

【日】角田重三郎等著 敖光明 单长生译

# 植物育种学

海山科学技术出版社

ZHIWU

YUZHONGXUE

# 植 物 育 种 学

【日】 角田重三郎等著 敖光明 单长生译

湖南科学技术出版社

## 植物育种学

【日】角田重三郎等著 敖光明 单长生译  
责任编辑：熊穆葛

\*

湖南科学技术出版社出版

(长沙市展览馆路14号)

湖南省新华书店发行 湖南省新华印刷二厂印刷

\*

1984年1月第1版第1次印刷

开本：850×1168毫米 1/32 印张：9.5 插页：1 字数：249,000  
印数：1—2,700

统一书号：16204·130 定价：1.50元

326981

著 者 (按编写顺序)

|    |      |           |     |
|----|------|-----------|-----|
| 角田 | 重三郎  | 东北大学农学院   | 教授  |
| 高桥 | 万右卫门 | 北海道大学农学院  | 教授  |
| 常胁 | 恒一郎  | 京都大学农学院   | 教授  |
| 大村 | 武    | 九州大学农学院   | 副教授 |
| 伊藤 | 博    | 石川县农业短期大学 | 教授  |

## 译 者 的 话

本书是日本近年来出版的深受日本广大农学家、农业工作者欢迎的植物育种学方面的权威著作。著者是日本北起北海道，南至九州的大学教授，既从基因水平对植物育种学作了详尽深入地理论上的阐述，又对育种工作中原始材料的搜集、保存、常规育种法以及各种性状鉴定、田间试验设计及基本统计方法、新品种的保持和繁殖等科学技术作了详细具体的介绍，既有高深的理论又有具体的实际，是理论联系实际的一本好书，既可作为高等院校的教学参考书，又可作为从事育种工作的广大科技人员的参考书。他山之石可以琢玉，我们确信，日本这些教授的集体创作，将会有益于我国植物育种工作！

译 者

1983年4月

# 目 录

|                                         |    |
|-----------------------------------------|----|
| 序 .....                                 | 1  |
| I. 植物育种学 .....                          | 3  |
| 1. 植物的进化、农业生产的发展和植物育种学 .....            | 3  |
| 2. 育种的形成和育种学 .....                      | 6  |
| II. 基因和突变 .....                         | 8  |
| 1. 基因的基本特性 .....                        | 9  |
| (1) 基因的概念 .....                         | 10 |
| (2) 基因互作 .....                          | 17 |
| (3) 基因的反应规范 .....                       | 26 |
| (4) 基因位点的连锁 .....                       | 31 |
| 2. 基因系和性状表现的关系 .....                    | 40 |
| (1) 基因系之间的关系 .....                      | 41 |
| (2) 发生和发育中的基因系 .....                    | 45 |
| 3. 基因的突变 .....                          | 50 |
| (1) 突变的特性 .....                         | 50 |
| (2) 突变的规律和诱发 .....                      | 53 |
| (3) 突变体的检测 .....                        | 56 |
| III. 生殖的控制 .....                        | 60 |
| 1. 植物的生殖和群体遗传 .....                     | 61 |
| (1) 植物的生殖方式 .....                       | 61 |
| (2) 生殖方式和群体基因型的构成 .....                 | 67 |
| (3) 群体内的选择 .....                        | 74 |
| (4) 群体的隔离 .....                         | 81 |
| 2. 自花授粉植物生殖的人为控制<br>——自花授粉植物的育种方法 ..... | 83 |

|                              |     |
|------------------------------|-----|
| (1) 纯系选择法和群体选择法 .....        | 84  |
| (2) 系谱育种法和混合育种法 .....        | 86  |
| (3) 回交法和多系杂交法 .....          | 96  |
| (4) 杂交种育种法 .....             | 99  |
| 3. 异花授粉植物生殖的人为控制             |     |
| ——异花授粉植物的育种方法 .....          | 101 |
| (1) 混合选择法及设后代鉴定的混合选择法 .....  | 102 |
| (2) 杂交种育种法 .....             | 105 |
| (3) 轮回选择法 .....              | 116 |
| (4) 综合品种育种法 .....            | 119 |
| 4. 营养繁殖及无融合生殖和育种 .....       | 122 |
| (1) 营养繁殖植物的育种法 .....         | 123 |
| (2) 用嫁接等无性途径产生的遗传物质的重组 ..... | 124 |
| (3) 无融合生殖的利用 .....           | 126 |
| 5. 种间杂交育种 .....              | 126 |
| (1) 种间杂种 $F_1$ 的形成 .....     | 127 |
| (2) 种间杂种 $F_1$ 的生育 .....     | 127 |
| (3) 种间杂种后代的保持和特性 .....       | 127 |
| 6. 控制生殖的技术 .....             | 129 |
| (1) 人工杂交的技术 .....            | 129 |
| (2) 人工营养繁殖 .....             | 133 |
| IV. 细胞工程 .....               | 134 |
| 1. 染色体组工程 .....              | 136 |
| (1) 染色体组附加 .....             | 136 |
| (2) 染色体组削减 .....             | 148 |
| 2. 染色体工程 .....               | 158 |
| (1) 染色体工程的目标 .....           | 158 |
| (2) 染色体削减 .....              | 160 |
| (3) 染色体附加 .....              | 168 |
| (4) 染色体取代 .....              | 179 |
| (5) 染色体的结构异常 .....           | 189 |
| 3. 细胞质工程 .....               | 192 |

|                                |            |
|--------------------------------|------------|
| (1) 细胞质取代法 .....               | 194        |
| (2) 在作物及其近缘种观察到的细胞质的遗传差异 ..... | 195        |
| (3) 细胞质雄性不育在育种上的利用 .....       | 197        |
| 4. 细胞杂交 .....                  | 204        |
| <b>V. 育种目标及其鉴定 .....</b>       | <b>208</b> |
| 1. 育种目标 .....                  | 208        |
| (1) 育种目标的确定 .....              | 208        |
| (2) 亲本的选定 .....                | 209        |
| (3) 品种的变迁 .....                | 210        |
| (4) 主要栽培植物的育种目标 .....          | 211        |
| (5) 不同地区的育种目标 .....            | 212        |
| 2. 丰产性 .....                   | 213        |
| (1) 群体的光合生产率 .....             | 213        |
| (2) 向利用部分的分配率 .....            | 221        |
| (3) 今后高产育种的方向 .....            | 221        |
| 3. 抗病性 .....                   | 223        |
| (1) 抗性遗传 .....                 | 223        |
| (2) 抗病性鉴定 .....                | 225        |
| (3) 抗病育种 .....                 | 227        |
| 4. 抗虫性 .....                   | 231        |
| (1) 抗性的鉴定方法 .....              | 231        |
| (2) 抗性遗传和育种 .....              | 234        |
| 5. 品质 .....                    | 237        |
| (1) 谷粒淀粉 .....                 | 237        |
| (2) 蛋白质的氨基酸组成 .....            | 238        |
| (3) 食用油的脂肪酸组成 .....            | 240        |
| (4) 二棱大麦的酿造品质 .....            | 243        |
| (5) 茶的品质 .....                 | 243        |
| 6. 生理和生态特性 .....               | 245        |
| (1) 抗逆性 .....                  | 245        |
| (2) 早、晚熟性 .....                | 250        |
| (3) 机械化栽培的适应性 .....            | 251        |



|                           |     |
|---------------------------|-----|
| 7. 育种和适应性 .....           | 251 |
| (1) 栽培植物的适应性 .....        | 251 |
| (2) 广域适应性 .....           | 252 |
| (3) 育种的场所 .....           | 253 |
| 8. 生产力鉴定和田间试验方法 .....     | 255 |
| (1) 生产力鉴定 .....           | 255 |
| (2) 田间试验方法 .....          | 256 |
| <b>VI. 种苗管理</b> .....     | 270 |
| 1. 育种材料的收集、鉴定、保持及繁殖 ..... | 270 |
| (1) 育种材料及其遗传基础 .....      | 270 |
| (2) 植物的探索和引入 .....        | 271 |
| (3) 收集和鉴定的技术 .....        | 276 |
| (4) 保持和增殖的技术 .....        | 279 |
| (5) 育种材料的收集保存机构 .....     | 284 |
| 2. 育成品种的保持、繁殖、交流及鉴定 ..... | 285 |
| (1) 新品种的诞生 .....          | 285 |
| (2) 育成品种的保持、繁殖 .....      | 287 |
| (3) 育成品种的流通和检查 .....      | 294 |

## 序

育种学家的热忱和努力虽然是推进育种事业发展的首要因素，但只有育种学家对他所从事育种的植物，特别是对目标性状的遗传、生理、生态、进化等方面的知识有深刻的了解，并且以这些知识为基础，采取切合实际的育种方法，才能提高育种效率。至今为止，与育种关系最为密切的基础知识是些什么，已确立和采用了什么样的育种方法，如果在了解这些问题的概况之后，再来参考本书那就更好了。

本书由六章构成：第一章绪论，概括了植物育种学的发展和育种学的领域；第二章基因；第三章基因型的构成；第四章染色体和细胞；第五章植物个体和生态系统；第六章重点放在种苗上。为了使其具有连贯性，在各章中叙述了有关的基础知识、育种方法以及有关的技术。从主要基础知识来说，在第二章里介绍了基因和性状表现的关系；第三章介绍了生殖方式和群体遗传；第四章介绍了细胞遗传学领域中的各方面的知识；第五章介绍了重要植物特性的遗传、生理、生态基础；第六章介绍了种苗的保存和保持方面的知识。而主要育种方法，第二章介绍了突变育种法；第三章介绍了纯系选择法、混合选择法、系谱育种法、混合育种法、回交法、多系杂交法、杂交品种育种法等；第三、四章介绍了种间杂交育种法；第四章介绍了多倍体育种法和单倍体育种法；第五章介绍了丰产性、适应性、抗病性、抗虫性、品质等各种重要性状的育种方法以及特性鉴定法；第六章介绍了育种材料的引入和保持方法，新品种的保持繁殖方法。这样的安排目的，是希望通过这些内容的介绍，读者能以灵活的方式来掌握植物育种学。

象本书结构中所反映的那样，植物育种学的领域从基因水平

到生态系统水平，如此连续而广泛，与生物学各个领域的发展互相紧密联系，而且深度也越来越深。在有限的讲课学时数内要讲解顾及整个领域的内容，近年来已变得特别困难了。本书可以作为教科书或参考书使用。如果通过本书能为植物育种学的教学起一点作用的话，是作者最高兴不过的事情了。本书中学名和基因符号采用欧文斜体字，但为了避免混同一般的数式等，特意地没有使用欧文斜体字。

当本书发行时，我们要对提供了珍贵图表的各位作者以及出版社表示深切的谢意。文永堂的深谷谦二氏对本书的出版尽了很大努力，在此一并表示深切的谢意。

著 者

1977年6月

# I 植物育种学

## 1. 植物的进化、农业生产的发展和植物育种学

人类作为地球生物圈中的一员，同其他生物共存。人们在经营农业生产、建设城市、划定自然保护区时，都应考虑地球生态系统的平衡，特别是要对陆地生态系统进行控制。人类一旦破坏了和其它生物协调共存关系，就不会有富裕而健康的生活。因此，人类为了维持自己的生活和获得适用的产品，就要选择、培育良种，并利用已具有适应性的各种植物、动物和微生物良种。育种的目的是改良生物的遗传特性，使之更易培育，或者利用价值更高。以调整改良植物遗传性为目标的科学就是植物育种学。

生物进化过程中，光合作用的出现是一项重要内容。虽然人们还不能肯定从什么时候开始出现了生物的光合作用，但 J.Oro 等人(1963)从含有认为是叶绿素 a 分解产物的化石的分析结果，推断出31亿年以前就已经出现了。以后形成了植物和动物两个系统。植物通过光合作用生产有机物以维持本身的生活，同时使一部分有机物积累起来；而动物以及异养性的菌类、细菌则依赖植物所积累的有机物生活，同时又进行有机分解。人类也是动物中的一员，人们摄取的营养，不是植物性食物，就是以植物为食物基础的动物所制造的肉、乳、蛋等。

大约在千亿年以前，植物的陆生化就开始了。它们经过蕨类植物、裸子植物的全盛时代，现在是被子植物的繁盛时期。陆生植物的出现，促进了动物的陆生化。在节足动物中，昆虫走上陆地最早。由它们和被子植物共存，至今仍然很繁盛。脊椎动物中

经两栖类、爬行类的全盛时期，现在哺乳类、鸟类占优势。现在在陆地上哺乳、鸟类和昆虫类。而陆地上的多数动物是以被子植物合成的有机物为营养来源，人类食用的植物多数也属于被子植物。

旧石器时代，人类是靠采集和狩猎来生活的，进入新石器时代，人类开始了栽培植物和饲养动物，而且是在保护其它生物的基础上来利用它们的。这一点人类和其它生物的关系已与过去有所不同。栽培植物和饲养动物，可以看成是人类从很多野生动、植物中选择了人类易于管理的生物，在栽培和饲养条件下有意或无意地改良了它们的遗传特性。N. polunin (1960) 列举了栽培条件下植物特性发生变化的如下例子：种子不飞散、发芽整齐一致、植物、植物体和种子的大型化、种子和果实的特殊颜色、毛刺等防御构造的消失，提高了食物和饲料的食味，向自花授粉以及一年生方向改变等。所有这些变化，在野生条件下不一定是有利的。栽培植物的进化可以说是处于人类的干预之下进行的。

由于近代科学技术的发展，使我们可以就主要栽培植物进行有计划地、按照合理的方法进行育种。目前的问题是，无论是直接栽培植物或通过畜牧业来生产与人类衣食住有关的生物资源时，都要解决植物可利用部分的高产、优质以及易于栽培管理等问题。近年来由于化学工业、机械工业的发展，充足的化肥、化学除草剂，以及机械收获等的迅速普及，作物的单位面积产量和劳动生产率正在不断提高。在水稻、小麦等作物上已育成了除适于新的栽培管理的株型等外，在新的栽培条件下还表现出良好生产性能的新品种，对世界的谷物增产作出了很大贡献。老品种适应于旧的栽培方法，新品种适应于新的栽培管理，生物资源的大幅度增产不只是栽培方法的改变，也不光是新品种的作用，而是由两者共同作用的结果。这是我们应该注意的。

在多数情况下，浓度稀薄的营养盐类成为海洋中植物生产的限制因素。陆地上的植物生产虽然也与氮、磷、钾等的供给量有关，但在多数情况下成为限制性因素的是干燥、温度的过低或过

高。水分及温度条件等根据地区、有无灌溉条件、栽培期等而有很大的不同。育成对干燥、低温、高温等具有抗性和回避性的品种必然会提高生产的稳定性，或者扩大栽培地区和调节栽培期，这样的事例是很多的。日本育成的早熟抗冷害水稻品种对东北地区的水稻栽培的稳定做出了很大贡献。北海道水稻栽培地带的扩大就是其中一例。育成对各种病虫害等具有抗性的品种也是各种作物稳产高产的重要条件。

育种对于改良产品品质也有很大作用。在食用作物的外观品质、贮藏加工特性、食味改良、增加有效成分的含量、除去有害成分等方面，育种工作都不断地取得了成果。

在育种成果中占有特殊地位的是杂交种。寺尾博(1931)列举了作为农作物新品种应具备的三个条件：优良、均质、连续。如上所述，所谓优良是指新品种能很好地适应栽培环境、栽培管理和利用方法，而且表现高产优质；所谓均质是指群体具有不妨碍使用的整齐度；所谓连续是指采用适当的繁殖方法，即使多年进行种子繁殖或营养繁殖，利用价值也不会发生变化。虽然杂交种的遗传特性只限于一代，是不连续的，但如果保持杂交种双亲的遗传特性，就可以间接地保持其连续性，所以能作为品种使用。在很多作物上都育成了既保持其连续性而又优良、均质的杂交种。特别是在美国，玉米杂交种成了支持畜牧业生产的重要支柱。日本也育成了洋白菜、白菜杂交种。

用于城市空地、公园的花卉、观赏植物、草、树木，也是育种的对象。多数被子植物有美丽的花朵以引诱昆虫，这虽然与虫媒有关，但对人也是有魅力的。人见到植物的绿色也会感到舒适，植物通过光合作用固定的太阳能不仅支撑着整个生物的活动，而且植物吸收的 $\text{CO}_2$ 和放出的 $\text{O}_2$ ，刚好和包括人类在内的动、植物的呼吸所消耗的 $\text{O}_2$ 及排出的 $\text{CO}_2$ 相等。人类由于使用石化燃料会放出更多的 $\text{CO}_2$ ，从这方面来说和植物共存的意义也是很大的。保护植物，而且在人为控制的生态系统中通过育种来增进植物的适应性和赋予更美丽的颜色今后会越来越重要。

## 2. 育种的形成和育种学

可以说育种是按照人们意志的定向生物进化(N.I.Vavilov)。生物的进化是从遗传物质的变异(基因突变、染色体的结构变异、染色体的数量变异、细胞质变异)及遗传物质重组产生的各种类型中选择适应的类型,由适应的类型组成的群体被隔离产生的。人为地控制遗传物质的变异(广义的突变)——遗传物质的重组——选择——隔离过程的一部分或全部就形成了育种。

关于遗传物质的变异,虽然很早以来就以自然突变为对象进行了选择,但直到 H.J.Muller (1927) 明确X线呈有效的突变诱发源以来,才开始了人为突变的研究。各种具有电离能的放射线、紫外线,各种化学药品被用于诱发基因突变和染色体的结构变异。1937年发现从秋水仙中提取的生物碱秋水仙素对染色体的加倍有效,使多倍体的人为诱发变得容易了。这种方法适用于种间杂交的杂种,开辟了以人为双二倍体的方式来恢复可育性的道路。在 L.D.Watson 和 F.H.C.Crick (1953) 的 DNA模型中确立了作为基因实体的核酸结构以及结构变化与基因的信息传递和基因突变的对应关系。用生物化学的方法得到基因和以人工合成基因为目标的研究正在不断地发展。

植物进行有性生殖是17世纪才认识到的,进入18世纪后开始了植物的人工杂交。1900年孟德尔遗传法则被再发现后,迅速发展的遗传学、细胞遗传学提高了我们对有性生殖以及基于有性生殖的遗传变异的本质的认识,巩固了品种间杂交和种间杂交育种的基础。

进入19世纪,开始了试验误差及与此有关的田间试验方法的研究。19世纪中期导入了作为提高选择精度的后代鉴定法。W.Johannsen (1903) 的工作明确了生物的变异有遗传因素和非遗传因素引起的两个方面,就育种而言只是前者才有用。后来由 R.A.Fisher 等 (1925) 形成体系的生物统计学及数量遗传学开辟

了用数量分析方法确定变异在多大程度上由遗传因素决定的道路。另一方面，19世纪中期达尔文(1859)在《物种起源》一书中明确了生态的适应方式，论述了由于适应类型被选择，生物产生进化的观点。进入20世纪后，就与适应有关的各种性状进行了性状表现的遗传、生理、生态的基础研究，还研究了既简单而又正确的选择方法。这样就奠定了有计划地高效率地进行育种的基础。

如上所述，随着人类对于生物进化过程中各种现象的认识到进一步掌握这些现象的本质，人为地控制这些过程就有了可能和变得容易了。而且和育种学的发展联系起来了。育种学是进一步丰富与生物进化有关的各个过程的基础知识，以及综合运用这些知识确立有效的育种方法和合理的育种技术体系的科学。

与育种学有密切关系的学科有：遗传学、生殖生理学、细胞学、生物统计学、生物化学、发育生理学、生态学、植物病理学、昆虫学、作物学、栽培学、园艺学、农业经营学等等。



## II 基因和突变

孟德尔的遗传(inheritance, heredity)法则不用说在他的生前,就是在他死后的一段时间内也没有被人们所重视。不像达尔文的进化论和否定了自然发生学说的L. Pasteur那样,学术观点一发表就马上产生巨大的反响。

孟德尔的最初论文是1865年在布隆(Brünn, 现在的捷克斯洛伐克,当时的奥国领地)的自然科学会上所作的“植物杂种研究”的演讲,翌年印刷出版的。现在还保存的原稿中记有另印40份的文字,由此可见当时这篇论文一定分发给了众人。另外,大英百科全书的文献上也有引用,可见达尔文等人也是应该有机会知道的。归根结底,这篇论文当时之所以没有被人们所重视,只能说贯穿这篇论文的新颖思想和作为立证的实验方法超越当时生物界的水平太远罢了。

为什么在他的心灵中蕴育着这种思想呢?原来在他的禀性和学历中有一把打开他心灵之门的钥匙。孟德尔的家庭中出了不少园艺学家,他也从他父亲那儿学到了这方面的实际技术,这对于他掌握观察性状的能力和杂交技术起了很大的作用。事实上,他终生怀有改良品种的热情。他18岁进入了哲学学校,在那里对精密科学所表现出来的才华,使他作为一个物理学教员,被推荐到了布隆修道院,这样他来到了当时的文化中心地,开始了生物学的研究。当他年近30岁时,有了一个特别重要的转机,即与他的豌豆杂交组合试验和进行论证的方法关系最为密切的转机,他来到了维也纳(Vienna)大学,并在那里过了数年,开始懂得了细胞学说的价值,从物理化学的角度来洞察细胞——这个生物的基本生活单位的作用。在接触理论化学中原子概念的同时,掌握了物