

植物育种和 細胞遗传学

F. C. 伊利沃特著

植物育种和細胞遺传学

F. C. 伊利沃特 著

奚元齡 王榮增 柳學余 譯

科學出版社

1964

F. C. ELLIOTT
PLANT BREEDING AND CYTOGENETICS

McGraw-Hill Book Company, Inc.

1958

內 容 簡 介

本书根据孟德尔遗传学观点，阐述了最近细胞遗传学在植物育种学的理论和技术上的应用。内容涉及作物品种的性质与起源，植物育种的遗传学原理，重组、突变、多倍性及引种在植物育种中的应用，自花受精与异花受精作物的杂交与选种，抗病育种，品种推广前后的工作等。原书中“植物改良的组织”一章，在中译本里未译出。

本书可供植物选种工作者以及生物和农业科学工作者参考。

植物育种和细胞遗传学

F. C. 伊利沃特 著

奚元龄 王荣增 柳学余 译

*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街 117 号)

北京市书刊出版业营业许可出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总经售

*

1964 年 5 月第 一 版

书号：2827 字数：310,000

1964 年 5 月第一次印刷

开本：850×1168 1/32

(京) 0001—4,608

印张：11 3/4

定价：[科七] 2.00 元

前 言

这本教科书是由于細胞遗传学在植物育种学理論与方法上应用的重要性而編写的。在著述过程中,有一种企图,就是想着重叙述植物育种学所依据的生物学原理。为了达到教科书的要求,作了一些省略。在編写时設想讀者已具有某些基本遗传学知識。为了可以較詳細地討論原理,书中把方法上的細節縮減到最低限度。所列参考文献較大学在校学生所需者为多。再者,本书也包括一些設想性質的材料,借以激起对新技术发生兴趣。根据这种設想而写成的教科书,将对某些讀者有些不适合,尽管在提出植物育种課題时,还没有一个一般公認的方法。所以,这本书既不是一本植物育种手册,也不是一本植物育种“烹調术”。无疑的,这本书对高年級学生和育种家比对初学者更为适用与更感兴趣。但論述的内容并不都是在同一个水平。根据著者經驗,攻讀植物育种学課程的高年級学生和大学毕业生,一般都比在校学生某些課題方面具备了更广泛的基础知識。(下略)

F. C. 伊利沃特

目 录

前 言	iii
第一章 作物品种特性	1
第二章 遗传的染色体机制	56
第三章 重組合在植物育种中的重要性	86
第四章 突变在植物育种中的作用	97
第五章 多倍性与植物育种	136
第六章 植物育种中的染色体替代和非整倍体分析	177
第七章 引种在植物育种中的作用	196
第八章 自花受精作物的杂交和选种	212
第九章 异花受精作物杂交改良法	254
第十章 抗病育种	296
第十一章 品种推广前的試驗	315
第十二章 品种推广后植物材料的处置	337
学名索引	362
术语索引	365

• v •

第一章 作物品种特性

对一个参观的人来说，一块美丽的成熟中的玉米田，或市場上展出的蔬菜，最多也只能引起他对作物品种的一种浮浅的注意。他只能看到二十世紀中叶高度专门化的农业产品的单独的陈列样品。对稍熟悉现代农业的人来说，在生产与销售方面制度的效能和人的技巧，似乎比品种本身的优良性质更为重要。虽然并没有企图减低生产与销售中许多因素的重要性，但是必需认识到，我們已经把适合于各种用途的现代作物品种的优良性质过分地认为是当然的了。

现代作物品种在许多方面代表着超出其野生祖先的突出的科学成就，尤其是它在机械化栽培上的应用。但现在种植的品种不过是在其前身的基础上稍稍地有些改进。它们的特点是从品种开始驯化以来长期演替的过程中积累了许多小的改进之点，它们的育成是建立于其祖先品种的已有成就的基础上的。诚然，我們要为现代作物品种的优越状态而感谢前人的卓越劳动。

我們感谢前人的成果，我們也要肯定植物育种家在品种的演替过程中得到的微小的改良，在经济收益上，常有重大意义。植物育种家对于新品种的育成，即使没有根本的差异，也是值得称道的。

以上只涉及了人在新品种育成中的作用。我們还要看到在作物品种演进中自然的潜力。自然界在每一世代中对后代进行着严格的筛选作用。有些可以适应于环境的各种因素；别的可能不能适应，因此它们只能产生少数下一代个体。经过无数代自然选择的作用，对现代作物的许多特性发生了显著的影响。

第一节 遗传的一般概念

如果不讨论这些现代作物品种的改良特性在每一新世代重新

出現的方式，而來討論它們的优越性或它們比它的祖先的改进之处，将是沒有意义的。特性从个体传给它的子代叫做遗传，这是一般的名詞，描述植物和动物与其祖先相似的趋势。

个体表现的特性不是就是从这个特性本身而遗传的。这些特性的决定者，基因，为性細胞核染色体所帶有，这些基因形成着从一代传给另一代的狭窄桥梁。在有性生殖中，由于亲体产生性細胞的結合而产生子代的发育过程中，表现出遗传现象。

表面看来，有性生殖的特点，是一个新世代恆常地表现出它的亲代的特性。当农民种植小麦时，如果一切都順利的話，它十足的期望着收到一次小麦。

生殖的表面恆常性，蘊藏着显著的不恆常性。有性生殖为羣体中变异的保持提供着一种机制。再者，这种变异可以在杂交的羣体里的个体間重組合和相互轉移。重組合的重要性，将于第三章討論之。应強調指出植物羣体内的变异，为自然界也为育种家提供着育成适合环境需要的新品种的原始材料。植物育种的定义，可以是当試驗羣体通过有性生殖从一代过渡到另一代时，按照一个选定的方向或导向于一种特定目标，发生組成成分的改变，运用人为的作用来控制这种变异性。

虽然，长期以来观察了通过人为的控制杂交或其他方式的有性生殖而表现的遗传现象，用科学方法研究这种现象还是开始不久。十九世紀后半期，对遗传发生过广泛的兴趣，进行过闡明某些遗传状态的研究工作。在这种热烈的基础上，研究遗传和变异的遗传学成为一种新学科而誕生于 1900 年。仅仅在以后的半个世紀內，遗传单位在世代間传递的原則，已經得到闡明。并且对于遗传研究中观察到的可遗传的和不能遗传的变异的鉴别和评价，也都获得了进展。

第二节 植物生长环境的性质

組成一定个体的遗传性的全部特性叫做这个个体的基因型。这些特性的外表表现叫做这个个体的表现型。虽然基因型是遗传

的,但植物育种家一定要以表现型的外貌为基础进行选择。因此,植物育种家遇到的问题是艰巨的,因为观察到的植物间的变异,是植物生长周期中遗传性与环境间复杂的相互作用的结果。生长在任何特殊地区的植物,可以由于遗传性的差异、环境对不同基因型的影响不同、和环境本身的变化而发生变异。

历史上常见的不同环境,对种间和种内遗传变异的数量和地理分布也有深远的影响。由于相继的地质年代的不同气候,完全不同的植物种和属曾经在不同地域范围内占着优势。具有丰富遗传变异性的类群,其品种和种能适应于广大的气候范围,得到传布。另一方面,也有从变异性极狭窄的群体遗留下来的植物,就只能在极特殊环境下和高度特殊条件下得到生存。

以前指出过植物个体所表现的全部特性是环境与遗传性相互作用的结果。营养生长和种子或果实产量特别容易受到环境变化的影响。由于这些都是经济特性,育种家最感兴趣,关心环境变化是特别重要的。

植物的其他特性不是这样容易地受到环境的影响而改变。虽然环境能够影响植株的花数,花器官所包含的部分本身是最恒定的特性。花的特性在植物分类上占有重要位置。花也为产生新的一代提供基础,这是育种家控制杂交时必需应用的器官。通过花器官的处理,把需要的雌和雄配合起来,达到人工控制杂交的目的。因为育种技术以控制杂交为中心,现在来讨论花和花部器官。

第 三 节 花

完全花

简单完全花包括下列诸部分:萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊(图 1-1 至 1-3)。萼片是变形叶,在花的外部形成花托或花萼。它们遮盖着幼芽,在开花以前对花多少有些保护作用(Grant, 1950)。花瓣一般是鲜明的叶状结构,集合而成花冠,位于萼片之内,成一或更

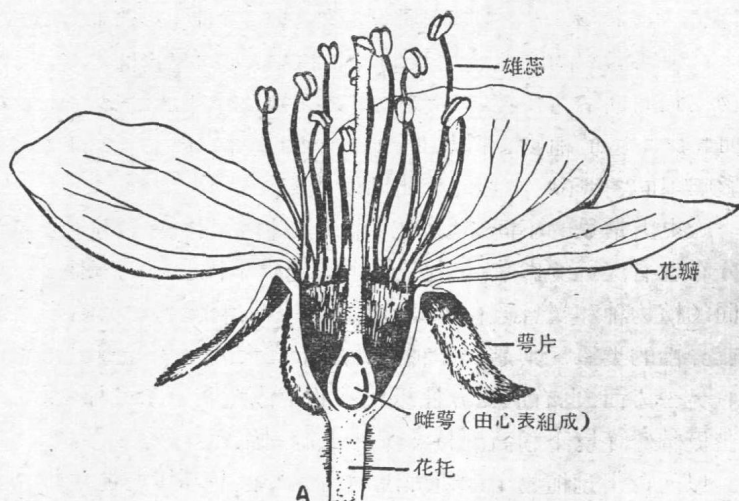


图 1-1 完全花的諸部分(取自 Fuller 和 Tippo, “大学植物学”, 1949)

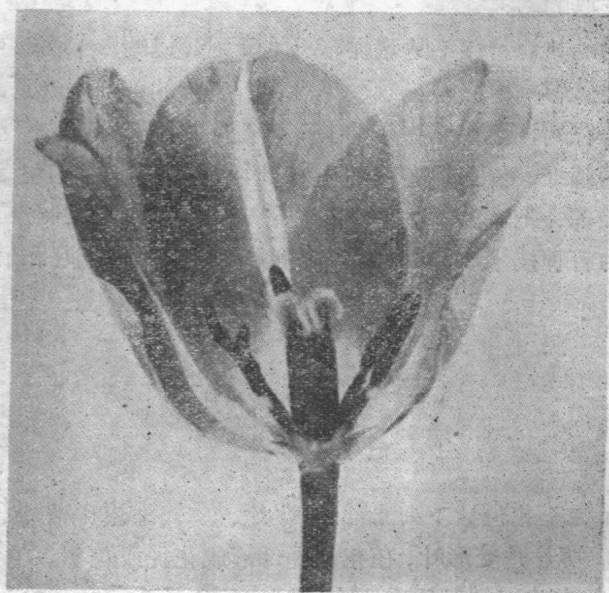


图 1-2 山慈菇花的側剖面, 示主要部分: 萼片, 雄蕊(花藥与花絲)和雌蕊(柱头, 花柱和子房) (WSC 摄)

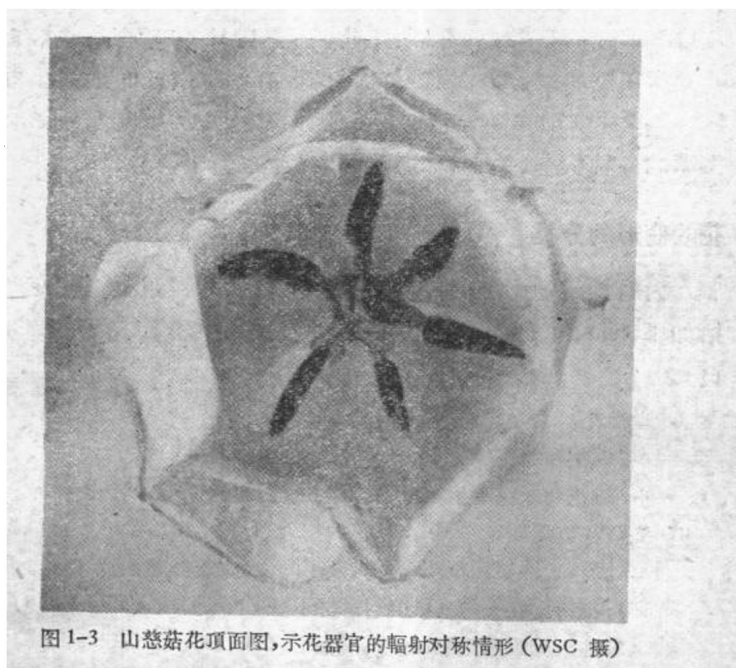


图 1-3 山慈菇花顶面图, 示花器官的辐射对称情形 (WSC 摄)

多輪狀排列。鮮艷的花瓣經常引誘着昆蟲來幫助傳粉。當然，其他狀態也有引誘昆蟲的作用，容後詳述。花冠之內是雄蕊（或花的雄性因素），含有花粉粒的花藥，着生在纖細的柄上，叫做花絲。花的中心是雌蕊（雌性因素）。雌雄可以是單出或復出的，取決於它是由一個或幾個心皮所組成，心皮是帶有種子的器官。單獨或復聚的心皮都叫做子房；子房內有一個到許多胚珠。子房上部的雌蕊的伸長部分叫做花柱，柱頭生於其頂端或上部表面。柱頭表面可以是粗糙的或粘的，或柱頭可有分枝以利於接納花粉和花粉發芽 (Fuller, 1941; Fuller 和 Tippe, 1949)。

花的变形

花的类型有多种变形。这些特征为分类学家提供了植物分类上可采用的恒定特性，应用这些特性可以把植物归納成科、属和种 (Pool, 1941)。同时，也为植物分成不同的类别提供了依据。这

是自然选择的结果,每个类型都各有它自身的特殊适应状态。花的变形在控制授粉方面有重大意义。有些种由此而加强了自花授粉,有些种则加强了异花授粉。因为植物育种家涉及到影响有性生殖的各种状态,关于花的变形的讨论是需要的。

花的变形的分类

为有性生殖中不同授粉方式提供依据的较重要花的变形可概括如下(Knuth, 1906, “显花植物授粉作用手册”, 第一卷, 38—40页):

I. 单性花

- A. 雄花和雌花着生于同一植株上(雌雄同株的)
- B. 雄花和雌花着生在不同植株上(雌雄异株的)

II. 完全花或两性花

A. 同花的柱头和花药成熟时期不同(雌雄蕊异熟的)

- 1. 花药比柱头先熟[雄蕊先熟的 (Delpino) 或 (Hildebrand)]
- 2. 柱头比雄蕊先熟[雌蕊先熟的 (Delpino) 或 (Hildebrand)]

B. 同花的柱头和花药同时成熟[雌雄(蕊)同熟的] (Sprengel)

1. 授粉时花开放[开花受精的 (Axell)]

- a. 由于柱头和花药的相对位置关系不能自花授粉 (Herkogamous) (Axell)

- b. 由于柱头和花药的相对位置关系可以自花授粉

(1) 全部花的雄蕊和花柱等长[同态性的或花柱同长的 (Hildebrand)]

(2) 不同植株上雄蕊与花柱长度不等(异形的)

(a) 雄蕊和花柱的长度都不同[花柱异长的 (Hildebrand)]

甲. 有二种类型: 长花柱和短雄蕊; 短花柱和长雄蕊(二态性的或 Heterodistylous)

乙. 有三种类型: 长花柱和短雄蕊; 中花柱和长雄蕊; 短花柱和长雄蕊(三态性的或 Heterotristylous)

(b) 只有雄蕊长度不同 (Heterantherous)

2. 授粉时花闭合[闭花受精的 (Kuhn)]

第四节 显花植物的世代交替

显花植物中，在大田看到的植株是它的生活史里的明显的部分，叫做生活史的孢子体部分。低等植物中，配子体占有着生活史的主要历程。经济植物的花，经常是孢子体的一个明显组成部分。在花内进行着世代交替。许多作物的幼花内，世代交替过程中的重要步骤之一可能在开花前二或三星期时发生。

减数分裂

因为生长中的植株是植物生活史中产生孢子的因素，花是产生孢子的场所，现在有必要讨论它们是怎样形成的。减数分裂指二个相继发生的核分裂的过程而言，通过这种过程，孢子体体细胞的染色体组成减半产生配子(图 1-4)。减数分裂中染色体行动的主要状态，包括着从产生孢子体的雌雄配子得来的染色体的配对。在减数分裂期间，从雌雄亲本配子得来的染色体发生组成部分间的交换。这种状态使得连锁基因产生重组，这与染色体重组加合起来，使得各种变异有可能在一个有性生殖群体中从一个世代的个体传给下一代的个体。染色体在配对时已成双线，因此，4条染色体线形成四分体。第一减数分裂把它们分成二分体，第二减数分裂时，染色体分向相背二极。染色体传递方式容在第二章内详述。

因为，花内有雄和雌性因素，形成二种不同类别的孢子。在雌性因素内(雌蕊内的胚珠)形成大孢子、在雄性因素内(初级造孢花药组织)形成小孢子。

第五节 大孢子发生和雌配子发生

在幼胚珠表皮下层的细胞，分化出一种特殊的生殖细胞，叫做大孢子母细胞(图 1-5)。减数分裂从这个细胞的分裂开始。第二减数分裂后产生成直线排列的四个大孢子。许多作物中，最外部的或接近珠孔表面的3个大孢子退化，最内层细胞成为有功能的

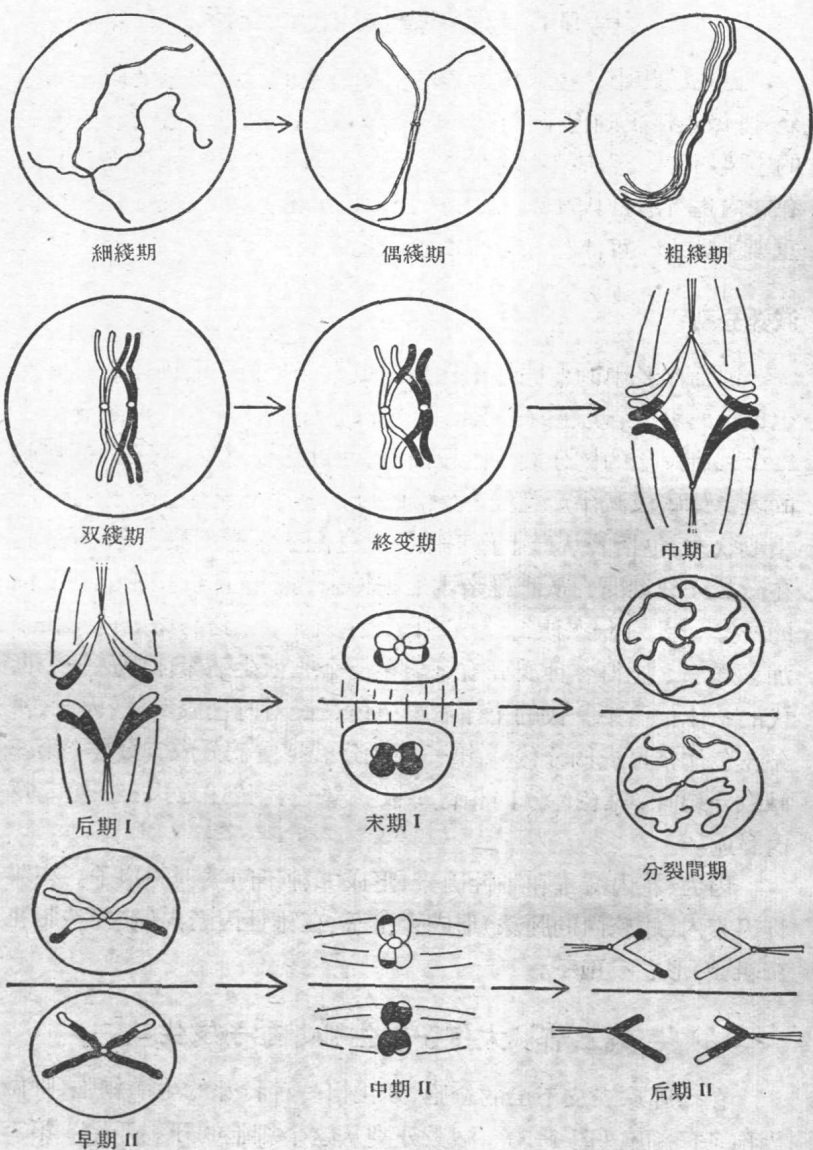


图 1-4 減数分裂时期，包括一对染色体的減数分裂时期示意图
(取自 M. M. Rhoades)

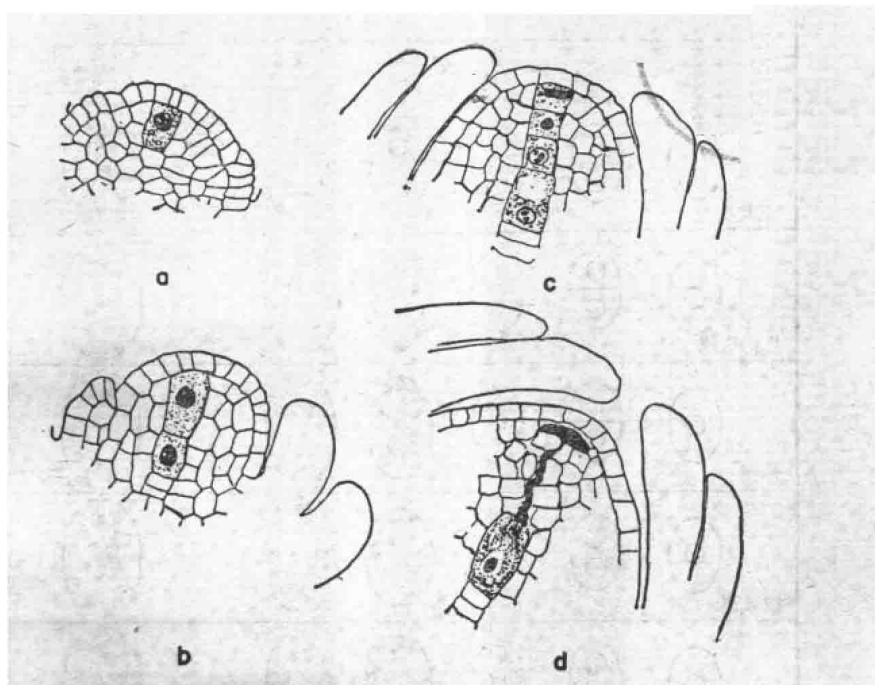


图 1-5 小麦大孢子发生图解

(a) 大孢子母細胞；(b) 大孢子母細胞減數分裂產生的 2 個細胞時期；
(c) 4 個細胞時期，指出大孢子成直綫排列；(d) 最內層或有功能的大孢子，
和外層三個已退化細胞的殘迹。正在發育中的內珠皮 遮 蓋 着 胚
珠，如(b)，(c)，和(d)所示。(取自 Percival “小麦”，1921)

大孢子。后者长大,进行着大配子发生。大配子发生时,有功能大孢子的核发生有絲分裂,但并不立即产生新的分开的細胞。典型情况是有功能的大孢子的核进行相繼三次有絲分裂后形成八个核,按一定位置排列,形成胚囊或雌配子体。第一有絲分裂产生的二个核,移向胚囊两端,再經過二次分裂后,在胚囊的每端有四个核。两端中各有一个核移向胚囊中部,这二个核一般結合成并合核。后者包含的核叫做极核。胚囊的形成有几种变态,本节所述限于大多数被子植物常見的类型。其中胚囊发育类型主要的示如图 1-6,詳可參閱 Maheshwari (1950) 和 Haupt (1953) 的著作。

胚囊珠孔端三个核中的一个变成有功能的卵(雌配子);其余

大孢子母細胞	I 分裂	II 分裂	III 分裂	IV 分裂	V 分裂	成熟胚囊	
正常类型							
月見草属							
葱属							
椒草属							
Penaea							
貝母属							
Plumbagella							
蓝雪属							
五福花属							

图 1-6 被子植物胚囊发育的主要类型
(Haupt, “植物形态学”, 1953)

的核叫做助細胞。胚囊另一端的三个反足核,可再进行有絲分裂。

即使雌雄因素位于不同植株或植株不同部位,孢子形成与配子发生的时期是同时或接近于同时进行的。现在来討論同时发生的雄性的行为。

第六节 小孢子发生和雄配子发生

在幼嫩花药内,小孢子囊内含有的初生造孢細胞(图 1-7)产

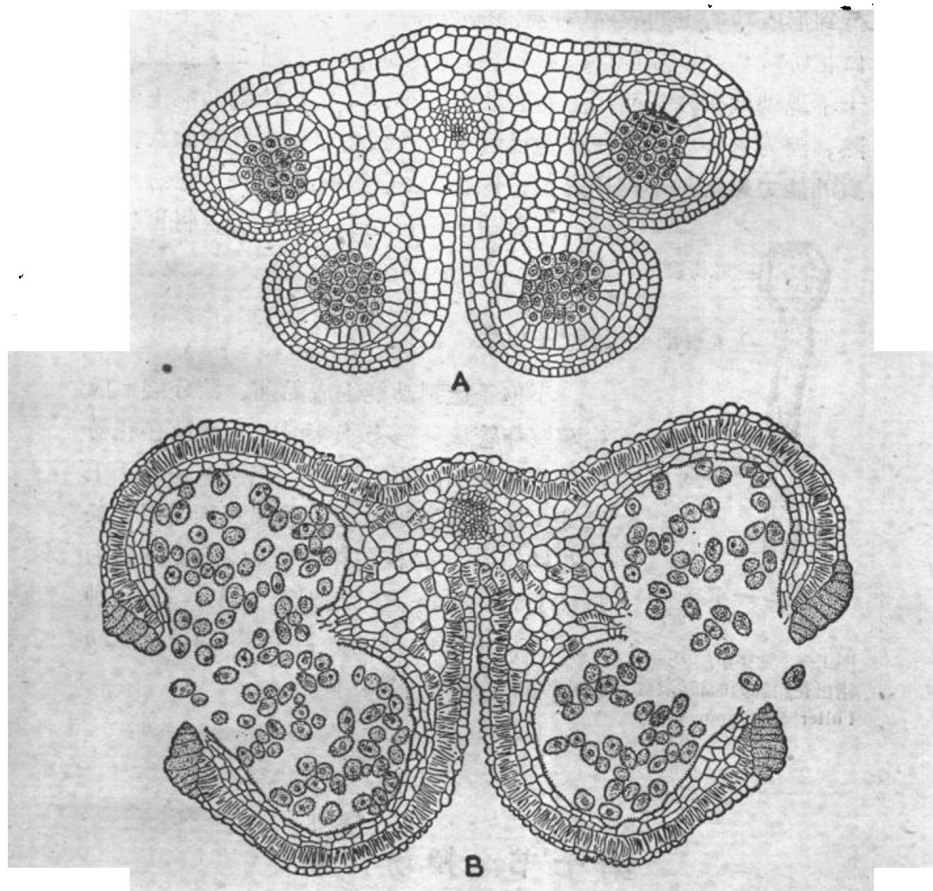


图 1-7 百合幼和成熟花药的横切面
(取自 Haupt, “植物形态学”, 1953)

生小孢子母細胞(花粉母細胞或 $PMCs$)

这种初生造孢細胞在变成花粉母細胞前可以进行少数几次分裂。花粉母細胞长大,变成圓球形。繼之以第一和第二減数分裂,通过減数分裂,体細胞染色体数减少一半,象雌配子发生一样。第二次分裂的結果,四分孢子(不要与第一減数分裂中染色体四分体相混淆)內幼小孢子成等面或四分同裂的排列。通常幼小孢子在其的发育过程中在四分孢子內停留的时期很短,虽然有时可以保持到形成功能上的成熟(詳見 Maheshwari, 1950)。成熟小孢子叫做花粉粒。大多数作物減数分裂到花粉成熟約需时 2-3 星期。由于不規則減数分裂而产生的有缺陷的小孢子不能达到功能上的成熟,因为这种小孢子在发育过程中通过絨毡层細胞壁吸取营养物質的能力比正常小孢子为差,不能与之竞争所致。关于这种可能性,在討論遗传传递上的偏向时,将再討論之。

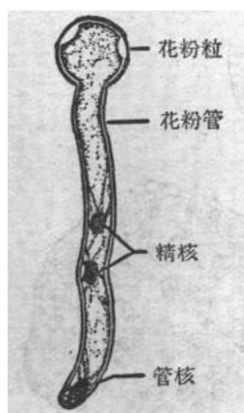


图 1-8 发芽中的花粉,指出花粉管內的核(取自 Fuller 和 Tippo, 1949)

雄配子发生

小孢子达到功能上成熟前,核分裂形成生殖核和管核。多数作物中,生殖核在花粉粒从花药散出前再次分裂。花粉粒在柱头上发芽,原生质通过壁上的孔成管状伸出,长入花柱組織。管核在花粉管的头部,其后为精核(图 1-8)。这时雄配子完成。有关种子植物花粉粒的发育,詳可参閱 La Cour (1949)。

第七节 授粉作用

当从一株植物取来的花粉授到同一朵花或同株的其他花上