

植物育种的遗传学原理

[苏] H. II. 杜比宁 主编

科学出版社

内 容 简 介

这本论文集探讨了植物育种研究中的主要方向,从植物资源、远缘杂交、杂种优势、雄性不育、人工选择、突变育种、杂交育种、抗病育种等角度讨论了育种方面的一些问题,可供科研、教学与技术人员参考。

本书由华北农业大学赵世绪、沈克全、林延安同志和中国科学院遗传研究所余彦波同志翻译与校订。

Н. П. Дубинин
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ
Издательство «НАУКА»
1971

植物育种的遗传学原理

[苏] Н. П. 杜比宁主编

赵世绪 沈克全 译校
林延安 余彦波

*

科学出版社出版
北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1974 年 10 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16
1974 年 10 月第一次印刷 印张: 28
印数: 0001—6,500 字数: 654,000

统一书号: 13031·274

本社书号: 435·13—10

定 价: 2.90 元

译者序

这本书中的论文反映了苏联 1965 年以后对育种的遗传学原理的看法，以及相应地在各种不同类型作物育种中所采用的方法。

这本书对了解苏联遗传育种的现状以及各种不同类型作物育种所采用的方法上有参考价值，它涉及了广泛的育种领域，从基因资源的利用到抗病育种。

但是此书还有不足之处，如在“植物育种的遗传学原理”一文中，就没有提到目前世界上引起广泛注意的植物单倍体和植物原生质体融合（细胞杂交）在育种上的应用前景。在“大麦育种的遗传学原理”一文中，虽然涉及到抗 DDT 类型大麦在杂种优势育种上的利用，但最近出现的大麦染色体三体雄性不育系的利用更为方便。在“植物育种中利用嫁接的可能性”一文中，在说明利用嫁接方法不可能产生“嫁接杂种”（无性杂种）的同时，强调不通过形成配子（减数分裂）和配子的结合就不能获得杂种。这种观点已被 1973 年在烟草属的不同种之间获得的体细胞杂种（两个种的体细胞原生质体融合后长成植株，相当于这两个种的双二倍体）的事实所否定。事实证明，通过植物体细胞的融合，可以获得无性杂种。当然，体细胞杂种的产生与遗传的染色体理论并不矛盾，而是一致的。

我们删去了书中的“向日葵育种”一文，以及其他一些内容并无参考价值的段落。

1974 年 7 月

序 言

在这个论文集中，陈述了现代遗传学在植物育种上的成就。

在杜比宁(Н. П. Дубинин)院士的文章中，批判地探讨了植物遗传育种研究中主要的方向，并从中举出最有前途的方面。

在茹考夫斯基(П. М. Жуковский)院士的文章中，讨论了选育更高产品种的必要性，因为到2000年时，人口将增加一倍，因此，食物的需求也要增加一倍。作者研究了育种的植物世界基因资源并指出了大基因中心和小基因中心。作者还确定了新的基因中心，例如澳大利亚的、非洲的等。作者所描述的基因中心是育种原始材料的仓库，从那里还可以长时期的得到提高产量和对病虫害抗性以及提高产品品质的基因。

在齐津(Н. В. Цицин)院士的文章中，探讨了远缘杂交，作为把植物野生类型基因渐渗给栽培类型的途径。作者证明了远缘杂交对植物界进化的重大意义，因此他的文章可以作为植物基因中心文章的继续，并在那里指出，新品种的创造是在自然界中进行的进化阶段，但是，按瓦维洛夫的说法，已经是由人类自己控制的进化。

在杜尔宾(Н. В. Турбин)院士的文章中，研究了育种中的遗传方法并且对杂种优势特别注意。根据作者的意见，配合力育种的主要方法是：不同方式的轮回选择，累积选择方法，配子选择，辐合育种，预先获得“综合的”，具有需要性状的原始材料。

也探讨了杂种优势遗传原因的假说——显性和超显性，在它们的基础上建立了遗传平衡的概念；揭示了基于共同原因——杂合性——的杂种优势与自动调节的相互联系，这具有很大的实际意义，因为这个相互联系决定产量的大小和稳定性。

在马林诺夫斯基(Б. Н. Малиновский)的文章中，以高粱育种为例说明，在细胞质雄性不育的基础上，如何利用杂种优势现象。在庫普曹夫(А. И. Купцов)的文章中，研究了把野生和杂草植物引入栽培时，人工选择的某些问题。

在赫沃斯托娃(В. В. Хвостова)的文章中，阐明了实验获得和实际应用农作物突变的研究现状，植物突变形成在理论和实践上的看法，在育种上利用诱发突变的可能途径。

特尔诺夫斯基(М. Ф. Терновский)在自己的文章中，探讨了烟草育种中的种间杂交和实验突变形成，说明如何利用有野生烟草类型参加的种间杂交，这些野生类型对有侵袭力的病害和虫害具有抗性。在文章中，讨论了把野生类型的基因传给栽培类型的方法——在栽培类型烟草和野生类型之间创造遗传“桥梁”并利用它们给栽培烟草渐渗一定的基因。

在佳考夫(Ю. Т. Дьяков)的文章中，叙述了植物对传染病的免疫学说，列举了对病的抗性类型定义并说明了生物和非生物因素在植物免疫中的作用，探讨了植物寄主和寄生物之间相互关系的进化问题。

在克拉耶沃伊(С. Я. Краевой)的文章中，指出了在植物育种中利用嫁接的可能性，叙述了带有标记基因的同样一对植物嫁接和杂交的平行实验资料，这些资料证明，杂交引起遗传信息的交换，而嫁接不引起这种交换，在稀有情况下，嫁接产生诱变的作用。作者

的结论是,通过嫁接不能形成杂种,因为,大概没有这种可以得到杂种的生物“机制”。作者进一步研究了如何和何时可以在育种上利用嫁接,它们在育种上可能有甚么意义的问题。

在巴赫切耶夫(Ф. Х. Бахтеев)的文章中,叙述了大麦育种的遗传原理,说明了通过突变育种去掉现存品种缺点的途径。叙述了栽培大麦的植物地理原理,列举了大麦七个染色体中,每一个上面在遗传上所查明的性状一览表,易位表和染色体图。主要根据国外文献,讨论了大麦遗传、细胞遗传和育种方面有前景的研究结果。作者引起了苏联育种家对大麦育种理论与实践方面新的现代看法的注意。

在特卡钦科(Ф. А. Ткаченко),索科尔(П. Ф. Сокол)的文章中,讨论了蔬菜和瓜类作物的育种,叙述了苏联建立蔬菜-瓜类作物育种和良种繁育网的历史;探讨了这些作物的现代育种方法,列举了获得推广的有杂种优势品种的图式。

在马伊苏拉泽(Н. И. Майсурадзе)的文章中,叙述了柑桔类植物育种的历史和总结,阐明了作者自己研究的结果。

因此,在论文集中,探讨了遗传育种研究的理论和实践问题;指出了现代遗传育种科学研究的主要方向和任务,并说明了实现所提出任务的具体途径。

С. Я. 克拉耶沃伊

目 录

译者序	(ii)
序言	(iii)
植物育种的遗传学原理..... 杜比宁(Н. П. Дубинин)	(1)
育种的世界植物基因资源(大基因中心和小基因中心)茹考夫斯基(П. М. Жуковский)	(21)
远缘杂交是进化的因素和创造植物新种、类型和品种的极重要方法齐津(Н. В. Цицин)	(78)
杂种优势的遗传学和植物配合力育种的方法.....杜尔宾(Н. В. Турбин)	(99)
高粱育种中的杂种优势和细胞质雄性不育性马林诺夫斯基(Б. Н. Малиновский)	(135)
野生植物和杂草在引入栽培情况下的人工选择特点库普卓夫(А. И. Купцов)	(169)
农作物突变的实验获得和实际利用的现代研究状况赫沃斯托娃(В. В. Хвостова)	(191)
烟草育种上的种间杂交和实验突变形成.....特尔诺夫斯基(М. Ф. Терновский)	(222)
植物对传染病的免疫学说与育种.....佳考夫(Ю. Т. Дьяков)	(268)
植物育种中利用嫁接的可能性.....克拉耶沃依(С. Я. Краевой)	(295)
大麦育种的遗传学原理.....巴赫杰耶夫(Ф. Х. Бахтеев)	(321)
蔬菜和瓜类作物的育种.....特卡钦科(Ф. А. Ткаченко)、索柯尔(П. Ф. Сокол)	(360)
柑桔类植物的育种.....马伊苏拉泽(Н. И. Майсурадзе)	(392)

植物育种的遗传学原理

杜比宁 (Н. П. Дубинин)

序 言

遗传学是育种的科学基础,然而选育品种还需要生物化学,生理学,病理学附病毒学,工艺学和数学的知识。现在很显然,将来的育种首先与进行育种过程时,在多大程度上以遗传规律为基础有关,这些规律是在遗传各论与细胞遗传的实验研究中,以及从遗传学观点出发所进行育种问题的一般分析和综合中所确定的。

科学理论原则的应用常常多少落后于实践。用选择、杂交、远缘杂交和利用自然突变的古典方法,在育种上获得了许多卓越的成就。但是现在在育种中,推广改变植物遗传的新遗传学方法的比重越来越大了,这些方法导致获得特别高产的、抗病的、具有良好品质指标的品种。

可以列举这样一些已经产生实际结果的育种的新遗传学方法,如对原始材料问题新的遗传学见解,遗传上控制的杂种优势,实验多倍化,辐射和化学突变形成,克服杂交不亲和性的遗传方法,远缘杂交中的新途径,小麦非整倍体的利用等。应该着重指出,这些方法并不代替育种的传统原理(杂交和选择),而是它们进一步发展的继续。

应用植物遗传学,能着手解决育种上的这样一些根本问题,如对主要病害和虫害的抗性和免疫问题,抗寒性、越冬性、抗旱性问题,改变原料的化学成分和工艺品质问题,为灌溉耕作创造品种,特别是不倒伏类型等。

对育种原始材料问题的新遗传见解

对现代的和尤其是将来的品种,有异常高的要求。创造品种的成功与否,在很多方面,决定于有科学根据地选择原始材料。约翰逊(1903)应用孟德尔(1865,1900)的发现和以变异的准确数学方法为根据的研究,创立了关于分析育种学说的科学原理。

自花授粉植物的群体用严格自交的方法,把个别植株的后代分为纯系,其中最优良的利用于创造品种。苏联在自花授粉的纯系中,用单株选择的方法,创造了这样一些广泛出名的品种,如女合作社员、捷姆卡、草原、留切斯村斯 62、艾利特罗斯波尔姆 341、高尔德弗尔姆 432 等等。

孟德尔主义成功地发展之后,显而易见地,杂交对创造新类型有巨大的可能性。开始了综合育种的时代。在这种情况下,原始材料由于复杂的分离,和由于在一系列杂种后代中出现基因新的组合,获得了各种各样类型。用综合育种方法在苏联和全世界创造了许多优良的品种。如,春小麦留切斯村斯 758 是由品种基特切涅尔和留切斯村斯 62 的杂交

后代获得的。现在冬强力小麦中，无芒 1 号品种是很突出的，它是由卢克扬年科 (П. П. Лукьяненко) 用有俄国和阿根廷春小麦参加的复合杂交获得的，而阿根廷小麦是瓦维洛夫在 30 年代初期带到苏联来的。

关于植物育种原始材料学说的第三个阶段是由瓦维洛夫的著作拟定的，他发现了主要作物和它们的野生亲属起源中心和多样性中心。瓦维洛夫论证了种、属和科的性状遗传变异的同源系列定律。瓦维洛夫还发展了生态-地理杂交原理。

瓦维洛夫关于育种原始材料的学说中，贯穿着现代遗传学的原理，它为植物育种开创了新途径。曾创建了著名的瓦维洛夫世界资源，它成了苏联农业中许多品种的源泉。

瓦维洛夫给自己和他所领导的全苏作物研究所 (ВНП) 提出的任务是，寻找最好的育种原始材料，为培育新品种制定科学原理。

他到世界上最不同的，有时是危险的和不易到达的地区进行了 180 次的考察，曾收集了作物的世界资源，它是育种家的源泉，给谷类、医用、工艺、果树和其他作物的分析和综合育种提供了各种各样的材料。到 1940 年，全苏作物所的世界资源已有 25 万多样本。到这个时期为止，在这些材料的基础上，曾选育出了约 350 个谷类、工艺、饲料、蔬菜和果树作物的品种。

И. Б. 米丘林在制定育种的原始材料学说上，作出了巨大贡献。他创造性地提出了利用栽培种和野生种的世界资源的任务，并在这个工作基础上建立了生态-地理原则。

在米丘林的工作中，利用杂种的特点与果树同时可以用有性和无性方式繁殖有关。用杂交方法创造的个别唯一的植株，在学者的手中成了品种的祖先，因为在无性繁殖下，可以保存任何复杂的基因型。

现在瓦维洛夫关于尽量动员植物种的世界自然资源思想得到了新发展。但是，与此同时，形成了新的方向，它指出实验地处理自然原始材料的必要性。

关于育种原始材料学说的新阶段是，选择原始杂交亲本，以获得具有杂种优势的杂种。杂种优势现象具有很大的生产意义，主要是在玉米上进行了研究。

有价值的生产上的杂种祖先，是用长期自交获得的自交系。现在在异花授粉作物上，创造强迫自交系资源的过程，成了具有自己方法和任务的巨大的科学生产工作。育种家分析上万个自交系，以寻找获得生产上高产杂种的有价值的原始材料。

在育种的原始材料问题上，最重要的是对突变作用的理解。突变——是那些初生的变异，进化和育种都建筑在它们的基础上。自然突变的出现——这是所有生物体上经常进行的过程。它的基础是基因(脱氧核糖核酸分子的区段)的化学变化，染色体各种的结构改变和染色体数目的变化。

虽然作物和家畜的现代类型是由于利用大量的突变和用杂交使突变结合而创造的，但是新的突变现在在植物和动物育种上也还有很大的意义。米丘林从普通安东诺夫卡树的一个枝条上出现的变异中，选育了果实为 1 俄斤半重的安东诺夫卡品种。在 1930 年瑞典狐狸场中出现了一个突变个体，有所谓的白金颜色。这个显性突变曾繁殖了并产生了有价值的商业品种。当时达尔文在绵羊中出现安抗短腿羊时，就指出作为突变的例子。突变变异是所有育种原始材料的基础，因为原始的、初生的遗传多样性只有在突变的基础上才能产生。

可以通过不同的方法控制突变过程。一方面，剧烈地加强变异的一般过程，即大量地

获得最多多样性的基因和染色体突变。另一方面，利用这样一些具有诱发特殊突变能力的因素，应该有最重要的意义。在这种情况下，可以有差别地控制突变过程，引起有限范围的我们需要的突变，结果获得只有需要的，一定的遗传的变异。

遗传学中，化学诱变剂和辐射的所有重大意义，就与解决上面所提出的任务有关。现在我们能够利用外界环境因素干预基因的化学结构，并且可以引起任何我们需要数量的基因和染色体突变，也就是按新的方式解决育种的原始材料问题。诱发突变形成的方法，从根本上补充了关于原始材料学说的所有其他部分，因为能够以基因和染色体突变形式把大量各种各样的初生材料引入育种。在这里，突变本身——真正的只是原始材料。只有经过严格的育种，在一些情况下，还要经过杂交，它们才可以成为新品种的开始。

原始材料的诱变处理，现在在远缘杂交中有很重大意义。任务在于，要除去杂交中野生种的那些使育种过程发生困难的不好品质，并给予它们某些良好特性，这在整体上可以剧烈地强化杂交过程。在番茄的例子证明，可以用在野生种上获得需要的突变方法，使它们明显地发生改变。这些突变断绝了向杂种引入野生种的不良特性。因此，用辐射和化学诱变方法处理杂交亲本是很有前途的。

用多倍化的方法处理原始材料也很重要。如，甜菜、一些蔬菜作物和桑树的育种，是在获得实验多倍体的基础上进行的。在马铃薯上，当野生种以实验多倍体的形式来进行杂交材料的处理时，是极重要的方法。广泛地应用多倍化来克服杂种的不亲和性。辐射和化学诱变的方法，可以为育种过程获得新的原始材料。如，由突变形成的矮生基因，是现在加拿大、印度和墨西哥小麦高产矮生品种的基础。印度最好的小麦品种沙尔保梯·索诺拉 64 是从矮生品种中获得的辐射突变体。

对主要病害和虫害的植物免疫和抗性育种

植物免疫问题是现代农业主要问题之一。在这个性状上品种若无准备，每年将引起巨大的产量损失和原料品质的降低。现在有意识的免疫育种工作需要有很好的抗性遗传的知识。

知道这个事实，即基因是相对稳定的单位，它自我繁殖，传递给后代并且在自然条件下和在人工作用的影响下发生突变，是育种的基础。当性状决定于一个或不多数量基因的作用时，育种过程比较简单。在这些条件下，个别基因的突变剧烈地改变性状的表现。植物对病害和虫害的抗性就属于这一类遗传。用使个别基因发生突变的方法，在一些情况下，我们可以得到具有抗性的族系。但是，遗憾的是，事情是很复杂的，因为作为对植物抗性改变的回答，病原体也进化了。结果必须进行植物与病原体相互作用的遗传分析。

抗性基因的极重要来源是自然类型，它们在长期进化过程中获得了这个特性。其中许多具有对一些病的综合免疫性。根据这方面的遗传理论并利用生态-地理杂交，П. П. 卢克扬年科获得了抗病的冬小麦品种，而普斯特沃伊特 (В. С. Пустовойт) 获得了抗列当和向日葵螟虫的向日葵品种。

西尔斯(Sears)在美国进行了小麦分类、细胞学和遗传学的根本研究。他确定了，小麦的哪一些染色体负责某些经济上有价值性状的差别，包括对黑穗病、锈病和其他病的抗性。西尔斯实验地把黑麦、山羊草和其他种的基因传给了小麦的染色体组，并且他第一次

利用辐射,用把山羊草染色体臂带有抗叶锈病的极少区段传给小麦染色体组的方法,成功的实现了远缘杂交。

就象在小麦、向日葵、烟草和其他作物育种试验证明的那样,利用远缘杂交是有前景的。例如,特尔诺夫斯基(М. Ф. Терновский)就是用这样的方法创造了他的烟草免疫品种。

抗病突变比较经常地在辐射和化学诱变剂的作用下产生。小麦的主要灾难是它感染叶锈病、条锈病和秆锈病。向日葵的敌人是列当和向日葵螟虫。甜菜感染立枯病、露菌病、褐斑病、病毒萎黄病和贮藏期根腐病;棉花感染凋萎病等,由于农作物的病害平均约减产10%。

突变育种,地理和远缘杂交是创造抗性品种斗争的重要方法。知道病原菌的小种组成和它们的进化并系统地监察它们在国内和邻近国家的动态是重要的。

抗寒、越冬性和抗旱育种

研究抗寒、越冬性和抗旱育种的理论有极重要的意义。

苏联周期性地蒙受冬作物冻害的损害。若是把注意力朝向主要谷类作物小麦,则在这里,越冬性育种上的困难与它的起源历史有关。软粒小麦核中有42个染色体并且是三个种的杂种异源多倍体。软粒小麦的系统发育曾由木原均(Kihara),马克-法登(Мак-Фадден),西尔斯的研究所揭露。有14个染色体和染色体组 AA 的野生一粒小麦与有14个染色体和染色体组 BB 的山羊草种的原始杂交,产生了具有28个染色体的异源四倍体二粒小麦,具有染色体组 $AABB$ 。这个杂种以后与另一个有14个染色体和染色体组 DD 的二倍体山羊草种杂交,出现了具有42个染色体和染色体组 $AABBDD$ 的六倍体异源多倍体。

二倍体的一粒小麦、山羊草、四倍体的二粒小麦是我们祖先的低产禾本科粮食作物。这是有膜的小麦,具有小的散落的小穗,只能作粥用。现在这些品种有限地分布在前亚。至于现在的硬粒四倍体和软粒六倍体小麦,则它们是光粒的,高产的并因此成了主要的粮食作物。现在确定,所有小麦的三个祖先是地中海沿岸来的。就象П. М. 茹考夫斯基(Жуковский)指出的,这使我们在小麦的基因中几乎找不到越冬性基因;然而瓦维洛夫表明:“在中国的西部,在近帕米尔严寒的条件下,找到了异常抗寒的冬小麦,在这方面超过了我们最好的标准品种,如萨拉托夫329和高斯梯安努姆237”¹⁾。因此必须,第一,找到瓦维洛夫在他所指出地区收集的抗寒小麦样本;第二,创造越冬性的遗传体系。这个问题可以用三个方法解决。第一个方法——获得辐射和化学突变体。看来,这里我们遇到多基因育种的问题。若是建立了突变遗传育种的周密考虑的方案,则经过某些时候将获得越冬性强的小麦新类型。第二个方法——远缘杂交。在这方面皮萨列夫(В. Е. Писарев)的小麦-黑麦42个染色体的异源多倍体工作很值得注意,在这些异源多倍体上,小麦染色体组 DD 被春性或冬性黑麦的染色体组代替。观察到它们的越冬性提高了,并且籽粒中蛋白质含量也提高了。

1) Н. И. 瓦维洛夫. 遗传与农业. 1967. 莫斯科“Колос”, 26 页。

H. B. 齐津的工作有重要意义, 他为了提高小麦越冬性, 利用小麦和冰草杂交。

在远缘杂交对越冬性育种影响的问题中, 实验的定向远缘杂交方法起极大的作用。在这种情况下, 通过三体性与辐射作用结合, 可以把具有越冬性强的种的遗传信息因素引入栽培的小麦种。生态-地理杂交的进一步发展也是很重要的, 在这种杂交中, 利用上述地区来的比较抗寒的和越冬性强的冬小麦可能有重要意义。

由于越冬性强的和抗旱植物的旱生结构, 在许多情况下, 抗旱性与提高越冬性相关地联系着。在苏联的一些地区, 抗旱性问题很重要, 它在开荒地边区特别尖锐, 那里第一次降雨是在 7 月。由于经常有春旱, 这个问题对许多其他地区, 直至苏联的非黑土地带也是迫切的。在苏联有极好的育种原始材料, 然而许多地方的、在这方面有价值的品种(班纳特卡, 阿尔纳乌特卡)现在丢失了。在东西伯利亚还有老地方群体, 具有抗旱性和良好烘烤面包的品质, 然而却是倒伏和落粒的。

在化学组成和原料工艺品质上的育种

在植物育种面前, 尖锐地摆着的任务是创造具有良好原料品质的品种。例如, 在小麦上, 这是蛋白质的构成, 它对面包工业具有很大意义。在籽粒蛋白质中氨基酸的组成上, 在碳水化合物, 脂肪酸的类型(饱和的和不饱和)上, 在生物碱的类型和它们的数量上, 在酶上等方面的作物育种是必需的。

普斯特沃伊特在向日葵种子含油量上的育种成就是广泛出名的。普斯特沃伊特的新品种含有 50—54% 的油, 并且这个高含油量与抗列当和对向日葵螟虫的抗性结合在一起。系统的利用单株选择和杂交与直接分析种子中的含油量相结合, 是这些成就的基础。

已知, 玉米的突变之一是籽粒中赖氨酸的数量剧烈地增加了。使这个突变成为产生许多籽粒的单系, 根本上改变了玉米的食用价值。可以认为, 在杂交玉米之后, 籽粒中蛋白质在质量上这样地改变, 是实用遗传学在谷类生产上的极重要成就。

获得这种生化突变, 在化学组成和工艺品质的植物育种上, 开辟了新的途径。

与土壤改良和农业集约化有关的品种选育

在植物育种面前摆着这样一些急迫的任务, 解决它们主要是靠最近实验和理论遗传学所制定的新方法。用推广土壤改良和广泛应用肥料来解决的复杂农业问题, 要求创造农作物品种的新类型。在解决这些问题上, 关于品种和品种遗传特性与环境条件相互作用的学说具有异常重要的意义。

已知, 禾本科作物品种之间, 在利用有机肥料和矿物质肥料的效能上有很大差别。П. П. 卢克扬年科证明, 品种无芒 1 号比其他的品种更好地补偿施入有机和矿物质肥料的消耗。三倍体有杂种优势的甜菜品种和玉米双杂交种也有同样的特性。品种在产量上对肥料反应的差别达到 15—20% 和更多。在这里不应忘记, 适于集约化耕作的品种和杂种, 在低劣的农业技术条件下栽培它们, 可能剧烈地降低产量和原料的品质。

因此, 土壤改良和农业化学化对研究育种的遗传原理提出了新要求。新的遗传理论应该建立在那种思想上, 即任何的基因型都是以前的基因型无数代地与环境长期相互作

用的产物。在我们的时代,这个过程给将来的进化奠定了基础。就象瓦维洛夫所说的,育种是人类控制的进化;在育种中,进行同样的过程,但由于人工选择和人类创造新环境的作用而剧烈地加快了。在这里应该区别特殊的和一般的适应性。在第一种情况下品种只在所给的良好条件下提供高的产量,在第二种情况下,在很大范围的环境条件下提供高产。因此,生产力、适应性与生活能力是一些性状,一定基因型(纯系)或成组的基因型(群体)对自然界气候和土壤条件或者对人类创造的环境中特殊条件的反应,是它们发展的基础。

在创造新类型品种工作中,占首位之一的,是远缘生态-地理杂交的理论和实践以及其他古典遗传和育种的方法。

在这类的育种中,辐射和化学突变形成的应用也是很有前途的。在获得的辐射和化学突变体上,可以得到在灌溉和集约化耕作条件下,育种上重要的一系列性状。其中我们指出不倒伏性。已知,倒伏是复杂现象,与产量的高低,茎的高度,节间的结构,根系的特点等有关。在播种于肥沃的土壤中的集约化耕作的条件下,在湿润的气候条件下,在灌溉耕作的条件下,在施入大量肥料的条件下等,不倒伏性的意义剧烈的增长了。对将要在这些条件下生长的品种,需要进行抗倒伏的育种。在照射后或在化学诱变形成过程中,产生足够数量的不倒伏性突变。印度的试验,证明了“矮生”不倒伏小麦的极重要作用,它们在灌溉条件下,保证了高的产量。

必须进行自花授粉栽培种经济上有价值性状遗传的详细遗传学分析,扩大小麦染色体组的遗传和细胞学根本研究并阐明个别染色体的作用。无疑地,对集约化的农业具有特别意义的是,利用高产的有杂种优势的类型并且首先是杂种小麦。

遗传上控制植物杂种优势的方法

创造高产品种是复杂过程,要利用各种方法,它们最终要依靠突变、杂交和人工选择。在育种上,随着分析育种阶段之后,已经很早就开始了综合育种时代,它以在选好的亲本杂交下,产生的联合变异中进行选择为基础。这个阶段与制定远缘生态地理类型杂交方法,与分级的杂交方法,与远缘杂交都有联系。这个阶段的育种,产生了以丰富品种形式出现的优良结果,这些品种是我们现在生产上所有的。

但是现在在作物学上,在整体上开始了利用遗传控制杂种优势的时代。在杂种玉米的成就之后,在蔬菜、工艺和其他作物上,也利用杂种优势了。

获得杂种优势——杂种植物的生产力(产量)——的遗传方法,可以认为在实际利用上已很好地制定了。在世界农业生产中,杂种优势在玉米、黍、高粱、洋葱、番茄、辣椒、甜菜、黑麦、黄瓜、胡萝卜、蓖麻、南瓜、荞麦和其他作物的育种和良种繁育上利用。

杂种优势是杂种类型特有的生物高生产力和生活能力,它是由在遗传上特别选出的亲本获得的。

强制自交方法是掌握杂种优势的关键,即长时期的近亲繁殖,导致获得遗传上纯的强制自交系,自交系杂交后形成组合,并用遗传方法检查它们。自交系的实际应用还在本世纪初期,从玉米强制自花授粉下研究孟德尔遗传开始的。在我们的时代,一些实验遗传试验室的这个平凡的开始,变成了生产玉米杂种种子的强大工业,改变了这个作物的整个育

种和良种繁育的面貌:玉米自交系间杂种比最好亲本品种的产量高 25—30%。

在玉米自交系杂交时,从杂交亲本之一除去雄穗是很困难的,但是这个困难已利用细胞质雄性不育和恢复结实性的遗传材料解决了。在一个原始自交系中引入细胞质雄性不育性,致使雄穗中不形成花粉并使自交系的杂交自动地朝需要的方向进行,而向另一个自交系引入恢复基因,保证了杂种的结实率。

细胞质雄性不育性和结实恢复系的发现,对植物遗传上控制的杂种优势整个问题有极重要的意义。它致使可能在这样一些作物上应用创造杂种品种的方法,在那些作物上用一般的方法,在需要的规模上,控制杂交实际上是不可能的(黍、高粱、洋葱、番茄、辣椒、荞麦、向日葵、小麦等)。在黑麦上利用杂种优势也有前途。

在所有的情况下,当杂种品种是用遗传上控制的杂种优势方法获得的时候,我们就看到产量迅速的增长。

自交系间杂种品种在产量上比简单的品种间杂种高 40—80%和更多。有杂种优势的杂种品种在许多蔬菜作物上代替了一般品种。日本所有生产上的洋葱品种都是杂种的,33 个甘蓝品种中,26 个品种是杂种,32 个黄瓜品种是杂种的,而只有一个品种是普通的。在保加利亚,70%的番茄面积和这个作物出口生产播种面积的 100% 都是杂种品种。

在提高森林的生产力上,利用杂种优势有巨大意义,森林在自然界的生产力中属于首位之一。

创造快速生长的树木品种中,种间杂种可能有很大意义。在落叶松、云杉、桦树和其他种上观察到自然杂种,并且它们表现杂种优势。此外,在自然群体中,进行着广泛的群体内变异过程。进行群体内选择证明,有快速生长和木材品质良好的个体,它们在世界上称为“正树木”(плюс-дерево)。它们的遗传特性在很多方面与复杂的杂合性有关,因此用无性繁殖法种植这些树木有异常重要的意义。

“正树木”具有有价值的基因型,应该在良种繁育中利用。有理由认为,“正树木”是国家林业的最珍贵部分,森林良种苗圃工作应该以它为方向。用人工杂交方法获得有杂种优势的后代,成为林业育种的主要方法之一。例如,提出获得松树工业杂种第一代的问题,这样的杂种将兼有茂盛的生长,高的松脂产量,对虫害和不良气候条件的高抗性。在生产上,已经早就大规模地利用无性繁殖的杨树和柳树的杂种。

普斯特沃伊特选育的向日葵品种是广泛出名的。但是新的工作证明,在这个作物上,利用系间杂交的杂种优势是很有前途的。

全苏油料研究所的向日葵育种工作,是在那些品种上开始的,其中最好品种的绝对干种子的含油量不超过 33%。1965 年种子绝对干重的平均含油量已达到 48%,即增加了 47.5%(相对值)。因此工厂中出油量剧烈地增加了。应该指出:向日葵油产量的增加,90%是由于育种工作,而只有 10%是由于改良种子加工的工艺。看来,这个工作进一步的发展将与利用有杂种优势的杂种有关。

在雄性不育的基础上,进行了获得高粱杂种优势类型的工作,因为高粱系间杂种的产量比简单的品种间杂种高 40—90%。

甜菜上的杂种优势有重要意义:在雄性不育基础上获得的系间杂种,一般糖的产量超过对照 4—5 公担/公顷。但是在同一甜菜品种上杂种优势的大小,就象在其他作物上一样,很大程度上决定于天气的条件,农业技术和外界环境的其他因素,去掉这些因素的

不良影响,杂种优势还要更大些。在苏联,杜耳宾(Н. В. Турбин)和其他遗传学家进行这些研究。

在大面积栽培的作物上,杂种优势在绝对值上提供最多的增产。小麦——世界主要的粮食作物——就属于这种作物。虽然它不是严格的自花授粉作物,但自然自花授粉的频率相当高。同时为了获得生产用的小麦杂种种子而进行人工去雄是不可能的。因此可能的杂种优势的良好繁育方法,是利用细胞质雄性不育性和恢复可育性基因系统。

许多研究者证明,在小麦系间和品种间杂交时,杂种优势增产50%和更多。1951年木原均用山羊草(*Aegilops caudata*)作母本,而用小麦作父本,获得了细胞质雄性不育的杂种。但是与*Triticum timopheevi*杂交更有前途。还在1928年П. М. 茹考夫斯基就找到了这个小麦种,发现具有细胞质雄性不育性。

利用细胞质雄性不育的工作开始于1961年,当维尔逊(Вилсон)把这个小麦与软粒小麦品种比松杂交,找到了细胞质雄性不育性。用回交的方法维尔逊得到了具有*Triticum timopheevi*细胞质和比松品种所有染色体的类型。经过一些时间,曾找到了恢复可育的基因。结果产生了保证实际应用小麦杂种优势必要基础的遗传系统。现在已经获得了这样的杂种。根据什别兹基(Шибевский, 加拿大)的资料,某些小麦杂种的产量比最高产的杂交亲本高85%。

利用小麦杂种优势主要任务之一是,要保证用带有恢复结实性基因植物的花粉给雄性不育的母本植株授粉。在这里,较高的父本系给具有较矮茎秆的母本系授粉,可能是有帮助的。在杂交区播种时,雄性不育母本植株的行预先要与恢复结实性的授粉者植株行依次相间种植。选育具有雄性不育而又具有丰富花蜜的品种是可能的,这就增加了它们的昆虫授粉可能性。计算表明,获得杂种种子的播种面积必须等于生产上杂种播种面积的1—2.5%。

在小麦上,利用杂种优势改变了这个作物育种工作的原理:在整体上产量的提高将保证不少于50%。在实际掌握遗传上控制的小麦杂种优势方法时产生许多困难。但是现在,显然,制定利用小麦遗传上控制的杂种优势方法,是摆在我们作物学面前的育种领域中巨大经济任务之一。

将来在遗传上控制杂种优势的问题上,极重要的问题之一,是固定产生杂种优势的杂种基因型。在这种情况下,杂种复杂的良种繁育就消失了,并且产量的提高要比现在系间杂交所达到的高许多倍。固定杂种优势最合理的方法,是在无融合生殖的基础上繁殖作物,即不受精而获得种子。在我们的时代,这个极困难的任务,已摆在遗传学研究的日程上了。

无融合生殖体的主要特点是它们没有减数分裂,因此在形成种子时,免除了分离的机制。杂种以无融合生殖的方式繁殖时,任何唯一的杂种将在所有的无性种子后代中,保存自己优良的品质。许多国家在研究无融合生殖问题,美国研究最多,那里无融合生殖应用在禾本科饲料、柑桔、马铃薯和玉米育种上,应用在获得苹果优良的砧木上。在我们这里,无融合生殖在无花果和柑桔类育种上利用,彼特洛夫(Д. Ф. Петров)、赫赫罗夫(С. С. Хохлов)等研究这个现象的实验理论原理。无融合生殖扩大了在果树-浆果和乔木-灌木植物上推广杂种优势的可能性,在这些植物上,由于到第一次结实需要很长的时期,用自花授粉的方法,在5—6代中获得纯合的系,现在实际上是作不到的。

植物育种上的实验多倍体方法

多倍性——生物体细胞中染色体组整倍的增加——是自然界类型进化和创造农作物高产品种的最重要因素之一。

人类选择的自然产生的多倍体有：硬粒和软粒小麦、马铃薯、棉花、烟草、李子、苜蓿和许多其他的植物。了解它们产生的规律，可以制定创造各种各样植物种的新高产多倍体类型的有效方法。

现在用化学方法使细胞中染色体加倍。在这方面最好的方法是秋水仙生物碱的作用，它破坏分裂时的纺锤体，定向地把普通二倍体的细胞改造为四倍体的。一般，多倍体有增大了的细胞，很大的营养器官，改变了的生化 and 生理特性；在多倍体上，碳水化合物的合成加强了，从而使蛋白质、维生素、生物碱、单宁物质等的合成也加强了。因此多倍体常常比二倍体对人类更有用。

大量野生种的细胞学研究证明，其中约三分之一是多倍体。自然界在进化过程中广泛地利用多倍性。并且确定，在作物中许多也是多倍体（小麦、马铃薯、燕麦、甘蔗、烟草、草莓、甘薯、香蕉、李子、酸樱桃、菠萝、柑桔类、苹果、梨、猕猴桃和许多其他的作物），由于它们的良好品质，而无意识地被人类选择了。

在发现了秋水仙素作用的功效之后，全世界都开展了用实验方法获得多倍体的研究现在在 1000 多个植物种上获得了这样的多倍体。

世界农业生产上应用甜菜、黑麦、鸟足豆、苜蓿、三叶草、西瓜、饲用芜菁、十字花科油料作物、苹果、梨、桑树和非常多的观赏作物的实验多倍体，它们在重要的经济指标上超过普通的二倍体类型。

一些情况下，在三倍体的水平上观察到很大的杂种优势效能。这个方法在甜菜、黄瓜、西瓜上得到了实际的应用。

在苏联，现在在育种上应用许多农作物的高价值多倍体类型：在黑麦、大麦、小麦黑麦杂种、小麦冰草杂种、荞麦、马铃薯、玉米、桑树、黄瓜、四季萝卜和其他蔬菜以及某些瓜类作物上；在一些医用和挥发油植物上——薄荷、罂粟、除虫菊、乌龙葵、缬草、在浆果作物、糖用甜菜和饲用甜菜以及在观赏植物上。

苏联最初推广的多倍体品种有四倍体的橡胶草、亚三倍体的胡椒薄荷、自然三倍体饲用桑树品种和两个三倍体甜菜杂种。

推广三倍体甜菜品种有特别重要的经济意义。现在欧洲的许多国家，由特别选育出的四倍体类型与二倍体品种自由授粉而获得的三倍体杂种甜菜，完全或几乎完全排挤了普通二倍体的甜菜，它比二倍体的甜菜在生产地上平均多收 9—12 % 的糖。

现在在苏联也创造了四倍体的类型，利用来与二倍体的品种杂交，并分离出高产的三倍体杂种组合，在苏联许多基点进行的品种比较试验中，可靠地并相当大地超过了最好的二倍体品种的产量。此外，我们也有成功地通过国家品种试验并在某些甜菜种植区推广的三倍体杂种。

三倍体的甜菜杂种在一些国家，从生产中排挤了普通二倍体品种，现在占有甜菜播种面积的 60—70 %。选育高产多倍体的甜菜杂种，糖的收获量提高了 10—20 % 甚至 30 %，

使这个极有价值的作物的育种向前迈了一大步。因为在苏联甜菜播种面积很大(约360万公顷),由于有计划地推广新高产多倍体杂种,经济效果无可估量地增加了。只是由于推广三倍体品种,从同样的面积上,产糖量就增加了10—20%。因此,就象在1966—1970的五年计划中一样,在最近几年中,由于在农业中推广遗传学,这将是重要的经济贡献之一。

已将四倍体的四季萝卜、三倍体的饲料甜菜杂种和一些新的三倍体糖用甜菜杂种交给了国家品种试验。

推广的多倍体薄荷品种普里路斯卡亚6,现在占有乌克兰薄荷面积的70%以上,它的栽培已推进到北高加索和莫尔达维亚。

把植物转化为多倍体的水平,可以促进克服种间不亲和性。就是用这样的方法,在最近由自然的和实验的多倍体野生马铃薯种与选育的四倍体栽培品种杂交,获得了杂种,它结合了抗寒性,对不同真菌病和虫害的高抗性和高产性。用这样的方法,也实现了把野生烟草种的有利性状传递给栽培种并创造了高价值的卷烟品种,其中最好的现在广泛地推广并在中亚细亚占有超过70%的烟草面积。

用四倍体胡椒薄荷之间的种间杂交方法,确定,与原始种相比,一些性状的变异剧烈地扩大了。例如,获得了具有挥发油浓度到4—6%,而挥发油中的薄荷醇到80—90%的杂种。

四倍体黑麦的综合群体,成功地通过了生产条件下的试验,它在许多地方比推广的品种增产。

由小麦和冰草种间杂交创造的多年生56个染色体的多倍体小麦种,是十分有价值的。它的亚种是籽粒饲料的、一年生冬性和春性小麦。具有高含量蛋白质和面筋的籽粒饲料小麦,在收获籽粒之后,还有150公担/公顷的再生青饲料。小麦与黑麦属间杂交利用多倍化的结果,获得了双二倍体的小黑麦,它含有24%的蛋白。利用与软粒小麦回交选育了强力型的稳定小麦,蛋白质含量比对照高3%以上,并具有高的烘烤面包品质。提出了在研究软粒小麦染色体组组成的基础上,彻底改造和改良它的问题,这就可能增加它对真菌病的抗性。

最近,用冬小麦与越冬性强的黑麦类型杂交的方法,创造小麦-黑麦类型的双二倍体和它们与小麦的杂种工作扩大了,它们能经受得住西伯利亚冬季的严寒。

利用野生马铃薯种的实验多倍体与栽培品种杂交有很大的前途,这样可以选育抗晚疫病有侵袭力小种、癌肿病、叶斑病、病毒X和马铃薯线虫的马铃薯品种。

1962年推广了马铃薯品种维谢罗夫斯基2-4,是抗癌肿病和抗晚疫病有侵袭力小种的。从野生马铃薯种的多倍体类型中获得了有希望的杂种。这些杂种具有对重要病害和虫害的综合抗性同时是高产的。推广抗晚疫病品种在苏联许多州中可以使马铃薯的产量提高一倍。

根据马铃薯研究所的资料,流行最广的病毒X可使产量降低15—20%;因此推广抗病毒的品种几乎在所有的地方都使马铃薯总产量增加,在将来的抗其他病害和虫害的这个极重要作物的品种上,也可以这样认为。

在观赏植物的育种中,利用多倍性获得了很大成就:创造了许多郁金香、风信子、绵枣儿、金鱼草、蔷薇、仙客来、菊花、兰花、藏报春、飞燕草、鸢尾、水仙和许多其他植物的

多倍体品种。这些植物的多倍体具有更大的和鲜艳的花朵,并且开花时间很长。

曾确定,不同的植物种,有不同多倍化的最适度;发现了对减数分裂过程遗传控制的事实,即,在多倍体中只有一个基因的作用巩固机能二倍体的状态。这是最近现代细胞遗传的极重要成就。此外,在研究育种的遗传原理时,就象在小麦和其他种上证明的,染色体组的分析和个别染色体影响的研究占有重要地位。

在研究异源多倍性与选出的种回交(渐渗)相结合的可能性,这在特尔诺夫斯基创造高价值的卷烟品种中,得到了最好的证明。植物的组织培养作为获得稳定同源多倍体的来源有重要意义。考虑到多倍性对高水平的农业有巨大意义,必须从理论上和实验地研究多倍体的细胞遗传学和遗传学,并在今后的工作中,广泛地在生产中的应用实验多倍性的新方法。

在植物和微生物育种中的实验突变形成

作为进化和育种极重要因素的自然突变,要在强化的育种工作中利用,是产生得太少了。用各种物理和化学的因素作用于活生物体上,使遗传的变异数量增加了千百倍。

突变育种是新的方法,但现在应用它来获得类型的巨大多样性的前途已是无疑的了,这些类型然后用在育种工作中。

辐射的突变作用是1925—1927年由纳得逊(Г. А. Надсон)和菲利波夫(Г. Г. Филиппов)在酵母上,缪勒尔(Müller)在果蝇上和斯塔得列尔(Stadler)在玉米上发现的。萨彼金(А. А. Сапегин)和戴龙涅(Л. Н. Делоне)在1928—1939年曾应用X射线来获得小麦的突变。但是辐射突变形成的现实应用大约在1945年开始。在这个时期的开始,拉波波尔特(И. А. Рапопорт)和阿乌艾尔巴赫(Auerbach)曾发现了强有力的化学诱变剂,结果在最近十年中开始出现了化学育种。“辐射育种”和“化学育种”名词具有相对性质,它们只是指出辐射和化学的作用引起突变。育种本身还是以古典遗传方法进行,因为突变——这只是创造品种的原始的原料。

微生物的辐射和化学育种

十分清楚,这些新方法的优越性特别是在那些生物的育种中显示出来,即为了获得突变和选择可以利用许多世代交替很快的个体,而且是在基因型上还没有复杂品种的生物,因为它们没经受预先的育种。微生物是合乎这些条件的最好类型。许多细菌、真菌、放线菌和其他类型,现在对农业和医学有巨大实际意义。在提供氨基酸、维生素、抗生素、脂肪和其他物质的微生物工业面前,展开了巨大的可能性。辐射和化学育种方法的出现,在这里起了很大的生产作用。

在微生物育种中,我们在最大程度上接近用物理、化学、自动控制研究的,并且是在分子遗传学的研究中所揭示的内部过程。这种情况下,在辐射和化学因素作用下,脱氧核糖核酸分子改变的实质知识,已经足够使它们在育种中实际地应用了。

突变育种成了极重要微生物强化利用的不可代替的环节。辐射和化学诱变剂对微生物细胞脱氧核糖核酸分子结构的影响,改变了这些结构并使细胞中生化过程按新的方式