺的许多重要基因资源, 如对各种不利气候、土壤与生物因素的抗性资源, 某些特殊品质的种质资源, 以及进一步提高产量潜力的特定基因资源等等。过去的育种实践已一再证明, 各种作物的亲缘植物种

质资源曾对育种工作的进展作出过重要贡献。如以抗病育种为例,普通小麦对三种锈病、白粉病、叶枯病、颖枯病、眼斑病和条点花叶病的抗性资源,有不少就来源于四倍体小麦物种和山羊草、鹅冠草和黑麦等有关物种。水稻对丛状矮缩病的抗性基因即来自 *Oryza nivara*。棉花黄萎病抗源除来自陆地棉的墨西哥土种外,还来自海岛棉的秘鲁土种。菸草镶嵌病毒病抗源来自 *Nicotiana glutinosa*。马铃薯晚疫病抗源来自 *Solanum demissum*, X 病毒抗源来自 *Solanum acauli*, A 病毒和 Y 病毒抗源来自 *Solanum stoloniferum* 和 *Solanum chacoense*, 线虫病抗源来自 *Solanum vernei*, 如此等等不一而足。

值得指出,近年来亲缘植物的种质资源正日益受到更加重视。例如,美国为了扩展其大豆育种的种质资源,于 1972 年曾派尔·尔·伯纳德 (R. L. Bernard) 到日本和朝鲜进行考察与采集。结果获得了大约 150 份野生类型。又如美国和加拿大的 58 个科学家,曾对番茄的 150 个野生亲缘物种 (*Lycopersicon copersicum* spp.) 进行过 19 种病害(侵染性与生理性病害)的筛选鉴定。结果发现,野生物种能提供各种病害的主要抗源。如 *Lycopersicon pimpinellifolium* 对镰刀霉属 (*Fusarium*) 萎蔫,对交链孢属 (*Alternaria*) 叶斑,芽枝霉属 (*Cladosporium*) 叶霉和疫霉属 (*Phytophthora*) 晚疫均能提供显著抗性或免疫的基因资源。*Lycopersicon peruvianum* 能抵抗上述病害中的几种,而且它还是根结线虫病某些物种的最好抗源。

采用细胞、染色体和基因水平的遗传工程技术,有选择地导入外来基因资源(核内或核外的基因资源),对于丰富和扩

展农作物遗传基础必将显示出新的巨大潜力。

三 遗传资源的筛选鉴定与遗传研究

人类对于遗传资源潜在价值的认识,有一个逐步深入的过程,而这种认识过程又总是通过鉴定来完成的。最初,鉴定往往侧重于材料能否适应当地生态条件和综合性状是否符合生产与消费的要求。其目的仅在于确定某种材料能否直接用于生产。后来,由于育种工作,尤其是杂交育种的需要,逐渐开始注意到个别性状的筛选鉴定。其目的则在于探求利用各类材料作为亲本的可能性。遗传资源的筛选鉴定技术最初首先是从对不利环境因素的抗性发展起来的,如对灾害性气候因素(如耐热性、抗寒性、耐涝性、抗旱性等),异常土壤(盐碱土、个别元素的过量或缺少等)以及对各种病虫害的抗性。后来逐步发展到各种品质特性的筛选鉴定。育种工作的需要不断推动着其他学科为筛选鉴定提供各种重要的理论依据和方法技术。其它学科的发展往往为进一步揭示遗传资源的潜在价值和开阔育种工作者的视野产生巨大影响。筛选鉴定的项目已从形态性状、生理特性逐步发展到内部结构、生化过程。从而使人们对蕴藏在各种搜集材料中的基因资源发掘得越来越深入,利用得越来越广泛。现代化的筛选鉴定工作已发展到必须依靠以遗传学为中心的多学科密切配合始能顺利完成的阶段。国际水稻研究所的“种质评定与利用计划”就是典型的说明。适应于试样小、材料多、又能达到快速而准确要求的

鉴定技术为从大量材料中挑选出所希望的基因型提供了有力的手段。可以认为,离开了这些手段,现代化的高质量良种也无法选育成功。

由于筛选鉴定的目标性状大都受环境影响较大。许多重要基因的表现往往受到各种外界因素的明显修饰。因此如何从鉴定条件到材料准备上去提高鉴定结果的可靠性就成为一个不可忽视的问题。在这一方面,利用最足以暴露遗传差异的人工模拟环境试验或装置,有着十分重要的价值。如用人工流行试验鉴定病虫害抗性;用人工气候装置鉴定光、温反应,抗寒性,耐热性等;用人工控制土壤水分与各种离子浓度的设置鉴定对上述因素过量或缺少的抗耐性能等等。此外,为了提高鉴定结果的可靠性,还应注意供试材料必须来自相同的年份、地点、栽培条件与取样技术,尽量排除由这些因素的差异所造成的影响,使鉴定结果能真正代表材料间的遗传差异。

但是,对于流行范围广,生物型多的病虫害抗性以及对于广泛环境和特殊环境适应性的鉴定,最好还应在不同地点的生态条件下去进行。因为只有这样才能使所获得的鉴定结果能够应用于较大的地理范围。因此,地区间和国际间的联合鉴定试验就显得十分重要。国际上,冬、春小麦的产量表现与抗锈性(条、叶、秆锈)国际联合鉴定早已开始。近年来还建立了颖枯与叶枯病的国际联合筛选试验。水稻的各项国际联合鉴定也已由国际水稻研究所组织进行。

经过鉴定被证明为具有特定价值的遗传资源,在育种利用中能否获得成功,首先取决于资源材料本身的遗传特点,同

时也取决于育种方案的是否合理。

资源材料的遗传特点包括以下几个方面:

1. 该基因资源解决特定育种目标的能力 (以抗病基因为例,即指其抗性强弱,抗谱广窄和抗性持久程度等);
2. 该基因资源与其它有关基因之间的互动与连锁 (包括与有利或不利基因的连锁等);
3. 该基因资源的遗传方式 (基因的数量和对位间的关系等)。

因此,为使资源材料能在育种工作中充分发挥作用,在筛选鉴定后还必须对它们进行有关性状的遗传研究。许多事实表明,根据资源材料的遗传特点,适宜地采用合理的育种方案,已成为近代育种工作取得显著成效的共同经验。

据格·斯·克胡施 (G. S. Khush, 1978 年)报道,国际水稻研究所在培育抵抗多种病虫害的水稻品种时,对于具有不同的遗传特点的基因资源就采用了不同的育种方案。例如,该所选用的稻瘟、白叶枯病、草状丛矮、黑尾叶蝉、褐飞虱和瘿蚊的抗源均受主基因控制。因此,他们在培育抗这些病虫害的品种时,主要采用的就是具有分步骤筛选程序的系谱育种法。通过这样的育种方法,他们得以在较短时期内就把上述六、七种主要病虫害的抗性基因结合到一起。这种育种方法的具体做法大致如下。

如以四个品种双交为例,假设其中 A 品种抗白叶枯病, B 品种抗草状丛矮, C 抗褐飞虱, D 抗黑尾叶蝉。如所有这些性状均由显性基因控制,而且分别独立分离。从双交 A/B//C/D

(即 $[(A \times B)_{F_1} \times (C \times D)_{F_1}]_{F_1}$)要获得约 400 粒种子,将种子发芽,并在温室中用草状丛矮病毒进行人工接种,约有 50% 的幼苗即被淘汰。剩余的 200 株移栽于大田,大约 60 天后接种白叶枯病菌,约有 50% 的幼苗感病被淘汰。余下 100 株分别收获。从每株取两份种子小样本,并对其后代作褐飞虱和黑尾叶蝉的抗性测定。鉴定出那些带有褐飞虱抗性基因的个体(50%)和带有黑尾叶蝉抗性基因的个体。只种植来自带有两种抗性基因的个体(25—30 株)的 F_2 群体。通过这种分步骤筛选的程序,最初的 400 株 F_1 样本就减少为 25—30 株。从这些植株长出的全部 F_2 群体,将在四个抗性基因上分离。每一杂交组合只种约 2000—5000 株 F_2 植株,从有希望的组合中选 100 至 500 株用以种植系谱圃。一般从 F_2 的每一选株收取 25—30 克种子。这一样本分成 5—6 组,每组 5 克。一组用来种系谱圃。每一选株种一单行,行长 5 米,每米 25 株。其余种子用于测定对稻瘟、白叶枯病、草状丛矮、黑尾叶蝉、和褐飞虱的抗性,以及籽粒品质与抗旱性、对有害土壤的耐抗性能等。从有希望的行中单独收获 3 株。每一当选行的其余植株的种子混收。每一当选植株的全部收获种子又分成 5—6 组,每组 5 克。一组用于再种植系谱圃,另外的则用于筛选病虫抗性。这样,到 F_4 和以后的世代,每一系谱行就有两季的记录资料以利于选择,按照这样的程序重复进行几代,直至育种材料在成熟期、植株高度与其它性状上趋于一致为止。

然而,这种方案对于由多基因控制的螟虫和纹枯病的抗性育种来说就并不适用。于是他们便采用了恩·弗·詹斯恩