

國立臺灣大學農學院叢書 第十號

現代作物育種學

盧 守 耕 編 著



國立臺灣大學農學院印行

國立臺灣大學農學院叢書 第十號

現代作物育種學

盧守耕編著



國立臺灣大學農學院印行

版權所有
翻印必究

中華民國五十年十二月初版
中華民國五十六年三月再版

現代作物育種學

全一冊 定價伍拾元正

(外埠附加運費三元)

主編者 國立臺灣大學農學院出版委員會

著作者 盧 守 耕

出版者 國立臺灣大學農學院

發行處 國立臺灣大學農學院

印刷所 精 華 印 書 館

農學院叢書總序

觀今之世，凡科學昌明，文化進步之國家，其出版事業，必呈興盛蓬勃之現象，如歐美各國對於科學研究，日新月異，不但人才輩出，新說迭見，抑且專論名著，層出不窮，學術思想，賴以播揚，學人讀者，莫不稱便。復感於我國之文化出版事業，未能與世界先進諸國並駕齊驅，如坊間舊雜刊印之中文農科書籍，概屬一般性質，其為專門著作而能切合實用者尤不易多得，在教學研究上時感資料缺乏，致本院有自行編印農學叢書之動機，一以輔助教學課本之不足，兼以加強農學研究之提倡。

本院叢書自問世以來，數載於茲，漸具效績，承各教授專家熱心著述，經出版及付梓者已有十餘種之多，分門別類，內容豐富，取材新穎，頗能與現代大學農業教育相配合。今後更期以興奮之心情，嚴謹之態度，繼續出版，以達成凡教育部訂定之課程，皆有專著為目標，假以時日，庶能為農學界增一完備之文庫，聊作芻蕘之獻也。

院長 張 研 田 謹識

五十年十月十日

自序

作物育種學爲應用遺傳學，近年來隨其基礎科學之進步，頗有長足之進展，僅由出版之專書言，過去吾人所常見者，僅有 Hayes 氏等之“作物育種學”及“植物育種方法”二書，不無寥落之感。近年來則新書迭出，美國方面有 Elliott 氏之“植物育種及細胞遺傳”，Poehlman 氏之“農作物育種學”，Allard 氏之“植物育種原理”等，日本方面有長尾正人之“改著作育種學大要”，酒井寛一氏之“植物育種學”，赤藤克己氏之“改著作育種學汎論”等先後問世，頗使斯學蓬勃絢爛，誠以社會進步，欲望日增，作物育種日趨重要。上舉諸書之內容，均豐富精湛，各有千秋，堪稱優良參考書；惟限於各人之體制及東西之風土，欲求一直接適合吾國大學課程之教本者實不可得。作者不自量力，企圖集各家之精華，復參以散見各期刊之最近重要文獻及作者個人三十年教學之經驗，編著一較完善而適合吾國需要之大學用書，使學者手此一編，不啻並讀上舉諸書，以便利後學，此爲本書編述之動機。

吾國大學作物育種學課程之教學，類多採用筆記，常因時間關係未及全豹，甚或講述不詳，記錄失真，貽誤傳誤。故爲提高教學效率，編印一適合教科書，實刻不容緩。本書如能適應此需要，因以加強吾國大學本課程之教學，則作者不勝欣幸。際茲參考文獻奇缺之吾國現狀，實地工作之技術人員能藉此編增益其新知，啓發其新法，提高其工作效率，尤爲作者所切望。

本書編述特注意下列數點：(一)使內容完整，除生物統計及田間試驗技術已各成立爲獨立課程不復列入外，學凡作物育種之科學背景，基礎研究，原理，方法，特殊技術，以及品種育成後之繁殖，推廣及保純，理論與實際，均詳述無遺，以期確立作物育種學之體系，使學者瞭解作物育種有關之完整必要知識。每章之末，詳列參考文獻目錄，備學者進一步之探索。(二)使程序合理，敍述層次務使極有系統，章節分明，觀念清晰，令學者對基本觀念不致含糊不清，且引人入勝，增進讀書效率。(三)介紹新知，近年來科學日新月異，作物育種學亦不例外，最近新發展之學說及方法甚多，如微效因子之觀念，遺傳力之研究，染色體置換育種，長期綜合雜交育種，異源多元體育種，及放射線育種等之新知新法，本書亦均廣採博搜，詳爲介紹，使學者能追及時代。惟作者限於學識及時間，疏誤之處，在所難免，望海內碩學不吝指正爲幸。

全書凡四十餘萬言，表百五十，圖八十六，共分二十四章，兼適爲大專農藝

學系及園藝學系學生及研究所研究生之教本，要在教者善為剪裁，活加利用，一部份為正式教材，一部份指定學生自行閱讀，視學生程度及教授時數斟酌為之。本書專敘述作物育種最基本之綜合性原理及方法，限於篇幅，未及各論，如有出版便利，尚擬續刊續集，分述各作物之育種，期集大成。

本書承本校農學院出版委員會鼓勵，農復會資助，得以付梓，深表感謝。書中大部份之圖由嚴復蓀同學繪製，一部份圖及刊印時之校讎，承孔德謙先生襄助完成，謹此一併致謝。

中華民國五十年雙十節

盧守耕自序於國立臺灣大學育種研究室

目 次

第一章 緒 論

第一節 作物育種與作物育種學.....	1
第二節 作物育種之過去及現在.....	1
一、技術的作物育種.....	2
二、科學的作物育種.....	2
第三節 與作物育種學有密切關係之科學.....	3
第四節 作物育種之重要性.....	4
一、土地利用與作物育種.....	5
二、勞力分配與作物育種.....	5
三、作物收穫安全性與作物育種.....	6
四、農業報酬與作物育種.....	6
第五節 作物育種之成效.....	7
第六節 作物育種之發展簡史.....	8

第二章 高等植物之生命循環

第一節 高等植物之世代交替.....	14
第二節 大孢子形成與大配子形成.....	15
第三節 小孢子形成與小配子形成.....	16
第四節 授粉作用及受精作用.....	17

第三章 細胞與染色體

第一節 體細胞分裂.....	20
第二節 減數分裂.....	22

第四章 作物育種之遺傳學的基礎

第一節 孟德爾遺傳定律.....	25
第二節 遺傳因子之顯性及遺傳因子間之相互作用.....	27
第三節 遺傳因子之連鎖.....	31
第四節 量的性狀之遺傳.....	35
第五節 遺傳因子突變.....	39

第五章 作物育種之細胞學及細胞遺傳學的基礎

第一節 遺傳因子與染色體.....	45
第二節 染色體之個體性.....	46

現代作物育種學

第三節 染色體交叉與因子重組合	52
第四節 染色體內因子座數與配列之異常	54
第五節 染色體數之異常	57
一、異數性	57
二、倍數性	58
第六節 染色體組分析	60
一、染色體組之意義	60
二、染色體組分析之方法與實例	60
第六章 自花不和合性及雄不稔性	
第一節 自花不和合性與自花和合性	68
第二節 自花不和合性與遺傳因子	68
第三節 自花不和合性與自交	70
第四節 自花不和合性在產生雜交種子之利用	72
第五節 雄不稔性之類型	73
第六節 雄不稔性之維持及轉移	75
第七節 雄不稔性在產生雜交種子之利用	76
第七章 作物繁殖及授粉方式與育種方法之關係	
第一節 緒言	79
第二節 自然雜交率之測定方法	80
第三節 無性繁殖作物及其育種行為	81
第四節 自交作物及其育種行為	83
第五節 屢異交作物及其育種行為	84
第六節 異交作物及其育種行為	84
第七節 自花授粉與同型接合體之關係	86
第八節 自交對屢異交作物之影響	87
第九節 自交對異交作物之影響	88
第八章 引種及馴化	
第一節 引種之重要性	93
第二節 作物之主要原始中心	94
第三節 引種應注意事項	99
第四節 引種之程序及方法	100
第五節 先進國之引種工作	102
第六節 馴化	105

第九章 純系概念與選種

第一節 緒言.....	107
第二節 江漢生之菜豆試驗.....	107
第三節 純系概念.....	110
第四節 自交作物選種之真諦.....	110

第十章 遺傳力

第一節 遺傳力之意義.....	112
第二節 遺傳力由雙方分析及親裔回歸之估計.....	113
第三節 遺傳力之統計遺傳學的估計方法.....	116
第四節 遺傳力研究對於作物育種之價值.....	122

第十一章 選拔導論

第一節 地方品種與品種保存.....	125
第二節 選拔與自然淘汰.....	126
第三節 選拔及其有關事項.....	127
第四節 選拔之信賴度.....	128
第五節 選拔之時期.....	130
第六節 選拔之規模.....	131
第七節 系統間選拔與系統內選拔.....	132
第八節 選拔之次數.....	133

第十二章 選拔育種法

第一節 混合選種法.....	135
第二節 營養系選種法.....	136
第三節 自交作物之純系分離選種法.....	138
第四節 異交作物不加人工控制授粉之單株選種法.....	141
一、一穗一行選種法.....	142
二、母系選種法.....	144
第五節 異交作物控制授粉之單株選種法.....	145
第六節 輪迴選種法.....	147

第十三章 控制花期及自交雜交技術

第一節 花之構造及開花習性與雜交之關係.....	151
第二節 開花期之調節.....	151
第三節 控制授粉法.....	157
第四節 主要作物之控制授粉技術.....	161

第十四章 雜交育種

第一節 概說	169
第二節 遺傳知識與雜交育種之關係	170
第三節 雜交親品種之選定	171
一、由遺傳因子關係而觀之親品種選定	171
二、主要栽培品種為雜交親本之價值	171
三、由過去雜交育種實績而觀之親品種選定	173
四、雜交兩親差異大小之利弊	174
五、雜交兩親為父為母之考慮	175
第四節 系統育種法	175
一、 F_1 代之培育	175
二、 F_2 代之培育及選拔	176
三、 F_3 代之培育及選拔	178
四、 F_4 及以後各代之選拔及試驗	178
五、系統育種法之特殊改善法	181
第五節 混合育種法	182
一、量的性狀與微效因子	182
二、混合育種法之理論基礎	182
三、混合育種法之實施概要	185
第六節 系統育種法與混合育種法得失之比較	187
第七節 混合系統育種法	188
第八節 綜合雜交育種法	189
一、普通綜合雜交育種法	189
二、長期綜合雜交育種法	190
第九節 組合力與雜交組合之選定	191
第十節 自交作物混系品種之利用	193

第十五章 遠緣雜交育種

第一節 緒言	196
第二節 遠緣雜種之親和性	196
第三節 遠緣雜種共同染色體組間遺傳因子之交換	198
第四節 複二元體之利用	200
一、複二元體育成之機構	200
二、複二元體之特徵	201
三、利用複二元體由他種導入優良遺傳因子	202

四、育成兼備兩親種(屬)特性之複二元體及其一例.....	204
五、由複二元體創成全新之種或作物.....	207
第五節 遠緣雜交之困難及克服方法.....	207
一、雜交不和合性之克服方法.....	207
二、雜種不稔性之克服方法.....	208
第十六章 回交育種法	
第一節 概述.....	211
第二節 回交育種法之理論.....	211
第三節 回交育種之實施法.....	214
第四節 回交所需之植株數.....	216
第五節 回交育種法之實例.....	217
第十七章 染色體置換與作物育種	
第一節 引言.....	225
第二節 小麥零染色體植物及單染色體植物之特性.....	226
第三節 零染色體植物分析法.....	227
第四節 染色體置換育種法.....	228
一、零染色體或單染色體植物之育成.....	229
二、染色體之置換.....	229
三、染色體置換育種法與普通回交育種法之比較.....	231
第十八章 雜種優勢之利用	
第一節 引言.....	233
第二節 雜種優勢之遺傳學的解釋.....	234
第三節 雜種優勢之生理的表顯.....	236
第四節 雜種優勢之一般利用法及得以實際利用之作物.....	238
第五節 組合力及其育種.....	239
一、組合力檢定法.....	239
二、組合力之種類.....	239
三、組合力之檢定時期.....	240
四、組合力之遺傳與育種.....	240
第六節 雜種優勢之利用方式.....	243
第七節 雙交雜種產量之預測及其雜種優勢之減退.....	245
第八節 自交作物與異交作物雜種優勢育種法之比較.....	247
一、自交作物及異交作物親本與雜種性狀間關係之比較.....	247
二、自交作物與異交作物利用雜種優勢方法之比較.....	250

第十九章 誘致多元體與作物育種

第一節	多元體之種類及其起源	255
第二節	多元體之作物育種學的意義	257
第三節	多元體之人為誘致法	259
第四節	同質多元體之特性	265
第五節	作物對誘致同質多元體育種法之適應性	271
第六節	同質多元體之利用	271
第七節	異質多元體之育成及利用	273
第八節	三元體之育成及利用	274
	一、三元體在植物育種上之效用	274
	二、三元體之育成法	275
	三、三元體甜菜	276
	四、三元體西瓜	276
第九節	異數性多元體之利用	277

第二十章 誘變育種

第一節	引言	281
第二節	自發突變之利用	281
第三節	人工誘致突變育種之發展	283
第四節	人工誘致突變之方法	284
第五節	誘發突變之性質	289
第六節	誘致突變在作物育種之可能性	290
第七節	誘變植物後裔之選拔技術	291
第八節	有利突變之型類	293
第九節	放射線在作物育種之其他可能用途	295
第十節	誘致突變在作物育種之評價	297

第二十一章 抗病育種

第一節	緒言	303
第二節	抗病性之性質	304
第三節	病原菌之變異性	307
第四節	病原菌生理族之鑑別方法	309
第五節	環境對於寄主與寄生物反應之影響	313
第六節	抗病性之遺傳及育種研究	315
第七節	抗病育種之原理	322
第八節	抗病性之搜尋	323

目 次

第九節 抗病性之檢定.....	324
第十節 發病環境之人工產生法.....	325
第二十二章 抗蟲育種	
第一節 引言.....	331
第二節 昆蟲選擇植物性及植物對昆蟲侵害之反應.....	331
第三節 抗蟲性之機構.....	332
第四節 抗蟲性對於控制害蟲之關係.....	333
第五節 抗蟲育種之方法.....	334
一、抗蟲育種之原理與技術.....	334
二、植物抗蟲性之來源.....	335
三、昆蟲族羣之維持.....	336
四、抗蟲性之測量.....	336
五、抗蟲育種之步驟.....	337
第六節 小麥抗麥蠅育種之研究.....	338
第七節 玉蜀黍抗鑽心蟲育種之研究.....	340
第八節 蜀黍抗黑椿象育種之研究.....	343
第九節 玉蜀黍抗蛀穗蟲育種之研究.....	343
第十節 抗線蟲育種之研究.....	345
第十一節 抗其他害蟲育種之研究.....	346
第二十三章 作物育種之特殊技術	
第一節 小麥之品質試驗.....	350
第二節 亞麻及大豆含油量及碘價之測定.....	351
第三節 棉纖維之強度及細度.....	351
第四節 香苜蓿香豆精含量之測定.....	352
第五節 蘇丹草單株氮酸含量之測定.....	353
第六節 小穀類之抗寒性試驗.....	354
第七節 玉蜀黍優良發芽力之選拔.....	355
第八節 苜蓿之耐冬性試驗.....	356
第九節 小穀類及玉蜀黍之倒伏性試驗.....	357
第十節 小麥之落粒性.....	358
第十一節 種子休眠性.....	359
第十一節 玉蜀黍之抗旱性.....	360
第十三節 胚之培養法.....	361
第十四節 單元體之分離技術.....	362

第二十四章 新品種之繁殖及推廣

第一節 新品種推廣前之準備工作.....	367
一、新品種之命名.....	367
二、新品種之登記.....	367
三、查定推廣區域.....	368
四、新品種之示範.....	368
第二節 新品種之繁殖.....	369
一、加速繁殖法.....	369
二、採種栽培.....	371
第三節 新品種之推廣方法.....	374
一、美國新品種之推廣方法.....	374
二、加拿大小麥新品種之推廣制度.....	376
三、歐洲之推廣制度.....	376
四、吾國現行之推廣制度.....	377
第四節 種子檢定.....	378
第五節 新品種退化之原因及其防止法.....	381
第六節 新品種特性之維持方法.....	382

第二十五章 育成品系之田間試驗法

第一節 田間試驗之一般原理.....	386
第二節 少數品系比較試驗法.....	389
一、隨機區組法.....	389
二、拉丁方法.....	392
三、裂區試驗法.....	393
第三節 多數品系比較試驗法.....	396
一、簡方法.....	396
二、三檣法.....	405
中英名詞對照及索引	413

第一章 緒論

第一節 作物育種與作物育種學

農業之植物生產以作物為生產工具之生產業，農業之作物，猶工業之機器。工業生產之多寡及產品之良窳，主恃機器之性能，農業生產之效率及其生產物之品質亦主恃作物品種之優劣，兩者所不同者，惟所用之生產工具一為無機性，一為有機性而已。

農業之生產工具既為有機性之品種，則改進農業作物生產之道有二：一為改良其天性 (nature)，一為改進其養育 (nurture)。前者為改進作物之先天的機能，即改良作物之遺傳質，使在同樣之環境，以同一栽培方法而能獲得較豐之產量及較優之品質；後者為改善其後天的環境，即改良其栽培方法，以使其生機暢茂，而得較多之生產。前者為作物育種學之使命，後者則為作物栽培學之職掌。二者均為改進作物生產所必需，缺一不可，而育種較為基本而永久。Wallace 有言曰：「余深信終有一日，人類將有極大興趣於創造優越之生命型，一如曩日有極大興趣於優越機器之創造。久後當可證明優越之生命型對人類較機器更為有利。」

作物育種為改變及改良作物之遺傳質，育成利用價值較現有品種更高之新栽培型之農業技術；專研究育成作物新栽培型之原理及方法之科學，謂之作物育種學 (Phyto-thremmatology, Crop breeding)。

作物表現之特性 (C) 由遺傳質 (G) 及環境 (E) 決定之，可以下式表示： $C = f(G \times E)$ 。作物育種為在環境一定下，專尋求遺傳質之改良。

植物一般有二大特性：一為其自體之形質按一定法則傳於其後裔之遺傳性 (hereditary nature)，一為與此相反，常發生歧異形質之變異性 (variability)。作物有此二特性，故任何作物迄今均有許多不同之品種，例如稻自熱帶至低溫地帶，到處有種種之適應品種，其分化之複雜，令人可驚。其原因不外特富變異性，此等變異中，適於自然環境者則經遺傳而保存，或合於吾人之需要由人為的選擇增殖，而成立為品種。作物有變異性及遺傳性，斯作物有育種之可能。

第二節 作物育種之過去及現在

作物育種在過去全賴技巧，故為一純然之技術。至現今，育種家必需澈底瞭

解遺傳學及有關植物科學，以科學原理操縱作物之遺傳，實施計劃育種，不再完全依賴技巧，成為一應用科學。故作物育種為技術亦為科學，茲申述如下：

一、技術的作物育種

技術的作物育種之原始，殆可追溯至農業之肇始，該時植物初為人類所栽培，種植收穫，代復一代，即發現作物育種之重要性，開始育種之簡單技術。選擇較優之種子或植株，供次代種植之用，以滿足人類日漸繁榮之慾望與需要。

試比較作物現代栽培之品種與其自然界現仍可獲得之原野生祖先，即可知作物經人類實施選種，獲致進化之大。經數千年悠久之歲月，稻麥等重要作物孕生許多之品種或種，且許多優良品種成立於極早之時代，此為古時無名育種家選種之結果。

作物育種在科學尚未發展前，早已有效實施，茲舉數例於下：

- (1) 我國水稻之籼、秈、糯及早、中、晚等品種，自唐代已成立。
- (2) 玉蜀黍之許多品種遙在1900年以前，已由美洲印第安人育成。
- (3) 馬鈴薯之許多品種在十九世紀，為業餘育種家所育成。
- (4) 許多觀賞植物之品種多由業餘愛好者所育成。

在育種基礎科學發達以前，而育種實績已成就甚多，足證作物育種為一技術。

作物育種為一創造事業 (creative endeavor)，故其一部份自為技術。

作物育種雖為一技術，然僅以技術從事育種，則用力多而成功少，較之有科學知識者，其成功遠需較多之努力。故現均認科學為育種之基礎。

二、科學的作物育種

達爾文 (Darwin) 在1859年發表「種之原始」，其自然淘汰及進化之學說提供作物育種之第一科學基礎。孟德爾 (Mendel) 公佈遺傳定律於1866年，惜未為時人所注意，湮沒不彰者達35年。至本世紀之初，De Vries (1900)，Correns (1900) 及 Tschermark (1900) 不期而同，重發見孟氏定律，變異及遺傳之知識始建立一科學之形體，是謂之遺傳學。遺傳之物質基礎之研究，由大量事實之累積，建立遺傳學之一獨立分枝，是謂之細胞學。作物育種應用遺傳學及細胞學之原理及方法於新品種及新型之產生，亦發展其自身之方法，於是作物育種乃邁入一新期，成為一科學。

科學的作物育種可定義為“應用遺傳學”，或“作物變異性之人工操縱”，作物育種為應用遺傳學於實際目的，育種方法以遺傳原理為基礎。科學的作物育種又可定義為“以人類之意志所引導之進化”，進化原理滲入全部育種科學，而育

種為人類控制進化中顯著之一環。

現在之作物育種由於遺傳學細胞學及有關植物學科之進步，所佔技術之成分漸少，而科學之成分漸多，育種家已可多少隨其目的，計劃創造新型，不復如過去全賴技巧，主憑機會。然現在之育種並不揚棄育種為技術之觀念，選種技術之技巧，對現代作物育種之重要一如往昔，惟現在僅恃技巧已不足。現代作物育種基於澈底瞭解及應用遺傳學原理，並需植物生態學、生理學、病理學等之知識。如無此種精確知識及背景，則現代作物育種家既不能探索又不能理解有關問題之廣大範圍，僅能如早期之育種家瞑搜暗索，仍憑機會育種，既費錢又費時。彼將如鄉村之鐵匠僅用粗笨之工具，妄想製造現代之汽車。

第三節 與作物育種學有密切關係之科學

作物育種學為一種應用科學。應用科學之研究應把握實際上之目的，故其本質必須集合許多基礎科學之知識。茲述與作物育種學有密切關係之科學於後，以明育種學之研究領域：

1. 育種學與遺傳學 近代之科學的育種，實由於遺傳學研究之發展，育種學可稱為應用遺傳學，已如上述。育種為處理遺傳因子之操作，換言之，育種為淘汰吾人所不希望之遺傳因子，而代以優良因子。因之研究吾人所欲改良之形質由如何之遺傳因子所控制？當遺傳時，取如何之行動？在育種上極為重要。由此可知遺傳學與育種學有密切不可離之關係，近代進步之組織的育種全賴於遺傳學之發達。又追究集團中遺傳因子動態之集團遺傳學 (population genetics)，近年甚為發達，此與育種之選拔淘汰關係尤為密切。

2. 育種學與細胞學及細胞遺傳學 生物之遺傳基礎在於細胞，細胞內尤其細胞核中所起之變化，為生物變化之原因，故細胞學尤其細胞遺傳學與遺傳學平行，對育種學極為重要。吾人欲明瞭育種上之基礎問題，不可不借助於細胞遺傳學之研究，其中如多元體育種、利用野生種作抗病等育種、及由種間或屬間雜交以育成合成種等，均與細胞學及細胞遺傳學有密切之關係。

3. 育種學與生物進化學 如上節所述，育種可謂以人類之意志所引導之進化，故生物如何進化，對育種為極重要之基礎知識。例如育種學之主體為關於選擇之科學，進化學亦同樣以選擇論為中心。

4. 育種學與植物生理學 品種適應性由植物對其環境之反應決定之，此包括熱、冷、旱及土壤營養分反應之效果。育種中之適應性育種、抗病性育種、抗蟲性育種、抗寒性育種、抗肥性育種及抗旱性育種等，無一不涉及植物之生理問題。