

突变育种手册

TUBIAN YUZHONG SHOUCHE

科学出版社

突 变 育 种 手 册

中国科学院遗传研究所
《突变育种》手册翻译小组

科 学 出 版 社

1 9 7 2

内 容 简 介

本书介绍了植物突变育种中理化诱变因素的种类、性质及诱变方法,叙述了处理材料的选育步骤,及突变育种的特点和成就,并阐述了突变的性质及其鉴定方法。

书末附有有关诱发突变的参考文献。

本书可供生物学、农业、园艺、遗传育种工作者及有关的科技、教学人员参考。

* * * *

本书译自《MANUAL ON MUTATION BREEDING》

突 变 育 种 手 册

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

*

1972 年 9 月第一版

1972 年 9 月第一次印刷

定 价: 0.70 元

译 者 的 话

近年来,国内外在突变育种工作中利用物理、化学因素新技术已创造了不少农作物优良新品种,不论在诱变方法和实际成果方面都取得了可喜的进展。突变育种的特点是育种时间较短,可使品种的某些性状得到很大幅度的改良,或者获得某些崭新的性状,它特别适用于对原有优良品种的个别性状进行改良。

为了更好地利用突变育种方法为我国社会主义建设服务,我们遵照伟大领袖毛主席关于“**洋为中用**”的教导,翻译了1970年出版的“突变育种手册”一书。

该书扼要地阐述了突变育种的基础理论,着重介绍了突变育种的方法,并综述了突变育种的现有成就及有关问题。

同其他育种方法相比,突变育种还是一门比较年轻的科学。该书所介绍的研究成果仅作参考。我们相信,在毛主席关于“**百花齐放,百家争鸣**”方针的指引下,在科学实验的群众运动中,我国突变育种工作定能有所发现,有所发明,有所创造,有所前进,为人类作出较大的贡献。

目 录

一、引言：突变在植物育种程序中的地位	1
二、用于诱变的辐射	11
三、化学诱变剂	70
四、突变的其他原因	101
五、在第一代中可观察到的诱变剂的效应	110
六、突变的性质	140
七、连续变异性状的突变	154
八、影响突变谱和突变体性质的因素	163
九、突变育种的一些特殊问题	170
十、无性繁殖植物的突变育种	186
十一、通过突变育种改良农作物特性	196
十二、利用突变解决其他植物育种问题	235
十三、何时利用突变育种	244
参考资料	254

一、引言：突变在植物育种程序中的地位

突变是有机体全部变异性的根本源泉。诱发突变所发生的变异性同进化进程中自发突变所发生的变异性并没有本质上的差别。植物育种中利用诱发突变的方法基本上相同于对新产生的自发突变所采用的方法，并将在下面论述。表 I 以高尔 (Gaul, 1963) 分类为基础，它表明突变在植物育种中有许多不同的利用途径。

突变的直接利用

对植物育种来说，直接利用突变是一种非常有价值的辅助途径，特别是一个在其他方面是适应性良好的品种，而只希望去改良一、两个易于鉴别的性状时更是如此。其主要优越性是品种的基本基因型常常只发生轻微的改变（同两个品种进行杂交时相比），但却增添了改良的性状，并且培育此改良品种，较之利用杂交以达到相同的结果，所需要的时间却能大大地缩短。

如在大麦、小麦、燕麦、水稻和大豆中直接利用诱发突变所得到的一些已推广的突变体品种业已表明，可将矮秆、早熟性，对某些病害的抗性和籽粒品质等的某种改良引入到在其他方面适应性良好的品种中去，而同时又不明显改变这些品种的其他特性。然而，人们应当提防突变基因的多效性效应和其他一些不需要的诱发突变（见第 8 章第 3 节）。如果观察到不希望发生的性状，最好是把该突变体同亲本系进行回交，并选择这样一些个体，它们既具有所需要的突变，又能摆脱掉

其他不希望有的变异。就那些易于鉴别的改良性状来说,由于突变体同回交亲本几乎是一个基因型,并且分离不大,因而一、两次回交通常就足以使突变体摆脱掉那些由诱发突变独立产生的不理想性状。在遇到紧密连锁或严重的基因多效应时,就必须重复进行诱发处理。可以用亲本系重复处理或者再处理突变系。已有证明,重复诱变处理结合适当的选择能导致产量的提高 (Scholz, 1960; Gardner, 1969)。在 M_2 或 M_3 代就能发现希望得到的纯合突变体,这在杂交时要在 F_6 或 F_7 才能办到。就当年开花的植物来说,用这一方法培育品种的时间,从开始用诱变处理起计算,小麦(雪白的索诺拉品种)为三年半,水稻(黎明品种)为六年,大麦(鲁塞尔品种)为五年。这样育种所需要的时间大大地缩短了。那些需经数年才能到达开花期的物种,其育种时间就节省得更多。果树是这方面良好的例子。

在使用突变育种技术时,应当注意到亲本品种的选择。总的来说,亲本品种应当是该地区适应性最好的品种。也要小心注意到孕性,诱变处理孕性显著下降(见第五章第3节)。

一个突变系优良与否,不取决于新发现的有益突变,因为发生突变的只是基因型的一部分,而整个基因型却决定着其他一些农艺特性,如适应性、抗性、一般品质及产量。因而重要的是要在田间条件下,仔细地测验突变系的总的表现。这在 M_3 或 M_4 代就可以开始进行。

如果农艺性状的表现不能令人满意,甚至经 M_3 或 M_4 代测验的结论还是这样,而突变体在某一性状方面又有很大的改良,那么适当的做法是把该突变体同亲本系或一个适应性良好而又高产的品种进行回交(表1)。

上述分析都是针对那些易于鉴别的突变体的,它们属于

通常所称的“大突变”(Swaminathan, 1965)。由“微突变”所产生的改良就只能在植物群体中察觉出来,并且对它们的测验需要生物统计分析。“微突变”最初在 M_2 代就能察觉出来,但当选择变异体的遗传本性时,却只能在以后各代中才能确定。“大突变”和“微突变”这两者均能用于突变育种。高尔 (Gaul, 1965) 对“微突变”所采用的程序是,先在 M_2 代中随机选择正常表现的 M_2 植株,再在 M_3 和其后各代中选择希望得到的性状(如产量、籽粒大小等)。“微突变”的技术应用是值得重视的,因为“微突变”中出现有用的诱发突变体的频率比“大突变”高得多 (Gregory, 1965)。

因此,在种子(或花粉粒)的诱变处理为基础的育种程序中,应采用以下两个途径:在 M_2 代选择希望得到的可见突变体,以供今后直接利用或用于杂交;随机选取外观正常的 M_2 植株,再在以后各代中测验其在所需要的数量性状方面的改良情况。在外观正常的 M_2 植株中观察到数量性状的平均值比对照有所下降是正常的现象,因为所诱发的大多数小的突变是有害的 (Scossiroli, 1965)。然而遗传变异增大了,这就提供了朝有利方向选择的基础。这一方法的成功在很大程度上取决于在 M_3 代及以后各代中是否小心地进行测验。由于已有证明, M_2 代的遗传变异随剂量而增加,而在 M_3 代的变异实际上随剂量增高而下降 (Kao et al., 1960),因而在选择前使其自交一代并自然淘汰不适应的突变体可能比较恰当 (Brock, 1965)。

在二倍体中,剧烈的“大突变”的应用在某种程度上受到了限制,因为在事实上这种“大突变”通常生活力有所下降,并带有其他有害的多效应。然而,多倍体则更能承受剧烈的变异,并可仍然保持其适应性。

杂交育种中的突变

从长远来看,诱发突变用于杂交育种程序中的各种杂交组合,较之上述直接利用突变体可能更为重要。各种可能的杂交组合列于表1中。

表1 植物育种中利用突变的各种方法

I. 点突变的利用

1. 自花受精物种:

(1) 直接利用突变: 突变体直接作为改良品种应用。

(2) 杂交育种同突变相结合。

① 突变体同原始亲本品种或品系杂交。

② 来自同一亲本系的不同突变体间杂交。

③ 不同突变体彼此间杂交。

④ 突变体同一个不同的品种或品系杂交。

⑤ 显然带有相同突变的两个品种杂交。

2. 异花受精物种: 诱发突变以增加变异性。

3. 杂交优势育种: 在自交系中诱发突变。诱发雄性不育(自花受精和异花受精)。

4. 无性繁殖植物: 诱发芽“变种”。

II. 染色体突变的利用

1. 易位的利用: 从其他的种和属中转移性状。

2. 易位利用(已知断裂点)于产生“直接”的加倍。

3. 多倍体的二倍化。

III. 诱变因素在特殊育种问题中的利用

1. 用辐射产生单倍体。

2. 用诱变因素提高或降低交叉频率。

3. 用辐射在无配偶生殖植物体中产生过渡性的性别。

4. 用辐射减少远缘杂交的不亲合性。

5. 诱发突变用于农作物的遗传学以及生理、形态和生化过程的专门研究 (Nilan, 1964)。

在两个来自同一个纯结合亲本品种, 仅在两个突变基因上有差别的突变体杂交时, 由于除了这两个突变体基因外, 它

们总的来说是相似的基因型,因而只需要极少数的 F_2 植株就够了(Gaul, 1963)。然而,有一些证据表明,突变体的相互杂交也能够产生新的越亲变异(如形成双隐性),特别当同一个性状受许多突变基因控制时更是如此(Aastveit, 1966; Gaul, 1963; Hagberg, 1959)。还有,把两个具有相同突变体表现型的不同品种进行杂交,也能产生越亲分离。所以,在突变的表现中,遗传背景起着重要的作用(Gaul, 1967; Mikaelson, 1967a)。

当突变体用作亲本材料的来源同商业品种进行杂交时,所用的方法相同于常规的植物育种法。若要把一个所需要的性状加入到一个品种中去,为了更容易地把那些构成一个优良的商业品种所必不可缺的其他重要农艺性状保持下来,如果可以采用的话,那么利用在一个适宜的基因型背景上(一个商业品种)所发现的突变体,要比一个与栽培种有亲缘关系的野生类型或一个不适应的品种来转移这一性状要更加容易得多。例如,就硬粒小麦而言,在一个适应的商业品种中有一个抗倒伏的显性单基因突变,通过一系列简单的回交,就能够十分容易地把这一性状转移到任何具有相似背景的品种中去(Bozzini, 1967, 个人通讯)。

诱发突变通常发现的其他一些性状,有早熟性、对各种病害的抗性、较高的蛋白质含量、对不同土壤和气候条件的适应性等(Gaul, 1963)。利用诱发突变作为亲本材料取得成功的实例是白菜豆品种赛尼拉克(Sanilac),它综合了早熟性、对炭疽病的抗性和高产性(Down and Andersen, 1956),还有一些更新的品种“怒涛”(Seaway)、格雷蒂奥脱(Gratiot)和“水手”(Seafarer)。

有些研究工作者曾把诱变处理同杂交结合在一起使用,其目的是为增加变异性以扩大选择基础。为此可用诱变因素处理杂交种子或花粉粒(参看 Krull and Frey, 1961)。

很少看到在杂交优势育种中应用诱发突变。然而,通过诱发突变能改良自交系。在杂种群体所测得的杂种优势更提高了。玉米生产中使用单杂交种以取代双杂交种的趋势日益增长,由于诱发突变具有比较方便的后代测验程序,有可能它会发挥更大的作用。也有迹象表明,通过突变体之间彼此杂交能创造出高产的杂种 (Micke, 1968, 1969a; Scheibe and Micke, 1967)。最近的证据表明,诱发突变如易位用来在大麦这类作物中创造杂交种 (Hagberg, 1966)。诱发雄性不育也值得视之为诱变因素在自花受精作物的杂种优势育种中一种有效的应用。

异花受精作物的诱发突变

要把诱发突变的方法用于异花授粉作物就更困难。然而,诱变处理可增加变异性,从而扩大选择的基础。育种方法同自由授粉作物以群体选择为基础,创造综合品种或多交品种通常采用的方法没有什么不同。总之,除非有特殊情况认为比其他育种方法更好,目前并不推荐把诱发突变应用于自由授粉作物。最近加德纳 (Gardner, 1969) 和辛格尔顿 (Singleton, 1969) 报道了一些令人鼓舞的结果。

无性繁殖作物的诱发突变

自发突变(芽变)产生了无性繁殖作物中现存的大部分变异。一般来说,诱发突变相似于自发突变。

诱发突变目前已广泛应用于商业上选育观赏植物。一个诱发的颜色的芽变就能直接利用,用扦插无性繁殖而毋须进一步选育 (Bowen, 1965)。无性繁殖作物的育种在许多方面与种子繁殖作物所采用的方法不同,当采用诱发突变技术时也是同样如此。由于无性繁殖是以一个个体来形成和维持商业

上的群体,就有可能利用许多在种子繁殖世代不能分离和保持下来的突变体,对那些从来不结种子的作物,诱发突变方法则提供了唯一有效的育种途径。

诱变处理中最常用的植物部分是那些常用于繁殖的部分,如各种类型的块茎、鳞茎或球茎,休眠插条或正在生长的植株、木本芽、匍匐枝以及该植物最容易进行繁殖的其他相似器官。也能处理种子(特别是无配偶生殖植物)和花粉粒(如能产生花粉时)(Nybom and Koch, 1965)。由于被处理种子的多细胞性质,可以预期嵌合体的形成(见第5章第4节和第11章第3节)。

辐射和化学诱变剂都已经用于这些无性繁殖作物。一般来说,在产生芽变方面,辐射似乎更有效。慢性辐照并不优于急性辐照。尼庞和科克(Nybom and Koch, 1965)指出,处理应当局限在植物的芽或以后能够分离出突变体的部分。根或形成根的部分,或形成带有根状茎的生长点的部分通常要予以保护,以使幼苗能受较高的剂量照射而不致受损伤。在某些情况下,也可以给根低强度的剂量,以防止根抽条过旺及竞争。必须强调的是,处理过的植株应当尽可能给以最好的栽培管理,使其更好地生长和发育。

除直接繁殖符合需要的突变体外,也可以把嵌合体枝条上花朵的花粉用在进一步的杂交工作中(Hough et al., 1965)。费维尔达(Ferwerda, 1965)曾设想照射马铃薯使潜在的周层结构显示出来,他认为所观察到的这种变异不是诱发突变的结果,而是释放出早就存在的变异性(详见第10章)。

育种中的易位和加倍

辐射诱变的易位在植物育种的许多方面是有用的。当必须把一个所需要的性状从一个有亲缘关系的野生类型转移给

一个农作物品种时,通常要经过一系列的杂交,把携带所需要基因的整个染色体能转移到该品种中去。[使用这一技术的良好范例,可参看西尔斯 (Sears, 1956) 的文章,并参看第 11 章第 1 节。]

为了使那些重组很低的部位所发现的染色体节段能再定位,易位在断裂染色体方面也是有价值的。为绘制染色体图和重组染色体,易位也用作不同染色体节段的细胞遗传的标志。哈根贝格 (Hagberg, 1966) 在大麦中进行了这一领域内最广泛的研究 (还可参考第 11 章第 1 节)。古斯塔夫逊 (Gustafsson, 1967) 等强调了把高产易位和倒位用于植物育种的价值。然而,这些方法还是太理论性了,还不能推荐到一般实践中去。

多倍体的二倍化

要把同源多倍体,特别是人工创造的同源多倍体用作农作物,还受着严重的局限,因为在减数分裂时,大批地形成多价染色体导致了孕性的下降。诱发的染色体突变能造成足够的结构上的分化,以促进二价染色体的形成。高尔 (Gaul, 1963) 曾认为,要达到这一点,最好是照射和杂交交替使用若干世代,以搜集最大的结构上和遗传上的差异。

单倍化

用 X-射线照射花粉粒可以获得单倍体 (Bender, 1963)。

性别的诱发

有可能在无配偶生殖的物种中诱发性别。这种诱发出来的性别可维持若干世代。因此或许有可能通过正常的杂交程序来培育无配偶生殖的物种。朱林 (Julen, 1961) 在六月禾方

面的工作,是这方面应用的一个良好的例子。

突变育种的成就

虽然在植物育种中利用诱发突变原则上相当简单,但是这一技术发展到现在能够有效的使用并有成功的、可靠的把握,却经过了一个相当长的时间。因而,在 1950 年以前的记载中,用这个技术培育的,并在商业上使用的仅有一个作物品种(印度尼西亚的菸草)。到 1960 年,推广的诱发突变体品种数是 15 个。截至目前,这一数目已超过了 80 个。尽管这个数目还不小,但近年来数字的飞速增长明确地表明,诱发突变现在成功地应用在植物育种程序中了。较之品种数目更重要的是它们的品质。在许多情况下,突变体的产量显著增高,如日本的最高产的水稻品种之一(Kawai, 1966; 个人通讯),意大利的几个最高产的硬粒小麦(Bogyo et al., 1969),成熟期大大提前(如一个大豆品种提前约 3 周、一个水稻突变体约 3 周、一个蓖麻品种约 20 周),抗病性、蛋白质含量显著改良[有一个水稻突变体几乎增加一倍(Tanaka, 1969)]。在许多情况下,改良是在一高度适应性的品种中通过单一突变体得到的(该品种其他方面无显著变化),并通过在一个非常短的时间内完成(短到三年半)。

截至目前为止,绝大多数突变品种是把诱发突变直接繁殖而获得的,诱发突变用于杂交的例子很少。随着被分离出来的和被测验过诱发突变体材料的不断增长,可以预期,诱发突变在杂交中的应用,将会增多。

已报道了在各类作物方面的显著成就。推广品种的数字如下:小麦 10 个,水稻 4 个,大麦 13 个,燕麦 4 个;豆科作物为大豆 4 个,菜豆 7 个(不同种类),豌豆 1 个,花生 1 个,胡枝子一个。推广突变体品种最多的是观赏植物。1969 年中

期,已记载有 28 个观赏植物品种。然而,有一些私人的育种家还选育出了诱发突变体品种,总的统计数字中还没有包括这些品种。他们的数字可能很大。例如,联合王国的一个育种家报道,他以诱发突变得到了 60 多个商业品种。

因为研究工作者都倾向于使用那些最容易得到的诱变因素,所以难于对诱变因素产生商业品种的效率作出比较。即在早期几乎所有的诱变处理都用的是 X-射线。在 77 个新记载的品种中,根据所利用的诱变因素划分如下: X-射线 52 个, γ -射线 12 个,中子 12 个和化学物质 1 个。

有关突变育种最新进展详见西古尔彼奥恩森和米克 (Sigurbjörnsson and Micke, 1969) 的文章。

二、用于诱变的辐射

2.1. 辐射的种类与辐射源

植物突变育种工作者在研究中可以利用几种电离辐射,即X射线、 γ 射线及紫外线, α 及 β 粒子,质子及中子。其中每一种辐射在透过物质时,都有单个地释放能量——称为电离或离子对——的共同特性¹⁾。但是每一种电离辐射都有其特殊的性质,在应用时应注意这些特性。本节的目的是指出这些特性,并提供一些有关这些类型的诱变辐射源的切合实用的资料。在表2中概括地总结了各种辐射的性质。下列常用参考书有较详细内容可供查阅:格雷(Gray, 1954),莱普和安德鲁斯(Lapp and Andrews, 1954),利(Lea, 1955),海因和布劳内尔(Hine and Brownell, 1956),巴凯和亚力三大(Bacq and Alexander, 1961),格拉塞尔等(Glasser et al., 1961),约翰斯(Johns, 1961),伊特(Etter, 1965),戴尔(Dale, 1966)。

X 射线

X射线与 γ 射线及紫外光一样,是一种电磁辐射,放射出来是量子,但波长有不同(X和 γ 射线波长为10至0.001毫微米,紫外光为2000至3000毫微米)²⁾,结果,在实际应用中

1) 常用的紫外线的波长(例如水银灭菌灯的2537毫微米谱线)不是一种电离辐射,但因常用它来诱发花粉中的突变,所以放在一起讨论。

2) 毫微米(nm),相当于旧的“埃”,或 $\text{\AA}$ 。

表 2 辐射的特性 (引自 Sparrow and Konzak, 1958)

辐射种类	源	性 质	能 量	危 险 性	必需的屏蔽	透入组织的深度 ^a
X射线	X光机	电磁辐射	通常为50—300千伏	危险, 有穿透力	几毫米的铅, 极高能的机器例外	几毫米至许多厘米
γ 射线	放射性同位素及核反应	与X射线相似的电磁辐射	达几百万个电子伏特	危险, 有穿透力	需很厚的防护, 如几英寸厚的铅或几英尺厚的混凝土	很多厘米
中子 (快中子、慢中子及热中子)	核反应堆或加速器	不带电的粒子, 比氢原子略重, 只有通过它与被它通过的物质的原子核的作用才能观察	从小于1电子伏特到几百万电子伏特	很危险	用轻材料, 如混凝土, 做成的厚防护层	很多厘米
β 粒子、快速电子或阴极射线	放射性同位素或加速器	电子(+或-), 比 α 粒子的电离密度小得多	达几百万个电子伏特	有时有危险	厚纸板	达几个毫米
α 粒子	放射性同位素	氦核, 电离密度很大	2—9百万电子伏特	内照射很危险	一张薄纸即可	十分之几毫米
质子或氘核	核反应堆或加速器	氢核 ^b	达几十亿电子伏特	很危险	很多厘米厚的水或石蜡	达很多厘米

a. 穿透深度取决于许多变数, 表中为假设对具有平均密度的普通植物组织的穿透。

b. 质子是普通氢元素的核, 而氘则是重氢的核。