

外籍学者讲学材料之一

果 樹 育 种

美国新泽西州立大学 L.F.霍夫教授

(1980.8.11.—9.2)

农业部教育局
北京农业大学

1980年10月

目 录

第一讲	引言.....	1
第二讲	桃的数量性状遗传和质量性状遗传.....	4
第三讲	抗病育种.....	9
第四讲	抗寒育种.....	16
第五讲	抗虫育种.....	21
	桃胚培养.....	23
第六讲	嵌合体.....	25
第七讲	突变育种.....	31
第八讲	新泽西州立大学果树育种情况介绍.....	36
第九讲	种质资源.....	40

第一讲 引言

您好！我想这是一个亚洲果树育种历史性的事件。今天在这里汇集了亚洲最多的果树育种方面的经验。这些经验都是从经验的交流中所取得的。在今后的三个星期里我想和每位共同分享我自己多年工作的经验以及包括在世界各国所看到的经验。我也希望能与你们共同享受你们多年的育种经验。今后三周将是很忙的。我想根据我的经验作个扼要的叙述。

果树育种工作者有决定未来果树生产的权利和责任。我们的工作获得对果树品种育种性状组合产生更富有营养的果实以及更美观的果实。此外，当我们得到新的性状组合时，把有利于果树生产性状组合扩大到新的地区，包括不太适合的地区。我想在培育新品种方面大体有四个阶段。

第一阶段是遗传性状的探索。在文献中搜集和确定遗传的变异。一般来讲，也就是文献所说，广泛搜集植物资源。不仅限于搜集也应包括引种及种质的保存。使其对人类发挥积极作用。当我们考虑种的遗传变异时，也应包括利用诱变因素去增加遗传变异。在文献中很强调植物的采集，困难越大，地区越远，越吸引人。但是实际上能把各地的植物种质资源（种子，接穗）进行交换就可以更有效地得到遗传变异。我希望在三周内我们能够充分利用时间进行种质资源的交换。也就是说，通过交流经验，把中国的种质资源和世界各地的种质资源共同进行交换。

第二阶段是育种工程或基础育种

我们常常不能把所有需要的优良性状在一种植物中马上找到，而是需要做很多工作，把许多性状组合到一种植物中去。这种工作要求几代人的工作，进行杂交和筛选。比如桃子一代需三年，苹果需要四、五、六年。这对育种工作来说，需要相当长的时间。如种间杂交就要求更长的时间。因此，一个人的生命是很不够的。但育种工作者在同一目标下，进行协作，时间则是可以缩短的。

最近，遗传学家和生物化学家工作的发展如原生质的融合，去氧核糖核酸的组合，这些成就使果树育种工作的时间可以缩短些。

第三阶段是最吸引人的也是容易出成果的实用育种。实用育种是把具有我们所需要优良性状的两个亲本进行杂交而得到新的品种。即使如此，也很难依靠自己力量去完成，而需要与国内外育种工作者进行材料的交换。材料交换是彼此的，既需要别人的材料，也应乐于把自己材料贡献给他人。

第四阶段是品种比较试验：品种比较试验应在不同生态条件下来进行。因为有些品种在一个地区表现不好，而在另一个地区则可能表现较好。例如我育过的一些品种在新泽西州表现不好，而送到意大利朋友那里则表现非常好。为了能最大限度地利用杂种，把这些材料送

到其它地区进行品种比较试验是很必要的。

最后一个考验是生产。

一个果树育种工作者应知道哪些知识和应该受到哪些训练。需要知道的知识和训练是很多的。为了进行有计划地培育具优良性状组合的新品种，首先应该知道果树生产的总的生态学，包括自然生态学，社会生态学，经济生态学。当培育一个新的产区的新品种时，了解生态学更为必要。此外，要有各种知识，品种知识，也要了解土壤、气候条件，而且要知道运输，贮藏、销售问题，这才能得到人们所需要的新品种。虽然还没有人做到这样完善，但作为一个果树育种工作者一定要力争具备这些知识。如在遗传学方面要有很好的训练，包括分子遗传学、细胞遗传学，生物化学、植物生理学、包括组织培养，植物病理、植物解剖、发育形态学，另外还要知道植物分类和生物统计。育种工作者应当在多学科方面有较好的训练，才有可能解决遇到的问题。对一个育种工作者的训练要求比较广泛些，但是必须在某一个领域里受到很好的训练，才能完成育种工作计划的远见。然而在育种计划中单靠个人了解有关这些知识是比较困难的。而是要求对有关学科具有一定的了解。当出现问题时，可以有关学科及和有关学科专家进行讨论。例如有了植物病理知识，就可以说服植物病理学家来帮助进行果树抗病育种工作。应该强调的是与其它学科的协作，不应理解为帮助，而是为了一个共同目标而工作。例如果树育种与植物病理协作是为了抗病育种。以我自己来讲，在培育抗苹果黑星病中（苹果黑星病在美国比较严重，与我国苹果腐烂病一样地严重——沈隽教授解释）经过了25年的艰苦工作获得的抗病品种都是与病理学家合作的。在发表的20篇论文报告中其中只有一篇报告是我的名字写在前面。病理学家并不会吃亏的。如果病理学家单搞，可能育出一个抗病品种，但品质不一定好。反之，果树育种者单干，新品种品质虽好，但不一定抗病。因此，我们强调不同学科的协作，这话并不过头。

对果树育种工作者要求要具备这么多知识，而育种工作又需要很多年份，一些年青人可能害怕，想到改行。但是对一个有勇气有远见的年青人来讲，他可以看到把许多性状进行新的组合，这种工作是能够做到和可以满足自己要求的。世界所有育种工作者认识到不能依靠个人来完成育种工作，必须进行协作分享成果。一个育种工作应认识到自己是世界育种工作大家庭中的一员。他可以有可能会取得世界各地的种质资源。在最近五年内世界育种工作者在开始工作时就可以得到世界的种质资源。

作为一个果树育种工作教师，我想有四个阶段的工作：

第一，他要有能力在杂种后代中辨别新的性状组合，这些性状组合对他是很很有用的。可以进行筛选。对一个年轻工作者来讲，他需要得到比他富有经验的人的帮助。我想一个有经验的青年，他有可能比一个教授能够更好地完成教学工作。当然他应当知道过去的经验。这些经验可以通过书本、文献、专业性会议以及和同事者交谈，通过各种渠道而取得这些经验。

第二，一个年轻工作者，在某一地区开始工作时，他应当知道那些种质资源对他更有用。我在果树育种教学有35年的经验，我的经验是，每一这年轻工作者很重要的一点是应该很谦虚。当然他自己应该是努力地学习。同时对其它学科工作者应当尊重。在进行育种工作时应当永远“不满足”，（Unhappy）也就是永不满足现状。在遇到新的挑战时应勇于去应战。必须相信能比其他人会做的更好。

第三是应当了解很多知识，艰苦地工作。应该比年老者做的更好。

我们一定要谦虚，永不满足现状，要有自信心，相信自己会把工作做的更好。

在我的一生工作中，我很幸福有能力很强的学生。实际上我可以这样说，在我培养的学生方面的成就，超过我在育种工作上的成就。虽然我在育种工作中培育了三十几个生产上推广的新品种，但在培养人方面我在十七个国家中培养了五十几个果树育种工作卓越的学生。

现在让我们回到开始时所说的，一个果树育种工作者有责任、有权利决定未来的果树生产。一个育种者及其协作者，在四个阶段中拥有丰富的材料供世界各国所利用，我想他们也有责任把他们丰富材料贡献出来能够最大限度地为各国所利用。对我来说，我最满足的和最幸福的是把这些材料给年轻人共同享受共同利用。

对经验较少的人来讲应当有雄心壮志，要有一个取得经验的愿望。应当有决心和愿望为全世界服务。在许多经验中非常重要的经验是，也是教师没法教的，就是他所在地区果树生产的经验。这些经验只有在实际工作中才能得到。

协作可以由政府制定或由领导决定，但真正的协作来源于协作者真诚的愿望共同地协作。对同事能够尊重，有信心地工作，为社会为人类作贡献，他们就有条件进行协作。

当你想到育种工作是艰苦的工作，在遗传学方面还有些捉摸不定，育种工作又需要很多年，这样可能会想到对育种工作的要求要有耐心。但我说不是要有耐心，相反而是非常性急，永远性急。

在今后的三周内，希望有机会互相交流经验。我所要讲的题目就是在果树育种中要了解的一些重要问题。在每一个题目中有许多不同的内容，我希望所讲的内容和你们自己的实际工作结合起来。希望把你们的工作计划提出来讨论，把中国果树育种工作向前推进。

为了做好这工作，需要世界的遗传变异和育种工作经验，这正是我要帮助你们所要做到的。在这三周内，我要把我四十年的工作经验连同各国工作经验和你们共同来分享。因此，讨论时间可能与讲课同样重要或更重要。谢谢！

第二讲 桃的数量性状遗传和 质量性状遗传

今天上午准备讲讲遗传学方面的基本方法问题。遗传工程是遗传学中的一些新的内容，但这里必须从遗传的基础讲起。我准备以桃 (Peach) 和油桃 (Nectarine) 的杂交育种为例，联系实际加以讲解。

亲本的一个是桃子品种肥桃 (Fei Tao)，白肉，粘核，不溶质，果实大 (8 cm)，成熟晚，(9月14日)，没有香气。另外是我的一个油桃品种 NJN₇₂，黄肉，离核，溶质，果实小 (4.5cm)，成熟很早 (7月5日)，有香味，品质很好，但不耐运输贮藏。

我的育种目标是：要培育白色 (黄色) 的大果型 (7.5cm) 油桃，成熟期要求很早，要在6月21日成熟。这样早熟的桃子，要使果实大小达到8 cm是不可能的，但要达到7.5cm还是可能的。

(一) 一对基因控制粘离核的遗传规律：

从遗传学上看，控制离核、粘核性状是一对等位基因，即粘核和离核两个基因是在一对染色体一端相互对应的同一位置上，离核是显性基因，粘核是隐性基因，当它们进行杂交时，子一代 (F₁) 就得到显性基因和隐性基因的杂结合。

$$\begin{array}{ccc}
 FF & \times & ff \\
 & \downarrow & \\
 F_1 & & (Ff)
 \end{array}$$

F₁自交时产生和 f 两类配子，在F₂中，它们组合成如下的形式：

	♂	F	f
♀		FF	Ff
	F	FF	Ff
	f	Ff	ff

F₂ 的基因型有FF、Ff、ff三种

F₂ 的表现型为3个离核，1个粘核。

(二) 两对基因控制有毛、无毛、白肉、黄肉的独立遗传规律：

例如有两个桃的品种；一个表现为有毛 GG，白肉 YY；一个表现为无毛 gg、黄肉 yy、G和g是一对同源染色体上的两个等位基因，Y和y是另一对染色体上的另一对等位基因。两者杂交之后，产生子一代 (F₁) 杂合体，基因型为 GgYy。F₁ 自交时产生GY、Gy、gY、gy四类配子，成对基因分离，不成对基因自由结合，其结合子的组合形成如下表。

F₂的基因型为9种，(GGYY、GgYY、GgYy、ggYY、ggYy、GGYy、GGyy、Ggyy、ggyy)，它的表现型为4种 (G—Y—G—yy, ggY—, ggyy)，比例为9 : 3 : 3 : 1。

	♂				
		GY	Gy	gY	gy
♀					
	GY	GGYY	GGYy	GgYY	GgYy
	Gy	GGYy	GGyy	GgYy	Ggyy
	gY	GgYY	GgYy	ggYY	GgYy
	gy	GgYy	Ggyy	ggYy	ggyy

(三) 两对基因控制离核、粘核；溶质、不溶质的连锁遗传规律：

在同一对染色体上，离核（F）和粘核（f）为两个等位基因，溶质（M）和不溶质（m）为另一对等位基因。在杂交时离核和溶质连锁结合成一组（FM），粘核和不溶质连锁结合成一组（fm）。另外各基因间还可能发生交换，形成粘核、溶质的组合（fM）和离核、不溶质的组合（Fm），两个组合的交换率为16%。（fM和Fm各为8%）。未交换的FM和fm则占84%。（FM和fm各为42%）。这些配子组合形式如下：

	♂				
		FM 42%	Fm 8%	fM 8%	fm 42%
♀					
	FM 42%	FMFM17.64%	FMFm3.36%	FMfM3.36%	FMfm17.64%
	Fm 8%	FMFm3.36	FmFm0.64	FmfM0.64	Fmfm3.36
	fM 8%	FMfM3.36	FmfM0.64	fMfM0.64	fMfm3.36
	fm 42%	FMfm17.64	Fmfm3.36	fMfm3.36	fmfm17.64

FM, fm 是两对连锁基因，在传学上是很重要的，他们的连锁组合比率，即杂交后代的表现型为12 : 1 : 3，组合的情况如下：

离核溶质 FM为67.64%	} 75%	12
离核不溶质 Fm为7.36%		
粘核溶质fM为7.36%	→	1
粘核不溶质fm为17.64%	→	3

其中 Fm的基因型本为离核不溶质，但因显性上位作用，不能表现出来，故仍列入离核溶质（FM）中。

(四) 多基因遗传规律（数量性状的遗传）：

即控制某种性状的基因不是一个，而是许多个。其中有许多主基因，还有许多附加基因（或叫修饰基因），共同支配某种性状，出现连续性变异。如果实的成熟期、大小等都受它的制约，出现连续性变异。我的一个桃品种成熟很早，在6月21日成熟，而肥桃(Fei Tao)在新泽西洲成熟很晚、9月中旬才成熟，他们之间的不同品种，成熟期分别在6.21；7.19；8.2；8.16；8.31成熟。因此桃子的成熟期在新泽西洲共分为7个时期，这7个成熟期即属于连续性变异。根据 C. H. Bailey 研究这一连续性变异，是由6个属于显性的主基因（Sm₁Sm₁ Sm₂Sm₂ Sm₃Sm₃）和另外一些修饰基因决定的。每一主基因可以影响成熟期两周，即每失去一个主基因（Sm₁）成熟期即向后推迟两周，当6个主基因全部失去后，桃

子的成熟期即推迟到最晚的一个成熟期，详细情况如下表。

即 9 月 14 日肥桃 (Fei Tao) 各时期失去显性基因的情况如下：

果实成熟期	控制成熟期基因的组成			显性基因数
6 月 21 日	Sm_1Sm_1	Sm_2Sm_2	Sm_3Sm_3	6
7 月 5 日	sm_1Sm_1	Sm_2Sm_2	Sm_3Sm_3	5
7 月 19 日	sm_1sm_1	Sm_2Sm_2	Sm_3Sm_3	4
8 月 2 日	sm_1sm_1	sm_2Sm_2	Sm_3Sm_3	3
8 月 16 日	sm_1sm_1	sm_2sm_2	Sm_3Sm_3	2
8 月 31 日	sm_1sm_1	sm_2sm_2	sm_3Sm_3	1
9 月 14 日	sm_1sm_1	sm_2sm_2	sm_3sm_3	0

在此七个成熟期方面，可能会提前或推迟一两天的时间，这是由于修饰基因的影响所造成的。

关于果实大小方面的变异，和成熟期的情况相似，也是由数量性状遗传决定的，但它的遗传基础比较复杂，因此在这方面我还没有确切的研究结果。

我的油桃 NjN_{72} 在 7 月 5 日成熟。用它和肥桃 \times 油桃的 F_1 进行回交时，得到了离核，溶质的黄桃。母本肥桃的果实大型为 8cm；父本 NjN_{72} 、果实小形为 4.5cm，父母本果实大小的算术平均数为 6cm，它们的 F_1 果实为 5.72cm（果实大小是用纵径、横径、侧径三个方位的平均数表示的）。

我们的育种目标是希望培育出在 6 月 21 日成熟，果实大小为 7.5cm 的桃子品种。根据前面讲到的，成熟期是数量性遗传，是由多基因控制的，果实大小一般接近双亲大小的几何平均数，属中间类型，为杂结合。在 F_2 中得到 3 个毛桃 1 个油桃，3 个白桃 1 个黄桃，12 个离核溶质，3 个是粘核不溶质，一个粘核溶质共 16 个，即要有 5 个后代才能得到一个不溶质桃。

要得到一个早熟个体，则需要 64 个杂种后代。要得到一株果实大小为 7.5cm 的个体，也需要 64 个杂种后代，因此总共需要 327,680 株杂种才能完成整个育种任务，然而要得到这样多的杂种实生苗，显然是不容易的，因此需要研究简便的方法以减少杂种后代数量，提高育种效果，同时也节约育种的开支。

我用 NjN_{76} 和基因型是 $ggyy\ fmfm\ sm_1sm_1\ Sm_2Sm_2\ Sm_2Sm_3$ 7 月 19 日成熟，果中等大小 (6cm) $A_1A_1A_2A_2q_3q_3$ 与另一个亲本重交，可以把所需要的杂种实生苗减少到 512 株，（见下图，因此有 720 株就够了。这样便可选出在 7 月 5 日成熟，果实 6.7cm，果肉为不溶质粘核的单株。

肥桃的基因型： $GGYy\ fmfm\ sm_1sm_1\ sm_2sm_2\ sm_3sm_3\ A_1A_1A_2A_2A_3A_3$

油桃 (NjN_{72}) 的基因型： $ggyy\ FMFM\ Sm_1sm_1\ Sm_2Sm_2\ Sm_3Sm_3\ a_1a_1a_2a_2a_3a_3$

F_1 : $GgYy\ Fmfm\ sm_1sm_1\ Sm_2sm_2\ Sm_3sm_3$

$Sm_1sm_1\ Sm_2sm_2\ Sm_3sm_3\ A_1a_1A_2a_2A_3a_3$

从 F_1 自交要得到无毛黄肉粘核、6 月 21 日成熟 7.5cm 大小的新品种机率是：

$$\begin{array}{cccc}
 \text{ggyy} & \text{fmfm} & \text{Sm}_1\text{Sm}_1 & \widehat{\text{Sm}_2\text{Sm}_2\text{Sm}_3\text{Sm}_3} & \text{A}_1\text{A}_1\text{A}_2\text{A}_2\text{A}_3\text{A}_3 \\
 4 \times 4 & 5 & & 4 \times 4 \times 4 & 4 \times 4 \times 4 \\
 \frac{1}{16} \times \frac{1}{5} & \times & \frac{1}{64} & \times & \frac{1}{64} = \frac{1}{327,680}
 \end{array}$$

如用下列组合，进行重交机率为：

$$\begin{array}{cccc}
 \text{GgYy} & \text{FMfm} & \text{Sm}_1\text{sm}_1 & \text{Sm}_2\text{sm}_2 & \text{Sm}_3\text{s}_3 & \text{A}_1\text{a}_1\text{A}_2\text{a}_2\text{A}_3\text{a}_3 \\
 \text{ggyy} & \text{fmfm} & \text{sm}_1\text{sm}_1 & \text{Sm}_2\text{Sm}_2 & \text{Sm}_3\text{Sm}_3 & \text{A}_1\text{A}_1\text{A}_2\text{A}_2\text{a}_3\text{a}_3 \\
 & & \downarrow & & & \text{A}_1\text{A}_1\text{A}_2\text{A}_2\text{A}_3\text{a}_3 \\
 & & \text{Sm}_1\text{sm}_1 & \text{Sm}_2\text{Sm}_2 & \text{Sm}_3\text{Sm}_3 & \\
 2 \times 2 & 2 & & 2 \times 2 \times 2 & & 2 \times 2 \times 2 \\
 \frac{1}{4} \times \frac{1}{2} & \times & \frac{1}{8} & \times & \frac{1}{8} = \frac{1}{512}
 \end{array}$$

前天去四季青公社参观，他们送我几个桃子，由于果实还不热，果肉很硬，现在还放着等它后熟。桃子果实的品质，必须在树上充分成熟才能表现出来。最好的生食品种，成熟后水分很多的不溶质桃。这种性质在遗传上是受多基因控制的，容易在7月分得到。8月成熟的桃子多是离核，而早熟桃多为粘核，有时也有半离核，希望早熟桃也能获得不溶质。因为桃子在果实大小的遗传小果为显性，所以在一次杂交中难以得到果实很大的类型。一般情况下需杂交三代（每代三年）才能得到果实7.5cm大小的后代，但如用上述重交的方法，七年便可以达到的目的。

我们要进行育种，就需要有遗传方面的知识。如果我们高等学校和科研单位能很好的协作，就能在较短的时间内获得更大的效果。果实大小，成熟期等方面的性状可从表现型上看出但要研究遗传方面的内在特性是比较困难的，然而从育种要求看，比较容易如选择早熟的特性的就需要选配适宜的亲本相互结合就可以。

果树和大田作物不一样。如玉米进行近亲交配，可以得到较好的后代，但要得到稳定的品种，必须进行连续几代杂交后代的选择。而果树在杂种一代中，如能得到具有优良性状的个体，便可用无性繁殖的方法稳定其性状，扩大繁殖系数，使其迅速成为一个新的品种。它的缺点是一代杂种结果的时间较晚，如草莓需要二年，桃子需要三年，苹果则需要4—5年以上。因此应和植物生理学家合作，共同研究缩短童期的问题，无论从时间和经济上说都是需要的。

果树本身是杂合体，所以需要从许多杂种个体中选择理想的基因组合。要寻找纯合基因型的类型作为亲本，通过杂交进行基因的重新组合，以获得符合要求的杂种后代。如肥桃就是基因纯合型，原来就是大果型的品种，而我的油桃品种 NjN₇₆，则是化了25时间，用杂交方法育成的一个早熟品种，它的果肉黄色，不溶质，早熟，果实较大，有了这个品种，就可把它作为重复杂交的亲本，从而育成更早熟的大果型品种，省钱省事，可以更有效的进行育种工作。育种工作的未来—分子遗传学。正在进行原生质融合，即把一种生物的原生质转移到另外一种生物的原生质上。这是一种完全的无性过程，因此后代没有分离现象。它会帮助我们更好的创造新的品种。在考虑抗病性，抗虫性，抗寒性的育种工作时，如能从野生植物上转移具有抗性的原生质到栽培性强的品种上，便可迅速的得到抗性强的的大果型品种，因此在

这方面，应该有更多的人进行工作。但这毕竟是新的研究领域，还不能因此取消常规的杂交育种方法，它只能在压缩育种的工作量上和加速实现育种目标方面起到自己一定的作用。还有一个想法，即杂交时可以用晚熟品种作母本，以便得到容易发芽的种子。早熟品种的种子不易萌发，可以用组织培养和胚培养的方法进行育种，但早熟品种有很好的花粉可以用作父本，这在桃、梨上都是适用的。

第三讲 抗病育种

今天上午准备讲抗病育种，但不能在这么短时间内详细把抗病育种讲完全，因此准备扼要地把我自己在培育抗苹果黑星病育种经验说说，我希望在明天讨论时您们可以提出关于其他果树抗病育种的问题。

这里有一个很重要的原则需要记住，寄主和病原菌之间有一个相互作用，不管是寄主或病原菌，它们都是活的生物体，它们也有遗传上的变异。因此，在制订抗病育种计划时，必须考虑寄主具有变异性，病原菌本身也具有变异性。因此，我们必须熟悉病原菌有微小表现上的差异或寄主本身的微小变异。我是果树学家，当然对果树品种是很熟悉的。也很幸运，在开始进行抗病育种计划时，希尔博士对苹果黑星病也很熟悉，病原菌有它自己的生活史，需要有一个有性的世代，然后在每一年春天它要释放成千成万的孢子，来进行它的有性世代。我想举两个故事：在第二次世界大战后不久，1949年，南斯拉夫一位博士访问了我，他从美国收集了很多果树品种，其中包括旭。旭这个品种很有名，具有优良品质这一点在美国是很有名的，但对黑星病抵抗力很弱这一特性也是很有名的。在1954年，我有机会去访问南斯拉夫，有机会见到这位南斯拉夫博士，他反映旭在南斯拉夫表现很好，品质和抗黑星病都很好，原来在南斯拉夫山区是栽培美国和欧洲不抗黑病的品种。旭在南斯拉夫山区长得很好，很抗黑星病，所以南斯拉夫计划大量发展旭这个品种，因为不需要有许多防治黑星病的设备和药剂的投资。他征求我的意见，我就提了两点建议：一是必须配备授粉树，二是必须购置安排防治黑星病的药剂。他说：“很感谢你的意见，我们可以接受配置授粉树的建议，但购买药剂还要等一等，因为现在还没有黑星病”。但六年后，在1960年，南斯拉夫专家说：

“我现在要赶快买防治黑星病的药剂。因有很高产的旭，但也有一个很难以控制苹果黑星病的旭。”这就提供了一个事实：苹果黑星病有很大的遗传学上的变异。在南斯拉夫的黑星病遗传性的基因型，很适合于浸染欧洲品种基因型的条件，旭有很强烈的抵抗其他遗传型黑星病的病菌。在开始的时候，没有新型的黑星病能够侵染旭，但经过3~4年的有性世代，发生遗传性上的变异，产生了能够侵染旭的黑星病病原菌的基因型，它就产生了变异了的、能够侵染旭的黑星病基因型，那么这果园中的黑星病也就感染了旭。在这么大的黑星病的群体中，不是所有的都起了变化，而是大群体中有一部分产生了遗传学上基因的变异能够侵染旭。基因型的改变，是通过黑星病几个世代的有性孢子，而产生了新的基因型病原菌。我准备告诉你们另外一个故事：我有一个很好的波兰的朋友别尼翁切克博士，他也是象我和沈先生那样的好朋友。不久前，别尼翁切克博士到苏联哈萨克的阿拉木图，在此地区他们长时期栽培自己本地地区的品种，当地的苹果个头也不太大，品质也不怎么好，那里只能栽培这样的品种。五十年前他们又从欧洲引进了苹果——是不抗黑星病的品种。引进的欧洲苹果，他们

很喜欢它，因为品质很好，另外又因为它抗黑星病——而且在阿拉木图抗黑星病。虽然在阿拉木图当地的苹果品种是不抗黑星病的，但欧洲引来的苹果品种却一直保存抗黑病，未受感染。没有任何方法来解释，不知怎么回事。别尼翁切克博士访问阿拉木图时，当时苹果开始放叶，地面还复盖着雪，因此使黑星病没有条件在土壤中完成其有性世代。在阿拉木图，黑星病病原菌的孢子在春季必须在新梢上居住——春季释放出孢子，这是无性的过程，没有可能来完成它的有性世代——因为没有机会。当地当然有完成有性世代过程的黑星病，而这种从欧洲引入的品种，病菌却不能完成有性世代，不能产生基因型的变异，也就没有形成病原菌新种的机会。有一次，冬天把欧洲的品种冻死了，他们为了很快增加这欧洲品种的产量，就从欧洲直接购入苗木。我们可以知道，他们从欧洲第二次购入苗木，同时也就输入了黑星病病菌。结果，他们虽然增加了欧洲品种的产量，但同时跟苗木一起进来的苹果黑星病也大量繁殖起来了。

现在来讲一讲关于病原菌在所有作物上生殖的基本原理、在美国，异品种授粉的作物，象大田的玉米。而小麦是自花授粉作物，它从墨西哥到美国，具有广泛分布的锈病，容易受锈病的侵染，而异花授粉的玉米不易受锈病的侵染。（沈先生插话：这几年美国的玉米用自交系进行杂交，其基因型是一样的，这些玉米很容易在一年之内被一种病毁灭掉。）所有异花授粉的玉米在遗传上变异性是大的，是可变异的。而自花授粉的小麦在遗传上是有一致性的。假如有锈病的病菌，则可以从墨西哥到美国到加拿大把小麦都毁灭掉。玉米是异花授粉的，基因型不是一个，是杂合的，新的病菌的出现，不可能把大地所有的玉米都毁灭。自交系的杂交玉米在遗传性上是很一致的，故自交系的玉米出现了一种病害，所有的玉米很容易毁灭。过两年后，可以再培育出新的，很快就恢复在地里种植。而小麦，要考虑有没有新的病菌能够侵染它。大田作物可以每年有意识、有计划地进行育种。

现在让我们讲讲苹果，还是谈旭，它是无性繁殖系，世界上所有的旭都是同一基因型，是一致的，如病菌侵染了一株，则所有的旭都可被侵染，但在果园里栽培希望寿命长，能栽培20年，甚至100年则更好。我们考虑无性繁殖系时要考虑长期的。黑星病的有性世代发生时候次数多，遗传型的变异则多；还有其他许多病，在生活史有性世代发生次数少，则遗传性的变异也少，在自然界传播慢些。如小麦锈病传播就比较远，传播好多好多英里。锈病病菌在一年中，能从墨西哥经过美国一直传播到加拿大。而苹果黑星病病菌传播不足1英里，在土壤中的病菌移动更慢，需要通过雨水的流动而传播，当然也有机会，如通过汽车，飞机携带传播得很远。细菌性病害不通过有性世代传播，所以细菌性病菌不易发生变异的机会。但细菌性病原菌也可以通过有性的办法来出现新的小种，在新泽西州有一个桃的病害——叶斑病，就是这样来产生的。

幻灯片1：抗黑星病的育种目标：

目标是扩大（发展）抗病性的品种，就是培育抗病的、大果的、外观好、高质量，比不抗病的品质好，即有竞争能力的品种。

在美国，果园中要应用大量喷药的器械和药剂，美国商人不希望有抗病品种，有抗病品种则没有人买他们的药，而且栽培苹果的人也多起来，这是资本家的想法。假如能育成有抗性的品种，成本低些，产品销售也可便宜，不用花那么大本钱。假如我们育出的抗病品种是

比较好的，作为优良的果品，就可以降低成本。这是社会生产学的一部分，栽培者的一种想法。栽培苹果如不存在有黑星病这个问题，他们就很高兴，栽培者必须有一定的经验。

幻灯片 2：抗黑星病育种的协作计划

1943年——伊利诺斯大学

1945年——普尔德大学

1948年——鲁杰斯新泽西州立大学

1972年——圣、吉安魁北克研究站

在1943年，开始进行抗黑星病育种计划的合作，在果园中苹果叶片因黑星病的侵染而全部脱落，当时我需要有一个很好的植保工作者帮助我，因此在1945年和普尔德大学的希尔博士和在伊利诺斯大学的果树工作者一起合作进行育种计划。1948年我到新泽西州鲁杰斯大学继续进行抗黑星病的育种协作计划，在三个大学里我建立了一个协作基础。1972年，在加拿大一个实验站我的一个学生也参加了此项协作。

幻灯片 3：程序

杂交——每个试验站

实生苗的鉴定——普尔德大学

田间栽植——每个试验站

果实评价——每个试验站

每年计划讨论会

幻灯片 4：工作方面

1. 研究寄主和病原之间的关系——普尔德大学

2. 抗病实生苗的发育——三个试验站

3. 在两个选系里，发展高敏感的选系来用作回交的亲本——鲁杰斯大学

关于寄主和病原菌之间的关系，是在普尔德大学和植保学家共同进行的，杂种实生苗在三个单位同时栽植。在鲁杰斯大学，我们有责任育成好的品种(亲本)。假如只用目前标准品种如元帅进行回交，不可能得出抗病品种。假如从旭这样的品种开始，不可能得出比旭好的品种，用元帅则不可能得出比元帅好的品种。栽新的抗黑星病的实生苗必须比旭和元帅好，有抗性的，才能拿出去栽植。在普尔德大学有个植保权威来领导，制订植病方面的研究计划。我们在鲁杰斯大学的协作计划是育成比原来抗性更好的品种的计划。(沈隽先生插话：问题在第三上，鲁杰斯大学，他的责任除了培育、筛选抗病的杂种实生苗以外，还要培育另外的亲本，这种亲本具有非常好的果实品质，但不抗病。原因是什么？用原来标准品种旭或元帅作亲本进行回交，和第一代杂种实生苗回交，得到的品质不能超过旭和元帅。现在鲁杰斯大学，他要自己育成一个新的品种，品质要比原来的标准品种旭和元帅还要好，虽然不抗病，目的是为了第二次杂交。所以这个概念对我们讲比较生疏，因为我们做杂交，做一次也就希望完成任务了，他们的概念不同，他们要做两次杂交，三次杂交，事实上他们做了好几次杂交，也有回交的，也有另外和别的亲本杂交的，下面他会讲到许多问题。所以刚才他讲的

那段话是第三个工作，他要找一个好的亲本，这个亲本不抗病，但品质非常好，目的为什么呢？那是为了再次进行杂交，和抗病的第一代杂种进行杂交，得到第二代杂种。得到第二代以后他还不满意，还要得到第三代，目的是作为一个亲本）。

我们有两个同时进行的计划：第一是培育抗病性强的后代。第二是创造一个新的、重新组合的更好的品种计划（指具抗病性、良好性状的这样一个品种）。

幻灯片 5：果树育种

1908年时用多花海棠 (*Malus floribanda*) 和瑞光杂交，得出后代比原来亲本大些，这果实里，有的是自然授粉的种子，又和这个杂交，得出回交的品系，代号为 26829-2-2，两代时，果实比它大 2 倍。1943年得到 26829-2-2 这个后代，然后和金冠和红玉又杂交，这代中，果实又变大些，现在我们有更多的杂种后代。开始时我们在多花海棠中花了很多力气去寻找能抗黑星病的植株。我们和很多植物园等单位果园进行了联系与合作。首先在 25 个似乎能抗黑星病的植株中，经过 15 年和植病工作者的工作，找出在 14 种多花海棠里具有带抗黑星病的基因。Vf 代表具抗黑星病的基因，多花海棠中具有抗黑星病基因，V 是黑星病病原菌的代号，f 是多花海棠这种基因（抗黑星病的基因）代号。

我们也找到其他种的基因，抗黑星病，上面讲的抗黑星病基因 (Vf) 是显性，又找到另外 5 个位点的抗黑星病的基因，如西府海棠和苏联的实生苗（国内没有这种）A1740，带有安托诺夫卡的代号，还有山荆子，再一个捷克山荆子，后面有个 172623 P. 是从波兰来的，材料上有从波兰来的，有从东欧引来的安托诺夫卡。具有另外 5 个位点的抗黑星病的基因。

幻灯片 6：抗源和类型

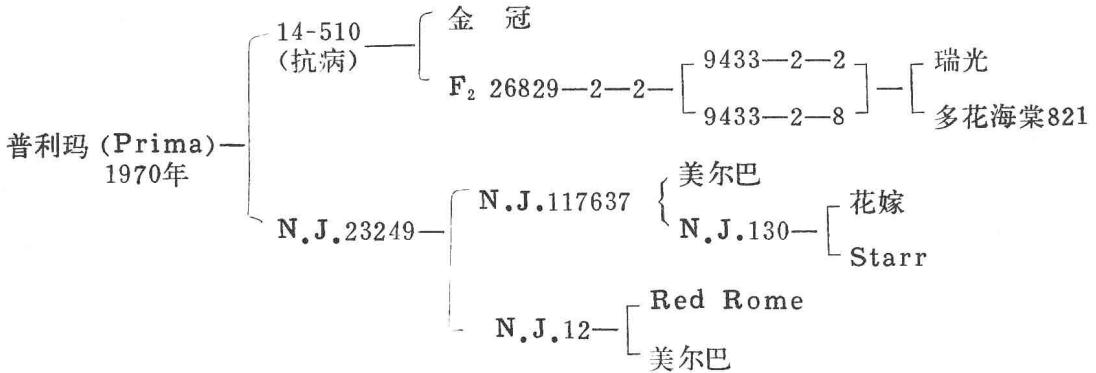
Vf — 多花海棠	821 摩尔顿树木园 4 号	Vm — 西府海棠 245—38 (陷点型)
海棠果	19651	西府海棠 804 (陷点型)
海棠果	591—25	Vr — 西洋苹果苏联实生苗 (非分化的)
海棠果	780—26	R 12740—7 A
<i>M. otrosanquina</i>	804 (3 型)	Vb — 汉森氏山定子 2 号
西府海棠 245—28	(3 型)	Vbj — 杰克山定子
		Va — 安托诺夫卡

可以在温室中鉴定抗病性，在幼苗 3—4 个或 4—5 个叶片时，这个时期最容易感病，如在此时期，我们发现它能抗病，则以后时期也能抗病，这是一个很经济的鉴定抗病性的方法，在此时进行接种时，毫无问题，不抗病的植株就干死了，干的就是不抗病的。我们需要一个很好的植病专家，做起来就很简单了。

幻灯片 7：普利玛的谱系

这是一个要介绍出去的普利玛 (Prima) 的谱系，两代得到不大的果实，第二代和元帅杂交，以后得到杂种实生苗又和新泽西州的一个品种 123249 杂交，就得出普利玛这个品

种。



从1925年开始，制定了一个培育高品质品种的平行计划，第一个计划要培育高品质的抗病性并不强的品系，第二个计划要培育有高度抗性的品系，后来经过1925、1937、1949年，最后和抗黑星病的一杂交，现在就得到普利玛品种。

幻灯片8：普利玛果实

这是普利玛果实，它在旭和红玉之前成熟，比红玉果大，放在室内或水箱中的贮藏力比红玉好，同时对白粉病的抗性也很强，但只是个夏熟苹果，即夏季供应的苹果。但在波兰、加拿大栽培品质表现不好。

幻灯片9：HCR 21T200果实

这是HCR21T200 (8—13—73) 品种，8月13日成熟，品质好，贮藏性也好。很美丽，抗黑星病、白粉病，还抗红蜘蛛，我希望这个品种你们是会接受的。

幻灯片10：捷西曼 (Jecema) 品种果实

捷西曼是个对黑星病很敏感是不抗黑星病的品种。但栽培者发现它是有利可图的，所以栽培者不愿意在果园里更换其他品种，这是个问题。

幻灯片11：HAR4 T132品种果实

这是HAR4 T132 (9—28—70) 品种，它的成熟期似金冠，也抗黑星病，果皮光洁无锈，成熟期和金冠一样，风味像金冠。栽培者也不想栽这个品种，因为栽培金冠也很好。也赚钱，所以没有想换它。因此我想这个新品种在世界上其他国家将比在美国更易被接受，在希望收集新品种的地方该品种会受欢迎。

幻灯片12：杂种后代单株果实照片

这是杂种后代各单株的果实，都是抗黑星病的。这是两年前我们协作组开会时照的，在这里有很大的选择机会，我们的研究工作已进行了不少，现在主要是要宣传。

现在来讲讲关于抗病性问题：问题都集中在刚才讲三项原则里，要培育个一生都具有抗病性的果树品种需要很长时间；因此，我们刚讲的许多问题，黑星病原菌有引起变异而形成不同基因型的新的品种。首先要了解寄主和病原菌相互作用的生理基础。抗性是在一个很强的超高敏感性的基础上决定的，当一个孢子落到一个叶片表面上，很快穿透叶表面的，不论抗病与否都表现这一现象。但易染病的品种孢子发芽穿透后生长分布在细胞中，能把叶片组织破坏，这一过程需要两周的时间。孢子落到多花海棠的叶片上时，孢子发芽穿透后，周围的4~5个细胞很快死亡孢子不能再发育也随之死亡，所以孢子落在叶片上3—4天后，你只能看到一个很小的像针尖大小的小点。在多花海棠的二代里可以看到当病原菌掉到叶片上面时，就不那么敏感，抗病性就不那么强了。大约经过7—9天，可以发现叶片有缺绿的斑点。大家要注意，孢子落到叶片上很敏感，出现针尖那么小的凹下去的小点，在抗性上分为一级。比较不抗病的，敏感性没一级那么强，形成黄化斑的属第二级。在第二级后比较稍不抗病的情况下，形成较大的黄斑，叫第三级。多花海棠的抗病遗传是一个位点的，植保学家知道单一位点的易被破坏，因此，我们要做许多工作，希尔博士认为，这不要耽心，因为多花海棠得到这个抗病基因已经好几千年，病原菌每年都有变异，多花海棠是暴露在很多黑星病菌基因型起到变异的环境当中的，并没把它消灭掉。我们有个大学生 Ouebec 毕业论文确定了多花海棠的抗黑星病的基因是单位点，经25年研究工作来看，并未受到黑星病的损害。所以希尔博士就每次用这个基因，在他的计划中把它加倍，把它重复，把它保存

级	别	1	2	M	3	4
	McIntosh × 821	16	19	18	8	39
	26829—2—2	1	7	29	14	49
	Lobo × 26829—2—2	13	14	18	6	49
	Prima × coop11	25	23	17	11	24

在那里，不使它失掉。在1级里，病原菌孢子侵入3—4天后就死了，而三级的真菌经7—8到9天，很快就死亡。三级对孢子形成有一定限制，需要有较长时间和适合的条件才能形成孢子。这是在温室中抗性弱的表现，但在大田条件下不能形成孢子，4级在温室条件下孢子在两周里形成的是不抗的，敏感的，只有在温室里这种苗的叶片完全被黑星病感染。M是介于2级和3级的混合型，即在温室里黑星病有许多小种，有的对2级有抗性，有的对3级有抗性。多花海棠抗性很强的植株杂交后代多表现为1级。假若多花海棠821与旭杂交，后代1级是16%，2级是19% M级是18% 3级是8%，4级是39%。4级是不抗病的，很敏感的，这里（指39%）应比一半还小，等一会再交待。

第二代是26829-2-2抗性更小点。（比821差点）针尖大点的占1%，第二级也是很少的。有些能有孢子形成，我们有一半完全不抗病的，敏感的。用26829—2—2跟lobo（不抗病的）杂交，出来一半不抗病的，抗黑星病基因 Vf 有造成三级抗性的基因，Vf的主要基因是垂直的，但它还有其他修饰基因，造成一级抗性是修饰基因的作用。由于多花海棠存在几千年，它有能保持抗黑星病的许多基因型。从这里还可以看出，不抗黑星病的品种，它也有抗黑星病的基因，所以杂交时可与不抗黑星病的品种杂交，而它能够加强主基因的抗黑星病的

作用。普利玛品种只有一个 Vf 抗黑星病基因，没有其它基因，当用它跟 Coop11（抗黑星病的杂交时可获得能抗黑星病的一级杂交后代，我们得出只有 1/4 不抗病的。在回交时我们得到的比例不抗病的和抗病的是 1 : 1，F₂ 是 3 : 1 的比例。

这里（指表中 39%）少了 10%，10% 是修饰基因的作用，这 10% 不抗病的基因已经分布到其它级里去了。将来我们只要加强抗性强这方面的工作，要注意加强杂合亲本之间的杂交，就可以得到较多抗性强的后代。第二步我们要把具有 5 个位点的基因组合起来，像西府海棠、海棠果、山丁子。安托诺夫卡等。但是我们必须对每个位点要有分别的杂交计划，因为我们要鉴定抗不抗黑星病，只能从外表看是否感黑星病，我们需要把我们能接受的优良品种与具有不同位点的种分别杂交，然后从其后代进行分析，看它到底有几个基因。回交后代应是 1 : 1，到底是什么基因，我们还要鉴别，例如 Vf × Vm 后代出现基因型有 VfVm，后代是不抗性的，假若杂交后代出现的比例是 3 : 1，我们就知道只有一对基因。假若后代是 1 : 1，就不知道到底是多花海棠的还是西府海棠的基因，因为我们就能作到这种程度。

欧洲安托诺夫卡有低水平的抗性基因，我们要在广泛的基础上加入其它抗性基因，这是抗病育种上的问题，我想你们也会有同样经验。你作计划时就要从寄主与病原这两个方面进行考虑，因此，我们就需要植保学家与果树学家之间很好地协作。我知道有些比我还好的育种工作者，当你要进行抗病育种时，你就要找一个很好的植保学家，他们要能成为良友。

祝你们幸运！