

油料作物遗传育种 原理与方法

史雨刚 孙黛珍 杨进文 焦文英 著

中国农业科学技术出版社

油料作物遗传育种 原理与方法

史雨刚 孙黛珍 杨进文 焦文英 著

中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

油料作物遗传育种原理与方法/史雨刚等著. —北京: 中国农业科学技术出版社, 2009. 11

ISBN 978 - 7 - 5116 - 0065 - 3

I. 油… II. 史… III. 油料作物 - 遗传育种 IV. 565.032

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 215148 号

责任编辑 张孝安 赵 赟

责任校对 贾晓红

出 版 者 中国农业科学技术出版社

北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081

电 话 (010)82109708 (编辑室) (010)82109704 (发行部)

(010)82109703 (读者服务部)

传 真 (010)82109700

网 址 <http://www.castp.cn>

经 销 者 新华书店北京发行所

印 刷 者 北京富泰印刷有限责任公司

开 本 850 mm × 1 168 mm 1/32

印 张 15.75

字 数 380 千字

版 次 2009 年 11 月第 1 版 2009 年 11 月第 1 次印刷

定 价 30.00 元

————— 版权所有 · 翻印必究 —————

前 言

油料作物是我国的主要经济作物，在国民经济中占有重要地位。人们日常生活需要的食用植物油，以及轻化工业生产的各种油漆、涂料、烛皂、润滑油、甘油、燃料、香精、药物等所需的原料，大都来源于油料作物。迄今为止，全世界拥有产油种子植物 3 000~4 000 种，我国约有 600 余种，其中 386 种已由有关部门进行过含油量的测定和油脂成分分析，其中一、二年生草本油脂植物就有 140 多种。

改革开放以来，我国油料生产获得了长足发展，大豆、油菜、花生、芝麻等油料作物面积已达 3 200 万 hm^2 ，各种新品种的不断涌现，及栽培技术水平的不断提高，使得我国油料作物的产量不断提高，品质不断改善，油料生产已成为许多产区发展经济、致富农民的支柱产业。随着生产的发展，人民生活水平的提高，对植物油脂和脂肪酸品种需求量日益增加，现有几种传统的油脂植物已远远不能满足需要。这就必须对新油源植物进行研究，开辟新的生产基地。

所谓新油源植物从草本植物来说，就是除了传统的油脂植物（油菜、大豆、花生、芝麻、向日葵、胡麻等）以外，可以提供新油源的一、二年生草本油脂植物。主要有红花、油沙豆、小葵子、苏子、蓖麻、马泡瓜、薄荷、荆芥、小茴香等。从木本植物来说主要有世界四大食用木本油料即油茶、油橄榄、油棕、椰子等。总之，开展对各种油脂植物种植资源的收集、整理、鉴定和研究，因地制宜地广辟新的油脂植物，已提到议事日程。以传统

油料作物为主，多品种、多用途油料作物并存，是今后油料生产发展的必然趋势。

当前，市场经济的国际化新形势对油料生产提出了更高的要求。随着我国加入 WTO 及农业产业结构的进一步调整，发展优质产品，提高单产，增加经济效益成为今后油料生产发展的方向和目标。

为促进我国油料生产进一步发展，根据我们近年来的研究成果和油料生产上的新成果、新技术、新经验，参考有关科技资料，编著成了本书。本书概述了油料作物育种的遗传学原理，详细论述了我国主要油料作物遗传育种的成就、原理及方法，探讨了我国主要油料作物遗传育种的发展趋势。书中理论联系实际，文字通俗易懂，既可作为从事有关油料作物遗传育种科研人员的有价值的参考书，同时又可作为高等农业院校教师 and 学生的专业参考书。

本书共分 11 章，由山西农业大学博士导师孙黛珍教授组稿，在编著过程中具体分工如下：第一章、第四章和第七章由山西农业大学农学院遗传育种系史雨刚执笔；第二章、第三章和第九章由山西农业大学农学院遗传育种系杨进文执笔；第五章、第六章、第八章、第十章和第十一章由运城农业职业技术学院焦文英执笔。最后由孙黛珍教授负责总编撰。

本书在编著过程中得到了许多专家同行们的支持和帮助，在此一并致谢。限于作者水平，书中错误及缺点难免，恳请读者批评指正。

本书的出版得到山西农业大学博士启动资金的资助。

编著者

2009 年 9 月

目 录

第一章 油料作物遗传育种的遗传学基础	(1)
一、遗传学的基本概念	(1)
二、一对基因的杂交(分离定律)	(4)
三、独立分配规律	(5)
四、遗传结果的统计分析	(6)
五、基因互作	(10)
六、连锁遗传	(13)
七、细胞质遗传	(16)
八、基因突变和染色体变异	(17)
九、群体遗传	(24)
十、数量遗传	(29)
第二章 大豆遗传育种	(43)
一、国内外大豆遗传育种与生产概况	(43)
二、大豆遗传育种的基础研究	(51)
三、大豆的育种目标	(71)
四、大豆育种的途径与方法	(78)
五、大豆遗传育种研究新动向	(106)
六、生物技术在大豆遗传育种中的应用	(109)
七、大豆育种试验技术	(113)
八、大豆种子生产技术	(115)
第三章 花生遗传育种	(123)
一、国内外花生遗传育种与生产概况	(123)
二、花生遗传育种的基础研究	(130)

三、花生的育种目标	(148)
四、花生育种的途径与方法	(155)
五、生物技术在花生遗传育种中的应用	(169)
六、花生育种试验技术	(174)
七、花生种子生产	(175)
第四章 油菜遗传育种	(179)
一、国内外油菜遗传育种与生产概况	(179)
二、油菜遗传育种的基础研究	(187)
三、油菜的育种目标	(200)
四、油菜育种的主要途径与方法	(205)
五、生物技术在油菜遗传育种中的应用	(235)
六、油菜育种试验技术	(240)
七、油菜种子生产	(240)
第五章 芝麻遗传育种	(253)
一、国内外芝麻遗传育种与生产概况	(253)
二、芝麻遗传育种的基础研究	(260)
三、芝麻的育种目标	(272)
四、芝麻育种的途径与方法	(276)
五、芝麻育种试验技术	(295)
六、芝麻种子生产技术	(297)
第六章 向日葵遗传育种	(301)
一、国内外向日葵遗传育种与生产概况	(301)
二、向日葵遗传育种的基础研究	(307)
三、向日葵的育种目标	(317)
四、向日葵育种的途径与方法	(321)
五、生物技术在向日葵遗传育种中的应用	(335)
六、向日葵育种试验技术	(341)
七、向日葵种子生产技术	(342)

第七章 胡麻遗传育种	(348)
一、国内外胡麻遗传育种与生产概况	(348)
二、胡麻遗传育种的基础研究	(355)
三、胡麻的育种目标	(369)
四、胡麻育种的途径与方法	(374)
五、生物技术在胡麻遗传育种中的应用	(388)
六、胡麻育种试验技术	(393)
七、胡麻种子生产技术	(394)
第八章 蓖麻遗传育种	(402)
一、国内外蓖麻遗传育种与生产概况	(402)
二、蓖麻遗传育种的基础研究	(409)
三、蓖麻的育种目标	(416)
四、蓖麻育种的途径与方法	(418)
五、生物技术在蓖麻遗传育种中的应用	(425)
六、蓖麻育种试验技术	(430)
七、蓖麻种子生产技术	(431)
第九章 红花遗传育种	(436)
一、国内外红花遗传育种与生产概况	(436)
二、红花遗传育种的基础研究	(442)
三、红花的育种目标	(447)
四、红花育种的途径与方法	(449)
五、生物技术在红花遗传育种中的应用	(453)
六、红花育种试验技术	(454)
七、红花种子生产	(456)
第十章 油茶遗传育种	(459)
一、我国油茶遗传育种与生产概况	(459)
二、油茶遗传育种的基础研究	(461)
三、油茶的育种目标	(464)

四、油茶育种的途径与方法	(465)
五、生物技术在油茶遗传育种中的应用	(471)
六、油茶无性繁殖技术	(474)
第十一章 油橄榄遗传育种	(478)
一、世界油橄榄遗传育种与生产概况	(478)
二、油橄榄遗传育种的基础研究	(481)
三、油橄榄的育种目标	(484)
四、油橄榄育种的途径与方法	(485)
五、分子标记在油橄榄遗传育种中的应用	(487)
六、油橄榄的繁殖方法	(489)

第一章 油料作物遗传育种的遗传学基础

油料作物的遗传育种，就是改良与经济利用有关的作物遗传类型。要进行作物的育种工作，必须具备一定的遗传学知识，因此在这本书里，我们首先介绍与油料作物的遗传育种有关的遗传学知识。

一、遗传学的基本概念

(一) 基因型

生物体的基因构成称为基因型 (genotype)。基因型是生物性状的遗传基础，是性状表现的内因。

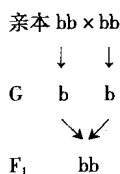
1. 纯合体

从基因构成来讲，如 CC、cc、aabb、AABB 等基因型，其共同特点是它们的等位基因是相同的，遗传学上称其为纯合基因型 (homozygous genotype)，具有纯合基因型的生物个体称为纯合体 (homozygote)。一个纯合体只产生一种配子，如纯合体 CC 只形成一种配子：C。

2. 纯系

丹麦遗传学家 Johannsen, W. L. 于 1909 年提出纯系学说，认为纯系 (pure line) 是指自花授粉作物一个纯合个体自交所产生的后代，纯系即由同一基因型构成的个体群。纯系内的个体间

交配，只产生与亲本相同的纯合子代，如：



3. 杂合体

从基因构成来讲，如 Cc 、 $Aabb$ 、 $AaBb$ 等基因型，其共同特点是它们的等位基因是不同的，遗传学上称其为杂合基因型 (heterozygous genotype)，具有杂合基因型的生物个体称为杂合体 (heterozygote)。杂合体可产生不同类型的配子，如 Cc 可产生两种配子 C 和 c ， $AaBb$ 可产生四种配子 AB 、 Ab 、 aB 、 ab 。

4. 杂种

基因型不同的配子结合产生的个体群称为杂种 (hybrid)。

(二) 表现型

表现型 (phenotype) 指生物个体的性状表现，如大豆的紫花、白花等，它是生物可以测量出来的特征及特性，是基因型和外界环境作用的共同结果。

1. 性状

性状 (character) 指生物体所表现出来的形态特征及生理特性的总称。这里的特征是肉眼可见的，如生物的外观，而特性需测量，如生物量。

2. 单位性状

在研究性状遗传时，为了方便，把性状总体区分成各个单位作为研究对象，这些被区分开的每一具体性状就是单位性状 (unit character)。如大豆的花色、种子的形状等。

3. 相对性状

同一单位性状在不同个体间所表现出的相对差异称为相对性

状 (contrasting character)。如大豆株高的高与低, 花色的紫色与白色等。

(三) 基因

基因 (gene) 这个概念比较复杂, 最初孟德尔把控制性状的因子称为遗传因子, 1909 年丹麦遗传学家 Johanssen, W. L. 提出了基因这个概念, 代替孟德尔的遗传因子。经典遗传学认为基因具有以下特性: 基因是一个功能单位, 它控制着正在发育的有机体的某一个或某些性状, 如红花、白花等; 基因是重组的结构单位, 是交换的最小单位; 基因是突变的结构单位, 是遗传物质进行突变的最小单位。这就是集功能、突变、重组三位于一体的基因概念。以后随着遗传学的发展, 对基因的认识不断深入, 分子遗传学认为基因具有可分性, 认为基因不再是突变和重组的基本单位, 提出了突变子和重组子的概念。又把基因划分成不同的类型, 如结构基因、重叠基因、隔裂基因、跳跃基因等。可见基因的概念及含义在不断地发生变化, 根据目前人们的认识, 基因的概念可概括为: 基因是能够表达和产生基因产物 (蛋白质或 RNA) 的 DNA 序列。

1. 基因的显隐性

在一对等位基因中, 只有在纯合状态下才能表达的基因称为隐性等位基因 (recessive alleles), 其控制的性状在 F_1 代不能表达, 该性状称为隐性性状; 而不论在杂合或纯合状态下都能表达的等位基因称为显性等位基因 (dominant alleles), 其控制的性状在 F_1 代可以表达, 该性状称为显性性状。这样的显隐性关系称为完全显性 (complete dominance)。

2. 不完全显性

如果杂合体的表现型介于显性和隐性纯合体之间, 即表现为中间类型, 等位基因间的这种关系称为不完全显性 (incomplete

dominance)。如红花 (CC) × 白花 (cc) → 粉红花 (Cc)。

3. 共显性

在杂合体中一对等位基因控制的性状都能够表达, 这种显性表现称为共显性 (codominance)。如白猪 (AA) × 黑猪 (aa) → 花猪 (Aa)。

4. 致死基因

当其发挥作用时导致生物个体死亡的基因称为致死基因 (lethal allele)。包括显性致死基因 (dominant lethal allele) 及隐性致死基因 (recessive lethal allele)。隐性致死基因只有在隐性纯合时才导致生物个体死亡, 如许多植物中的白化基因就是隐性致死基因; 显性致死基因在杂合状态时就可以导致生物个体的死亡。

5. 复等位基因

由于突变, 在生物群体中, 一个基因位点上的等位基因可能多于两个以上, 这样的等位基因系列称为复等位基因 (multiple alleles), 如烟草的自交不亲和性基因。

6. 基因等位关系的实质

显性基因与相对隐性基因之间的关系并非显性基因抑制了隐性基因的作用, 而是它们各自参加一定的代谢过程, 分别起着各自的作用。基因的显隐性决定于它们各自作用的性质, 决定于它们能否控制某种酶的形成。

二、一对基因的杂交 (分离定律)

(一) 一对基因杂交的基本类型

假定大豆籽粒的黄与绿由一对等位基因 Y 与 y 控制, 那么这一对等位基因可构成三种基因型: YY、Yy 与 yy, 它们的两两交配组合包括:

- (1) $YY \times YY \rightarrow YY$ (2) $YY \times Yy \rightarrow 1YY \ 1yy$ (3) $YY \times yy \rightarrow Yy$
(4) $Yy \times Yy \rightarrow 1YY \ 2Yy \ 1yy$ (5) $Yy \times yy \rightarrow 1Yy \ 1yy$ (6) $yy \times yy \rightarrow yy$

我们把不同基因型间的交配称为杂交 (cross)，杂交时如果以亲本 A 为母本，亲本 B 为父本，即 $A \times B$ 为正交 (direct cross)，那么 $B \times A$ 就称为反交 (reciprocal cross)；而相同基因型间的交配如上述的 (1) 型、(6) 型交配称为自交 (selfing)。在完全显性时，一对基因的杂合体自交，后代的分离比为 3 显：1 隐，其比例遵循孟德尔分离定律 (law of segregation)。分离定律的实质在于在减数分裂第一次分裂的后期，等位基因随着同源染色体的分开彼此分离进入不同的配子之中。

(二) 测交

在验证分离定律时，我们可用测交法。测交 (test cross) 指某生物体与隐性纯合个体之间的交配，如 $Aa \times aa$ 的杂交。测交可用来检验某基因型的个体所产生的配子的类型与比例，因为测交子代的表现型种类与比例是被测亲本所产生的配子种类与比例的直接反映。

(三) 回交

回交 (back cross) 指杂种一代与亲本之一之间的交配。可见测交从本质上来讲也属于回交。回交时用来进行回交的亲本称为轮回亲本，没有用来进行回交的亲本称为非轮回亲本。

三、独立分配规律

现在讨论两对及两对以上独立基因所控制性状的遗传，即所涉及的基因分布在非同源染色体上的遗传。双因子杂合体是两个基因位点的杂合体。由于减数分裂时非同源染色体在第一次分裂

中期在赤道板上排列具有随机性，后期就随机分离，载于这些染色体上的基因必然也随机分离，进入不同的配子之中，结果形成比例相同的4种配子。这种不同对等位基因的自由组合规律就是独立分配规律（Law of independent assortment）。

例如，豌豆的双因子杂合体 $YyRr$ （黄、圆）可产生四种相同比例的配子： YR 、 Yr 、 yR 、 yr ，这四种配子在形成下一代时将发生16种组合，产生9种基因型： $YYRR$ 、 $YYrr$ 、 $yyRR$ 、 $YYRr$ 、 $yyRr$ 、 $YyRR$ 、 $Yyrr$ 、 $YyRr$ 、 $yyrr$ 。完全显性时将有4种表现型。

对于 n 对基因，如果它们之间具有非同源非连锁的关系，那么其遗传同样遵循独立分配规律，多因子杂合体将产生 2^n 种配子，在形成下一代时将发生 4^n 种组合，产生 3^n 种基因型，完全显性时将有 2^n 种表现型。

四、遗传结果的统计分析

基因分离和自由组合，形成配子，配子随机结合，形成合子。在一定组合的交配中，不同的配子或不同的合子出现机会的多少是可以计算出来的。对一个事件发生机会的计算，就引出了一个概念，就是概率。概率（probability）是指一定事件总体中某一事件可能出现的几率。

（一）概率的基本定律

1. 乘法定理

两个或两个以上独立事件同时发生的概率等于各个事件发生概率的乘积。例如，植株在减数分裂形成配子时两个非等位基因同时进入某一雄配子的概率将是各基因概率的乘积： $1/2 \times 1/2 = 1/4$ 。

2. 加法定理

两个或两个以上互斥事件同时发生的概率等于各个事件各自发生的概率之和。例如豌豆子叶不是黄色就是绿色，那么豌豆子叶黄色和绿色的概率就是 $1/2 + 1/2 = 1$ 。

(二) 遗传比例的计算

1. 棋盘法 (表 1)

例如，豌豆杂种 $YyRr$ 自交后形成的合子基因型及其概率可用棋盘法表示为：

表 1 棋盘法表示法

♀ ♂	1/4YR	1/4Yr	1/4yR	1/4yr
1/4YR	1/16YYRR	1/16YYRr	1/16YyRR	1/16YyRr
1/4Yr	1/16YYRr	1/16YYrr	1/16YyRr	1/16Yyrr
1/4yR	1/16YyRR	1/16YyRr	1/16yyRR	1/16yyRr
1/4yr	1/16YyRr	1/16Yyrr	1/16yyRr	1/16yyrr

2. 直接用乘法定理

例如， $AaBb$ 自交子代中 $AaBb$ 基因型的概率 $P = 1/2 \times 1/2 = 1/4$ 。

3. 分歧法

例如，要确定 $YyRr$ 自交后代中 $YyRr$ 基因型的概率，可以先考虑单个基因位点的分离，即 Yy 自交 $\rightarrow 1/2Yy$ ， Rr 自交 $\rightarrow 1/2Rr$ ，那么 $1/2Yy \times 1/2Rr \rightarrow 1/4YyRr$ 。

4. 二项展开式

在公式 $(p+q)^n$ 中， p 和 q 代表独立事件的概率， n 为实验次数， $p+q=1$ ，即构成完全事件。二项式展开的公式为：

$$(p+q)^n = p^n + np^{n-1} + \frac{n(n-1)}{2!} p^{n-2} q^2 + \frac{n(n-1)(n-2)}{3!} p^{n-3} q^3 + \cdots + q^n$$

当 n 较大时，上式展开后较长，为了方便，对其中某一特定事件出现的概率，可用以下通式： $\frac{n!}{r! (n-r)!} \cdot p^r q^{n-r}$ ，式中 n 为事件总数， r 为某事件出现的次数， $(n-r)$ 则是另一事件出现的次数。例如，计算 YyRr 自交后代中有三个显性基因和一个隐性基因的基因型出现的概率，则是 $\frac{n!}{r! (n-r)!} p^r q^{n-r} = \frac{4!}{3! (4-3)!} (1/2)^3 (1/2) = 1/4$ 。

(三) 遗传学试验结果的评价检验

1. 取样理论

对于遗传学试验的结果可以假定一个理论预期值来说明。例如，在杂交后代中得到具有两类表现型特性的后代，一类数目较多，另一类较少，因而可以假定它们属于一对基因的分离，在这里两类个体的理论预期值比例应为 3:1。但在遗传试验中，观察值与假定的理论预期值常常是不完全一致的，或多或少地出现偏差。较小的偏差，可以认为不违背假定的预期值，可以用这一假定来说明试验结果，而偏差较大则不一定能够说明。一般试验的偏差大到 5% 的概率水平就被否定，即在这样的水平中，每 20 次试验结果中有可能肯定一次不太正确的结果或否定一次正确结果的错误可能，这个水平称为差异显著。如果要使试验结果有更高的准确性，则取 1% 的概率水平，在这样的水平中，每 100 次试验结果中仅有肯定一次不太正确的结果或否定一次正确结果的错误可能性，这个水平称为差异极显著。