

生物学通报丛书

有性杂交和杂种优势

生物学通报編輯委员会编



科学普及出版社

植物学课程丛书

有性杂交和杂种优势

中国科学院植物研究所编



科学出版社

生物学通报丛书

有性杂交和杂种优势

科学普及出版社

1958年·北京

本書提要

利用杂种优势可以显著地提高农作物的产量。近年来我国各地推行玉米的杂交方法和杂交种子已经初步获得了一定的增产效果。本书除了介绍苏联方面关于控制杂种优势的方法和原理以外,也就我国的具体情况,分别叙述了玉米的人工辅助授粉、去雄选种、自花传粉作物的品种内杂交,和关于小麦、水稻、花生、番茄等植物有性杂交的具体方法。

总号: 805

有性杂交和杂种优势

著者: 李 竞 雄 等 著

編者: 生物学通报編輯委員會編

出版者: 科学普及出版社

(北京市西直门外柳条胡同)

北京市書刊出版業營業許可証出字第091号

發行者: 新华書

印刷者: 北京市印刷一

(北京市西便門大街乙1号)

开本: 787×1092 1/32

1958年9月第1版

1958年9月第1次印刷

印张: 2 2/3

字数: 49,400

印数: 10,870

統一書号: 13051·120

定 价: (7)2角3分

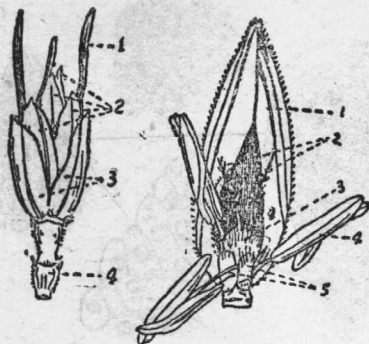


圖1 小麦小穗和花的構造

A.小穗 1.芒; 2.外稃; 3.穎片; 4.花序軸;
B.花 1.內稃; 2.柱头; 3.子房; 4.花藥;
5.漿片。

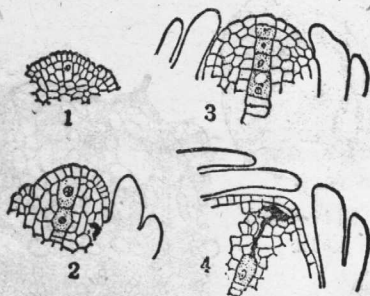


圖2 小麦大孢子的發育

1.初生孢原細胞; 2.第一次分裂后; 3.四分体时期; 4.后期表示三个細胞已退化。

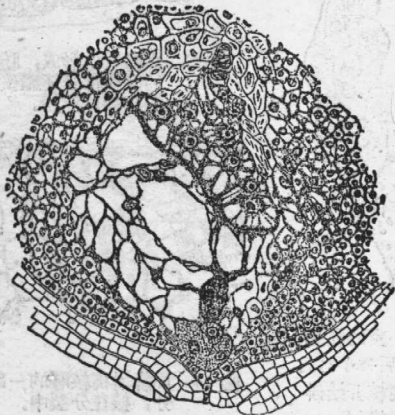


圖3 小麦胚囊的縱切面



圖4 受精卵分裂的初期

A.胚母細胞(受精卵); B.兩個子細胞(a₁.和a₂.); C-E.前胚發育的初期。

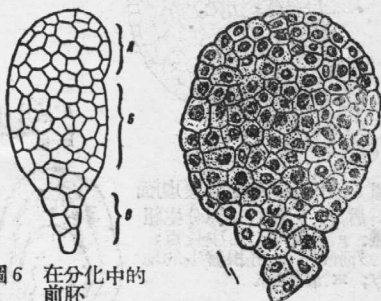


圖6 在分化中的前胚

A.頂端区; B.器官形成区; B.胚柄細胞。

圖5 多細胞的小麦前胚(傳粉后4天)

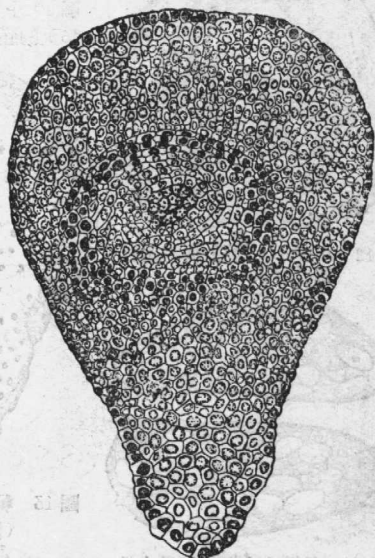


圖7 小麦胚的胚芽鞘的分化(傳粉后6-8天)

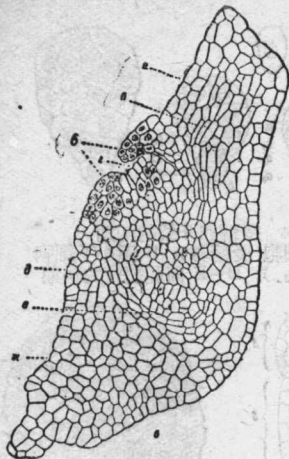


圖 8 小麦胚的縱(背腹)切面
a. 盾片; b. 維管束原分生組織;
c. 胚芽鞘; d. 生長點;
e. 外胚葉; f. 胚根發生的地方;
g. 胚根鞘。

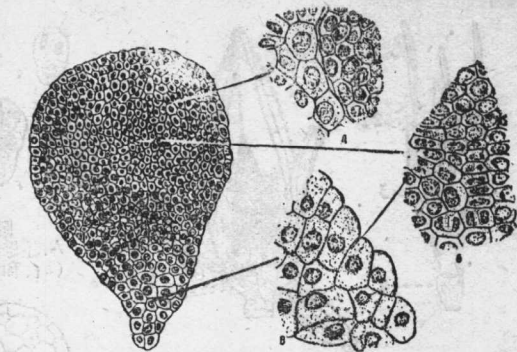


圖 9 小麦胚在不同区域的表皮細胞
A. 盾片(細胞較大)和胚芽鞘分離的地方;
B. 胚的基部。

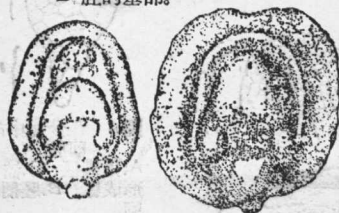


圖 10 小麦
15天的胚

圖 11 小麦17
天的胚

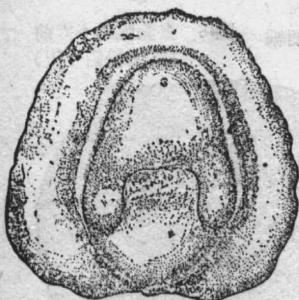


圖 12 小麦20天的胚,所有器官
都已形成

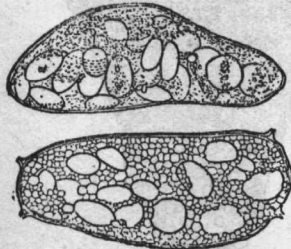


圖 16 軟粒小麦穎果胚乳中的
兩個細胞。

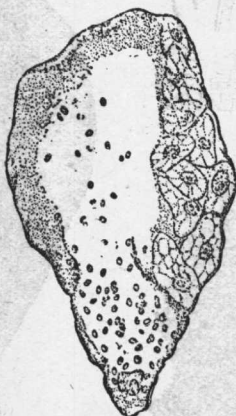


圖 13 軟粒小麦的胚囊
(傳粉后48小时)。
小游離核开始排
列成周緣層。

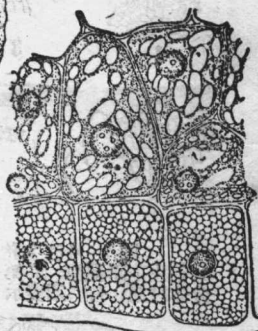


圖 15 糊粉層已形成,胚乳
的淀粉部分还繼續积
聚和形成淀粉。

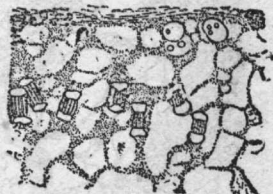


圖 14 周緣游離核層的一部
分,核在分裂中。

目 次

控制杂种优势的遗传学方法是根本提高

动植物生产率的基础	Н. П. 杜比宁 1
利用杂交优势来提高农作物的产量	李竞雄 16
自花传粉作物的品种内杂交	叶绍文 27
小麦的有性生殖	王伏雄 40
水稻的开花	彭冠仁 47
水稻的有性杂交法	倪 文 49
介绍一个水稻杂交去雄器	万安良 52
介绍两种水稻杂交除雄法	林令霖 61
花生的有性杂交方法	張冬生 62
番茄有性杂交的方法	沈德緒 66

控制杂种优势的遺傳学方法 是根本提高动植物生产率的基础

H. П. 杜 比 宁

根本提高动植物生产率的方法問題有着科学上和生产上的特殊意义。科学和实践，給予在实验遺傳学的研究中所探討出的、能够控制杂种力(杂种优势)的新方法以充分的証明，我們已經获得显著提高許多农業动植物生产率的强有力的方法。新方法表現在創造和生产上利用杂种玉米的时候，表現在許多新的农作物上最为明显。运用了杂种优势可以改变农業生产的巨大部分，創造增加谷物总产量的新的可能性，要求选种和良种繁育的新形式，保証畜牧業的高速度的發展。

苏联共产党中央委员会一月全体會議的决定，向我国提出了發展农業的新任务。在最近的5—6年內(我国)谷物的总产量應該达到100亿普特，并且主要的畜产品的生产增加到2—2.5倍以上。这个決議和H. C. 赫魯曉夫在全会上的报告給苏維埃生物学家提出了与提高农業密切有关的新任务。探討培育杂种玉米的科学基础和探討增加畜产品的新的有效方法，在決議和报告中占有極重要的地位。在全会的決議中指出：“要考虑到用杂种种子播种玉米是提高产量的强有力手段，組織这些种子的生产，以便在最近的兩三年內过渡到只用杂种种子播种”。苏联共产党中央委员会的全体會議指出了玉米的最重要的作用。在全会的決議中指出：“認為扩大对增加谷物总产量有最重大潜力的玉米播种面积具有

重大意义，并且認為到 1960 年玉米的播种面积 必須至少达到 2,800 万公頃。作为最高产谷类作物的玉米，應該在全国各地得到普遍的推广。”

这个巨大任务的決定是与探討創造杂种玉米及其在生产上利用的科学原理有密切关系的。此外，为了得到高产的杂种动物，首先是鷄和猪，提出了关于控制杂种优势的遺傳学方法的附帶問題。显然，这样与解决苏联共产党中央委员会一月全体會議決議有密切关系的严肃任务，摆在實驗遺傳学的面前，特別是在玉米的遺傳学和选种学的面前。

控制杂种优势的遺傳学新方法，对于获得非常高产的动植物杂种有了可能性，这种方法不同于众所周知的远緣杂交的方法。И. В. 米丘林探討出远緣杂交的方法，广泛地应用在我們的选种實踐中，并且在果树業上用这些方法获得了卓越的成效。H. B. 齐津在小麦与鵝冠草杂交方面进行了著名的工作。A. P. 瑞布拉克在应用了双二倍体以后，扩大了远緣杂交的可能性，因为用双二倍体能够克服远緣杂交的不稳定性，得到了一系列的小麦新类型。

在所有上述的情况中，不同种屬的杂交，占着首要的地位。这个工作的任务，是要用杂交的方法，使不同条件中进化的远緣类型丰富的遺傳性加以結合、联合和改造。杂种优势的現象也出現在远緣杂交的情况下，但是在用有性方法进一步繁殖这些杂种的时候，杂种优势就不穩定。它仅仅在杂种無性繁殖时的这种情况下才能够利用远緣杂交，И. В. 米丘林的許多工作就是这样作的。

另外一种情形是發生在利用那些控制杂种优势的遺傳学新方法的时候。这里所指的不是种或屬的杂交，恰巧相反，任务是要用得自現存的植物品种和动物品种內的不同自交系

杂交的方法，在揭發和改造那些潜伏在这些植物品种和动物品种内部的可能性的基础上，来达到杂种的最大限度的生产率。利用新方法能够这样改造不同自交系的遺傳性，就是它們的杂交能使得植物和动物的生产率根本的提高，远远地超过这些动物品种和植物品种在一般的繁殖下所具有的特征。新方法主要的特点之一，在于这个工作的全部成效是和生产上利用一次杂种第一代有关。当大量的植物和动物的自交系产生强大的高产杂种的时候，上述方法就成为这种杂交体系的依据。新方法的科学基础密切地与現代的遺傳学、选种学和进化理論的一系列的基本理論原則和試驗原則的發展有联系；在后一种情况下，基本上与由苏联学者的劳动首先奠基和發展的进化遺傳学的部門有关。選擇近亲繁殖和杂交的理論与实践的研究是控制杂种优势新方法的具体原理。現在無庸怀疑，在近亲繁殖(近亲交配、强制自交)时、在它与杂交和選擇相結合的情况下，科学和实践有着根本控制动物和植物遺傳性的强大力量。

杂种优势表現的主要条件是进化上的或者是用选种方法創造出来的差異，亦即进行杂交的有机体之間存在着的悬殊的差異。不相似的、生理上不同的遺傳性結合的杂种，能够表現出杂种优势的明显特征，而且原始类型的差異越大，杂种的發育能力越强。遺傳性相近的个体杂交的时候，不表現杂种优势。

然而杂交类型間的非亲緣性这一事实，对于杂种优势表現來說是不够的，并不是任何杂交都能造成杂种优势。这种原因还不十分清楚。可以設想，杂种优势需要生理上不同的，但是遺傳性的系統能互相补充的結合。这样的差別是种族(paca)和群体在不同的遺傳性系統的基础上、但在相似的

环境条件中进化的那种情况下才能發生的。杂种优势特性的进化是在种內进行的,这已由近代的試驗研究所証明了。本文作者成功地研究果蝇的自然群体遺傳学的时候,揭發了决定着群体內杂种优势的許多类型的广泛分布,并且对群体的生活和进化具有重大意义的一系列生理的在遺傳性上相互制約的机制(杜比宁, 1948)。品种、群体、整个种的成分,完全是由遺傳性上不同的个体所組成的;自然类型的生活力在很多情形下有超越品种內和群体內的杂种优势。然而这种杂种优势在自由杂交的条件下,在品种內有着自發的、不可控制的性質。

至于說到杂种优势在实践上的利用,那末到目前为止,为杂交所取用的是已有的、在进化上或选种上有差異的非亲緣类型。很長的时间沒有企圖專門这样改造原始类型,以便增强杂种的强有力的發育。

杂种优势及其在实践上的利用問題的历史上的新阶段、是由于杂种玉米的研究而开始的。这些研究揭發了控制杂种优势的途徑。在同一个种的自交系中創造遺傳性上这样的差異是可能的,它們的杂交能产生格外强大的杂种,这样,杂种的获得就帶有系統的和普遍的性質。

控制杂种优势的新方法是与用選擇和近亲繁殖方法所分离出的單株自交系的遺傳性改造相联系的。玉米是以自由異花授粉的方式自然地繁殖的,如果使它強迫自花授粉,則自花授粉以后的品种的任何植株,如果在以后的6—8代中專門用自花授粉的方法繁殖这个自交系,就能够产生近亲交配的自交系。自交系的純合性(遺傳性的同样性)是自花授粉的結果。因为杂合性的个体—不同近亲自交系的原始个体的遺傳特性是存在差異的,那末自然而然地,取自一个品种的

許多个体产生許多近亲自交系，它們的遺傳質彼此之間就有显著的差異。在这些自交系中进行選擇，能够分离出在这些类型彼此杂交的时候，具有产生特別有价值的杂种能力的类型。由于每一个自交系內純合性的緣故，植株的一致性很大。然而并不是所有的近亲自交系都具有产生强壯杂种的能力。仅仅是个别出色的自交系能够成为获得生产上有价值的杂种的来源。这样出色的自交系是由近亲繁殖和選擇創造的。用分析杂交的方法可以發現自交系在杂交时产生优良品質的杂种性能。在这种情况下，把大批不能令人滿意的自交系淘汰掉。分离出的自交系不同于工作开始时的全部大量近亲繁殖的自交系，可以把它們看作是选种上的近亲交配的自交系。这样的自交系所产生的杂种，其产量远远地超过普通品种，而且發育健壯的杂种因它的同一性而使人惊奇。杂种玉米的不倒伏性和强壯的杂种植株的一致性，为机械耕作和收获創造了特別有利的条件。在創造那些保証获得有价值杂种的近亲自交系的时候，選擇那些在杂种中能够加强杂种优势的性狀具有重大的意义，亦即是應該選擇在适应性、高度的結实性和一致的生長力上的性狀。除此以外，需要在这些性狀上进行選擇，性狀本身与杂种优势現象往往是没有直接关系的，但是如果被帶入杂种中，就会显著地提高它們的价值。在近亲交配的自交系中，專門的选种，使保証杂种玉米成效的多种多样的任务获得解决。由于这样选种的結果分离出了这样的自交系，就是在它們杂交的时候能得到对于旱、大風，对病害、虫害有抵抗力，含糖量高，含脂肪量高，醣、蛋白質、維生素含量高，沒有胡蘿卜色素的杂种，以兩個小果穗代替一个大果穗，便于应用机械收割的杂种。在这种情况下显然看出在近亲交配的自交系进行选种和获得杂种的

道路上，对玉米本性多方面的改造，实际上仅仅是开始，在我們面前有着广阔的前途。

杂种玉米的优越性是非常大的。社会主义劳动英雄 M. 欧捷尔内伊，C. 維什塔 克 和其他(里苏諾夫，1954)在应用普通品种的时候得到了 1 公頃 80—100 公担的产量。在普通的实践中应用杂种玉米是所有集体农庄和国营农場获得高额产量的最重要的条件。苏联在 1953 年 50 万公頃曾播种了 B. П. 索科洛夫的杂种。在德聶普罗彼特罗夫州玉米全部播种面积的 88% 播种了杂种类型。

杂种玉米的利益就是这样，目前在美利坚合众国的“玉米地带”全部播种的是杂种。1953 年杂种占美国全国玉米总面积的 85%。全国平均产量每公頃提高 15—25 公担。1953 年美国玉米的总产量 45 亿普特。由于利用杂种，美国 1953 年得到额外的玉米种子 18 亿普特。这比德国全部的谷物总产量还大。在 1946 年一年内美国由于杂种玉米的增产得到的收入有 7 亿美元之多，而估计作为创造杂种玉米的选种研究经费到 1946 年年底为 400—500 万美元。现在每年用去的玉米选种研究费大约为 700 万美元。最近的 10 年内杂种玉米在世界上许多国家的农业中占有极重要的地位。

创造杂种玉米的方法，从选种的普通工作中明显地分出去了。在这种情况下发生决定性影响的是应用实验遗传学的新法则。这些方法的创立及其在生产中的应用曾有过漫长的过程。在美国杂种玉米的应用用了 20 年的时间。这个工作约开始于 1930 年左右，在 1933 年杂种玉米占全部玉米播种面积的 0.1%，在 1937 年占 7.9%，在 1942 年占 46.4%，在 1949 年占 77.7%，在 1953 年占 85%。

约在 1930 年左右杂种玉米的研究工作在我国也开展了。

在 1925—1930 年之間的這一段時間里進行了特別龐大的近親繁殖工作，亦即近親交配或強制自交。但是從 1935 年開始，T.D. 李森科宣揚反對這些方法，並達到停止進行工作的目的。在 1939 年李森科聲言：“有些孟德爾主義的思想家說：‘就在我們這裡，由於李森科、普烈森特等人攻擊的緣故，選種站停止了用強制自交的方法進行工作，而在美國，根據一些論文的判斷，獲得了許多玉米強制自交——自交系的雜種品種。’……但是，給美國點頭的孟德爾主義者，我想指出以下幾點。1935 年以後，亦即在正如像我生活中第一次一般地宣讀‘強制自交’這個名詞以後一樣，只經過了仅仅四年，而在這以前 10—15—20 年的這段期間內，差不多全部研究異花授粉植物的選種站，都按照你們所謂的科學的指示大規模地研究強制自交的方法。成果在哪裡呢？”（1939，151 頁）。在 1935 年，李森科說：“人們保守強制自交許多年，幾十年。但是，在我看來，是徒勞無益的，如果在強制自交的情況下遺傳基礎浪費了，那末對工作能有任何好處嗎？”（1935，46 頁）。

當雜種玉米從試驗研究的階段開始走向我們集體農莊和國營農場大田時候的轉變關頭，李森科達到了停止工作的目的。現在，經過了 20 年，在美國利用同樣的方法（在我國也曾有成效地研究過）實現了雜種玉米的應用，並用這個方法創造了畜牧業的飼料基地以後，擺在我們面前的任務是要在最短時間內彌補過錯。

反對控制雜種優勢的遺傳學方法的鬥爭是建築在理論生物學領域中嚴重錯誤的上面。這些錯誤阻礙了上述工作，它使我國付出了很高的代價。假若 10—15 年以前創造和在實踐上應用雜種玉米的話，假若開展用原則上同樣的方法提高

許多其他植物和动物生产率的研究，可以肯定地講，在我們畜牧業上获得飼料、丰富谷物、获得醇类、人工橡膠等等的許多問題早就得到我們科学方面更大的援助。

杂种优势現象的研究，首先是由我国聖一彼得堡科学院院士 И.凱利列伊切尔在他的 1755—1766 年在彼得堡所进行的植物淵博的試驗中开始的，这是一个历史事实。由于他的花費在性和植物的杂交可孕性的經典研究，И.凱利列伊切尔創立了植物杂交的学說。他最早科学地揭發了杂种力的現象，証明第一代杂种强壯地生長，具有更大的寿命（продолжительность жизни），营养体强大地發育等等。И.凱利列伊切尔指出乔木树种的杂种优势作为例子，預見了杂种力在实践上的利用。在20世紀与“杂种力”術語同时得到傳播的还有它的同义字“杂种优势”。

达尔文的著作“植物的異花授粉和自花授粉的作用”对于进一步的發展杂种优势的問題，有着最重要的意义，在其中詳尽地指出了杂交对获得强大的、强烈地發展着的植物类型的巨大意义。在玉米上达尔文进行了他的部分試驗。

植物种的杂交和在这种情况下結合着来自不同亲本必需的性狀，并且表現出新性狀的强壯發育的杂种的利用，作为根本改造栽培植物的方法，曾由米丘林广泛地研究和利用过。米丘林研究的成效，有賴于他以無性繁殖的类型作为工作对像。用不同的类型和种有性杂交的方法，米丘林获得了出色的杂种，其特性用無性繁殖的方法在后代中保存下来了。

專門以有性方法进行繁殖的植物和动物杂种的利用問題，已如上述，是一个較复杂的問題。在这种情况下，在杂种后代中通常出現分离，并且它的出色性狀的綜合在不同的

后代方面分散开。这样一来，在这里就需要探討大量的获得每一次新的播种用的高品質杂种种子的方法，以便有可能在實踐上每一次都利用杂种本身，而不利用它們的很沒有价值的后代。

用單株选择的植株及其后代强制自花授粉的方法，在所有近亲繁殖的世代里进行精确地选择的条件下，所得到的选种的近亲繁殖自交系，是获得高品質杂种玉米的原始材料。近亲繁殖能引起植株明显地退化。甚至最好的选种的近亲繁殖的自交系与原始材料相比有一半的产量。問題来了，为什么选种的近亲繁殖自交系本身沒有高额的产量，但在彼此杂交的情况下能够产生产量最高的杂种玉米。这些現象的實質會由实验遺傳学的研究所揭發。曾經証明，只有用奠定近亲繁殖自交系基础的方法才能够分离品种的复杂的異質的遺傳性，得到單独的在生理上不同的同質的或所謂純的自交系。用选择的方法，选种家利用近亲繁殖的最早世代中的分离現象，改造自交系的遺傳性向人們所希望的方向改变，以便获得具有产生特別有价值杂种的能力的自交系。种的遺傳学的概念証明了，种或品种內，特別是玉米的任何植株在某种程度上由于它的異質結合性而是杂种。杂种玉米的全部科学基础在于探討使这种異質結合性，亦即遺傳性的丰富性，能够达到最大限度；这正是在生理上不同的，同質結合的，特殊选择的自交系的杂交所能达到的。由于杂交（圖1）杂种突飞猛进地获得显著丰



圖 1 A 和 B，兩個自花授粉自交系的植株；
AB，這兩個自交系之間的第一代杂种植株，單交杂种

富起来的遺傳性，远远地超过这个異質結合性一点也沒有被控制，而讓給偶然的異花授粉自由的品种中的任何植株的異質結合性。純的自交系由于同質結合性穩定地保持着它的特性，因此来自兩個近亲繁殖的自交系的杂种，实际上同样是異質結合的，这能創造出惊人的植株的整齐性，杂种玉米高產量的稳定性。在这样的杂种繁殖时产生复杂的分离，并且它們的后代变成为在遺傳性上特殊混合的品种。

在6—8代(为了在工作結束以前生产上的利用可以拿在所需性狀方面必需执行的选种的情况下的第一、第二、第三、第四及其他各代自交系)的期間內用强制自花授粉的方法創造所需要的近亲繁殖自交系的阶段是非常重要的、繁重的和复杂的。这个阶段与精确地試驗近亲繁殖的自交系有关，因为远不是任何自交系都能变成在杂交时有价值的成分。自交系杂交价值的測定只有通过分析杂交的方法所进行的直接檢查的試驗才有可能作出。杂种对国内个别地区的适应性應該是它的重要的特性。由于所有这些要求的結果，选种要从数千个已形成的近亲繁殖自交系当中的每一个經過所进行的自交系內選擇和精确的試驗以后获得仅有少数自交系在与其他自交系杂交的时候，表現所需要的出色的品質，并成为每年获得生产上的杂种种子用的有价值的原始材料。

近亲繁殖自交系的工作組織和杂种的获得應該普及于全部玉米分布区域的选种站，農業中的先进生产者在这种情况下應該实现統一的国家計劃。只有在这样的条件下，才能够在最短期間內解决苏联共产党中央委员会一月全体會議所提出的关于最快地过渡到用杂种种子播种玉米的任务。决不允许推广低价值的杂种，决不能再受欺騙，好像任务已解决了，这样的解决破坏杂种玉米本来观念的威信，获得任何高