

· 现代果树科学集论 ·



果树突变育种

石荫坪 李雅志 王强生 编著

北京市农业学校
图书专用章

上海科学技术出版社

· 现代果树科学集论 ·

孙云蔚 杨文衡 主编



果树突变育种

石荫坪 李雅志 王强生 编著

上海科学技术出版社

·现代果树科学集论·

孙云蔚 杨文衡 主编

果树突变育种

石荫坪 李雅志 王强生 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

新华书店上海发行所发行 江苏扬中印刷厂印刷

开本 850×1156 1/32 印张 10 字数 258,000

1986年1月第1版 1986年1月第1次印刷

印数 1—4,200

统一书号: 16119·831 定价: 2.45元

内 容 提 要

本书是根据国内外有关书刊的资料以及作者的部分研究工作成果编写而成。

本书以基本理论为主,着重阐述突变的遗传学、细胞学与组织学,结合介绍突变育种的方法以及细胞学鉴定技术。因此,除可供果树专业的研究生、进修教师以及果树科技人员参考外,对其他植物遗传育种学科的工作者也有参考价值。

本书是《现代果树科学集论》丛书之一,全部集论分 26 册出版。

《现代果树科学集论》

序 言

我国果树栽培历史悠久，在古书《诗经》中，已有关于栽培果树和野生果树的记载。

我国是世界果树发源中心之一，果树种质资源极其丰富。现在，全国栽培的和野生的果树种类多达 500 余种。世界各国栽培的主要果树，很多原产于我国，并由我国传出。

早在两千多年以前，我国西北原产的桃和杏，已经通过历史上著名的“丝绸之路”传入伊朗；此后，又由伊朗传至欧洲各国。当时，这条“丝绸之路”成为我国和欧洲之间果树种质资源相互传播的重要通道。

大约在两千多年以前，我国的枣、栗、梨，以及柑橘等果树，已有大面积的专业栽培，而且选育了不少优良品种和稀有品种。例如，在《尔雅》中，已经记述了“冬桃”（“旄”，冬桃。注：子冬熟）。冬桃在冬季十二月成熟，现在陕西、河南都有分布。该书还记述了“无核枣”（“晰”，无实枣。注：不著子者）。无核枣（空心枣）产于山东乐陵，是我国著名的优良品种。在北魏贾思勰所著的《齐民要术》中，关于果树品种、选种、栽植、繁殖、加工、贮藏，以及病虫害防治等方面的经验已有相当详细的记载，特别是在果树嫁接方面，介绍了不少卓有成效的方法，还论述了“接穗”与“砧木”的亲合关系。此外，书中还讲到环剥、纵伤、疏花、防霜等技术，大都符合科学原理。可见果树栽培在我国古代就很受重视，并已相当发达。我国有广大的山区、丘陵、沙荒、沙滩，都可因地制宜发展果树。

新中国建立以来，我国的果树生产和科学研究工作都有很大发展，各地区都取得了不少成果。当然，在生产和科学研究上也还

存在着问题,有待于今后继续深入探讨和改进。

国外,近几十年来,对于果树的科学研究,进展极快。

我国实现果树生产现代化,首先要大力发展果树科学技术,特别是要大量培养果树科学技术人才,这是最根本的问题。

为了对我国果树生产和果树科学研究的提高略尽绵薄,我们与有关各农业院校和科学研究单位协作,编辑这部《现代果树科学集论》,计划编写 26 册,有:果树分类,果树生理,果树生态,果树科学实验法,果树生长与结实,果树繁殖,果园建立,果树整形与修剪,果园土壤管理,果品加工与贮藏,果树病虫害防治,果园机械,以及果树遗传育种原理,果树引种驯化,果树组织培养,果树杂交育种;还有:寒地果树,热带亚热带果树,果树矮化密植,植物激素与果树生产,以及国外果树生产与科学研究等,将分册陆续出版。

《现代果树科学集论》各册内容,有所侧重,但均以阐述基础理论为主。在理论与实践相结合的原则下,广泛吸收国外的先进科学研究成果和技术经验。

《现代果树科学集论》主要是供高等农业院校果树专业的研究生、进修教师,以及果树科学技术人员参考之用;同时,也可供果树专业的学生作为课外阅读资料。

本书在编辑出版过程中,蒙上海科学技术出版社、有关农业院校和科学研究单位的大力支持,在此谨致谢意。

孙云蔚 杨文衡

1981 年 7 月

编写说明

果树突变育种,是指从自然发生的芽变和人工诱发的突变中,选择优良类型进行育种的工作。

虽然早在 1031 年,欧阳修的《洛阳牡丹记》中已有关于植物变异的记载,但是,有计划地进行果树芽变选种,则是在二十世纪二十年代以后,而利用物理和化学的方法对果树进行人工诱变,则始于三十年代。因而整个果树突变育种的历史,距今不过半个多世纪。

果树突变育种的历史虽然很短,但由于它比其他育种途径具有独特的优点,已经越来越引起人们的重视。

突变是初生的变异,是进化和育种的第一源泉。通过突变既可直接形成优良的品种,又可为采用其他育种方法提供种质资源。

诱发的突变有些是自然界中已经存在的,有些是罕见的,也有本来不存在的。即使这个突变的基因是本来有的,但新突变还会有很大的价值。因为要通过有性过程利用和转移原有的基因,有时必须解决远缘杂交的不亲和与不育性以及打破连锁等,而这些都是相当困难的。如果通过诱发突变,就有可能绕开这些困难,找到解决的途径。

无论是体细胞的染色体突变还是基因突变产生的性状,对于有性繁殖的植物,由于基因分离,以致不得不再通过自交和选择,才能成为品种。然而,对无性繁殖的果树,不论何种优良的突变,都可在突变发生之后,立即用无性繁殖予以固定。

为了育成具有不育性的无子优良类型果树,在采用有性杂交育种时,限制因素很多,必须以无子类型为父本,而且它的花粉必须是可育的,否则即无法进行。但如果通过诱发营养器官的无子突变来改良原品种的性状,就不会存在这些问题。另外,为改良无

融合生殖类型的果树,采用突变育种也比有性杂交育种简单易行。

有性杂交育种的遗传学基础是通过等位基因的分离,从而有可能使基因重组,产生综合双亲优良性状的新类型;或通过基因互作形成新性状;或通过基因累加组成超亲性状。总之,在有性杂交的情况下,双亲原有的优良基因与潜在的不良基因,在分离重组之后,极大多数都将失去双亲的综合优良性状。而突变育种的优越性,恰好是有可能保持原品种的综合优良性状,只改善不良性状,从而使原品种锦上添花,更上一层楼。

有性杂交的另一个难以解决的问题是童期长,耗费大。而采用芽变选种或诱发营养体产生突变,都可大大缩短育种周期,节约育种费用。

半个世纪以来,果树的品种工作,特别是苹果品种的改良工作,如元帅系的芽变选种,已经有力地证明,在一个原来综合性状优良的老品种的基础上,能够接连不断和迅速有效地选育出一代比一代更加优良的突变类型。

我国从1973年以来,普遍开展了芽变选种工作,目前正在继续深入和不断提高;人工诱变育种则处于初始阶段,因而迫切需要有关果树突变育种的基本理论和应用技术。为了促进果树突变育种工作,提高突变育种的水平,现将分散在各种书刊中的有关资料尽量收集起来,并将作者的有关研究结果也一并收集在内,按突变育种的系统加以整理,汇编成册,希能提供果树育种工作者参考。由于水平所限,加以时间短促,书中难免有错误和不当之处,敬请读者批评指正。

编著者

1984年5月

目 录

序 言

编 写 说 明

第一章 突变的细胞学与遗传学基础

一、细胞的结构	1
(一)细胞壁和细胞膜	2
(二)细胞质	4
(三)细胞核	7
二、染色体	9
(一)染色体的形态	9
(二)染色体的结构	11
(三)染色体组型	15
三、遗传物质的分子基础	18
(一)DNA 的结构	18
(二)RNA 的结构	20
(三)DNA 和 RNA 的复制	22
(四)DNA 与遗传密码	25
(五)DNA 与蛋白质的合成	26
(六)基因的作用	28
四、果树细胞的分裂	30
(一)有丝分裂	30
(二)减数分裂	35

第二章 突变的机制

一、染色体数目的变异	43
(一)染色体的数目	43
(二)染色体数量变异的类型	55
(三)果树的多倍体	56
(四)果树的单倍体	72
(五)果树的非整倍体	76
二、染色体结构的变异	79
(一)缺失	79
(二)重复	81
(三)倒位	83
(四)易位	84
(五)着丝粒裂解和融合	88
三、基因突变	89
(一)基因突变的时期和类别	89
(二)基因突变的特征	91
(三)基因突变的机制	93
(四)人工诱发基因突变的机制	96
四、核外突变	106
(一)果树的核外突变	106
(二)细胞质遗传的特点	107
(三)果树的雄性不育	108

第三章 果树主要性状的遗传与变异

一、童期与株型	109
(一)童期	109
(二)株型	110
二、授粉与受精	112
(一)花的性别	112
(二)花的颜色和形态	114
(三)开花与授粉受精	115

三、果实与成熟期	117
(一)果实大小	117
(二)果实形状	118
(三)果皮色泽	118
(四)果肉色泽	121
(五)果实的风味	123
(六)果核的粘离	125
(七)毛茸、果粉和肉质	125
(八)成熟期	125
四、抗逆性	126
(一)抗寒性	126
(二)抗病性	127
(三)抗虫性	130

第四章 果树芽变选种

一、芽变在果树育种中的重要意义	132
二、芽变的嵌合性	133
(一)梢端分生组织	133
(二)嵌合体的形成及其类别	136
(三)嵌合体的转化	137
(四)主要果树的嵌合体	140
三、芽变的变异性状	154
(一)形态突变	154
(二)色泽突变	167
(三)风味突变	172
(四)成熟期突变	174
(五)育性和其他结果习性突变	176
(六)产量突变	177
(七)适应性、抗逆性和耐藏性突变	178
四、芽变的鉴别、选择与利用	179
(一)芽变的鉴别	179

• • •

(二)芽变的选择与利用·····	183
------------------	-----

第五章 果树辐射育种

一、辐射育种简史、成就和特点·····	185
(一)辐射育种的简史和成就·····	185
(二)辐射育种的特点·····	187
二、辐射源与辐射剂量测量·····	189
(一)辐射的种类与辐射源·····	189
(二)辐射的剂量单位·····	193
(三)放射性强度单位·····	195
三、辐射作用的机理·····	197
(一)辐射生物学作用的时相阶段·····	197
(二)直接效应与间接效应·····	197
(三)辐射对细胞的作用·····	199
(四)辐射对染色体及 DNA 的作用·····	200
四、果树对辐射的敏感性及诱变剂量·····	201
(一)果树对辐射的敏感性·····	201
(二)果树辐射诱变的剂量·····	202
五、辐射诱发突变的类型·····	205
(一)形态学畸变·····	205
(二)突变·····	207
六、辐射处理的方法·····	211
(一)外照射·····	211
(二)内照射·····	213
七、提高辐射诱变率的几个问题·····	214
(一)处理材料的选择·····	214
(二)诱变剂·····	215
(三)辐射方法与时期·····	216
(四)重复照射与组合处理·····	217
(五)体细胞突变分离的方法·····	217
八、几种果树的辐射育种·····	218
(一)苹果·····	218

(二) 櫻桃	221
(三) 桃	223
(四) 葡萄	223
(五) 柑橘	224
(六) 穗醋栗	225

第六章 果树化学诱变育种

一、一般化学诱变的药剂与方法	226
(一) 诱变剂的种类	226
(二) 主要诱变剂的作用机制	231
(三) 处理的方法	233
二、诱发多倍体的药剂与方法	238
(一) 秋水仙素诱发多倍体	239
(二) 萘嵌戊烷诱发多倍体	252
(三) 富民农诱发多倍体	253

第七章 果树突变体的细胞学鉴定

一、细胞体积和器官形态的鉴定	255
(一) 细胞的大小	255
(二) 器官的大小和形态	261
二、染色体的鉴定	269
(一) 采样	269
(二) 样品的处理与保存	279
(三) 细胞的解离	281
(四) 染色	282
(五) 制片	285
(六) 镜检	287
(七) 显微照相和绘制显微图	290
(八) 染色体显带法	291
(九) 分析鉴定	293
参考文献	294

第一章 突变的细胞学与遗传学基础

细胞是生物体的基本组成单位。有机体的各种生命活动，如生长、生殖、遗传变异等，都与细胞的结构和功能有密切关系。细胞学和遗传学的主要内容，如细胞的形态、结构、分裂、分化、授粉、受精，特别是染色体的数目、结构及其遗传变异等，都与育种工作密切关联，因而是突变育种的理论基础，是选育和鉴定新品种的主要依据。

一、细胞的结构

果树的细胞与其他高等植物一样，其形状、大小和功能在不同组织间有各种各样的差别。但无论哪种细胞，其基本结构都具有共同的特点，即全是由细胞壁(cell wall)、细胞质(cytoplasm)和

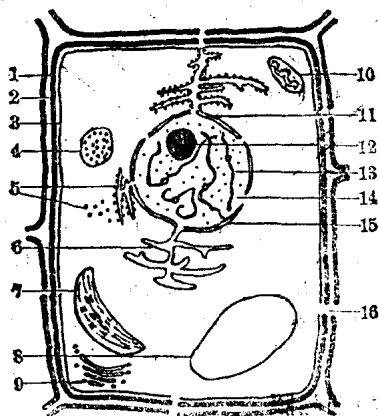


图 1-1 植物细胞模式图

- 1.细胞壁 2.胞间层 3.细胞膜(质膜) 4.溶酶体
5.核糖体 6.内质网 7.叶绿体 8.液泡 9.高尔基体
10.线粒体 11.细胞核 12.核仁 13.染色体
14.核液 15.核膜 16.胞间连丝

细胞核(nucleus)所组成(图 1-1, 1-2)。

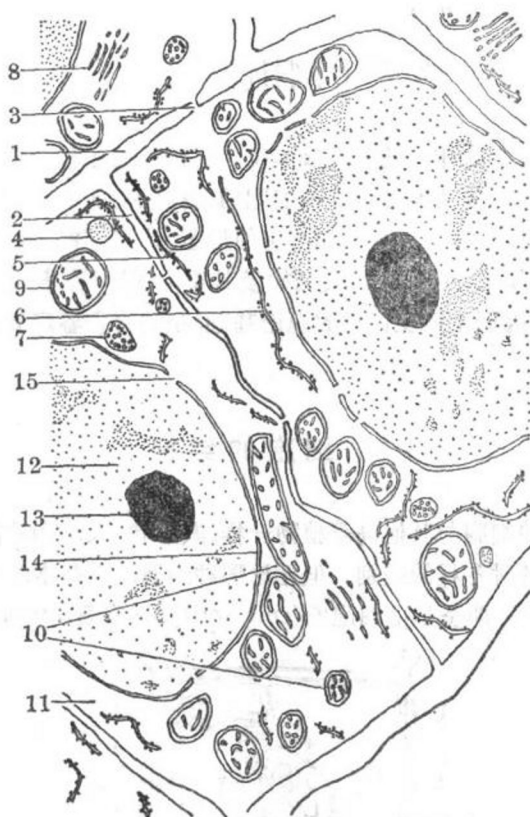


图 1-2 电镜下的植物细胞

- 1.旧细胞壁 2.新细胞壁 3.胞间连丝 4.微体 5.核糖体
6.内质网 7.多泡体 8.分散高尔基体 9.质体 10.线粒体
11.细胞质 12.细胞核 13.核仁 14.核膜 15.核孔 ×5580
(Gifford 与 Stewart)

(一)细胞壁和细胞膜

1. 细胞壁

细胞壁是植物细胞特有的结构，是由多种化合物组成的。其主要成分为纤维素(cellulose)、半纤维素(hemicellulose)和果胶

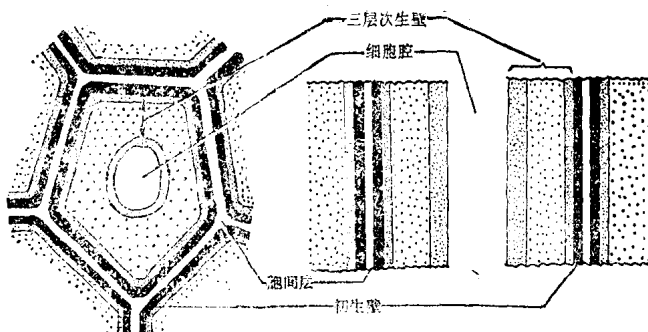


图 1-3 细胞壁的结构

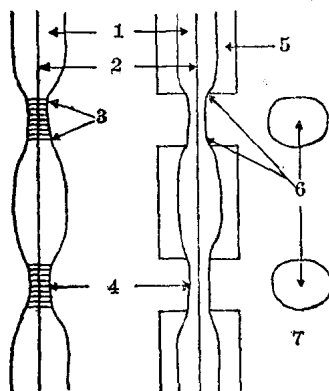


图 1-4 纹孔与胞间连丝

1.初生壁 2.胞间层 3.具有胞间连丝的初生纹孔场 4.纹孔膜 5.次生壁 6.纹孔口 7.从细胞壁表面所见的纹孔

质(pectic substance)。细胞壁由细胞质分泌而产生,大体上可分为三层,即胞间层(中层, middle lamella)、初生壁(primary wall)和次生壁(secondary wall)(图 1-3)。

(1) 胞间层 胞间层又称中层,是在细胞分裂产生新细胞时形成的一层薄膜。其主要成分是果胶质,粘而柔软。它既可将相邻的细胞粘连在一起,又可缓冲胞间挤压,不致阻碍细胞的生长。由果胶质组成的胞间层,能在酸、碱、果胶酶(pectinase)的作用下

分解,使相连的细胞彼此分离。

(2) 初生壁 初生壁是在细胞生长过程中由细胞质分泌产生的。它是许多纤维丝排列成的网状结构,网眼内充满了果胶类物质,所以初生壁富有弹性,不会限制细胞的继续生长。利用纤维素酶(cellulase)和果胶酶可以脱除细胞壁,获得原生质体(protoplast)。

(3) 次生壁 并非所有细胞都具有次生壁。有一部分细胞当体积停止增长后,细胞质仍继续分泌纤维素和其他物质附加在初生壁上,构成次生壁。其中的纤维丝合并成粗线状,并在壁内作螺旋状环绕,故次生壁坚韧而无伸缩性。它起着保护和支撑细胞的作用。

(4) 纹孔及胞间连丝 初生壁形成时,并不是均匀加厚,而是形成许多纹孔(pit)。相邻的细胞纹孔常成对存在,中间还有一些很细的细胞质丝相连,称为胞间连丝(plasmodesmata)。它们把相邻的细胞彼此紧密地连接起来,形成一种管道系统,使细胞间的物质可以自由流通(图 1-4)。

2. 细胞膜(质膜)(cell membrane, plasma membrane)

细胞壁之内统称为原生质体。其表面由一层薄膜所包围,这层膜称为细胞膜或原生质膜。它与细胞壁紧密相接,用光学显微镜很难分辨,只有在电子显微镜下才能看到。细胞膜的主要结构是由蛋白质(protein)和脂质分子所组成,有的还含有少量与蛋白质或脂质结合在一起的碳水化合物,它们以糖蛋白或糖脂化合物的形式存在于膜内。细胞膜具有选择的通透性,使细胞所必需的营养物质可以进入,其代谢产物可以排出,从而能在变化多端的环境中保持相对稳定,维持正常的生命活动。如果细胞膜丧失了这种特性,细胞就会变性或死亡。

(二)细胞质

细胞膜以内,细胞核以外的全部物质统称细胞质。它包括细胞基质(cytoplasmic matrix)和各种细胞器(organelle)。细胞器是细胞基质内具有一定形态和功能的物体。现已肯定线粒体