

植物诱变育种学

徐冠仁 主编

徐冠仁



中国农业出版社

1996.5

植物诱变育种学

徐冠仁 主编

* * *

责任编辑 张本云

中国农业出版社出版（北京市朝阳区农展馆北路2号）

新华书店北京发行所发行 中国农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm 16开本 31.75印张 8插页 690千字

1996年5月第1版 1996年5月北京第1次印刷

印数 1—1000 册 定价 65.00 元

ISBN 7-109-03754-1/Q·227

主 编 徐冠仁（中国农业科学院原子能利用研究所）
副主编 王琳清（中国农业科学院原子能利用研究所）
毛炎麟（北京农业大学）
编著者（以姓氏笔划为序）
王琳清（中国农业科学院原子能利用研究所）
毛炎麟（北京农业大学）
丘成建（辽宁省科学技术协会）
朱斗北（山东省农业科学院原子能农业应用研究所）
李雅志（山东农业大学）
唐掌雄（中国农业科学院原子能利用研究所）
郭宝江（华南师范大学）
高明尉（浙江农业大学）
黄彬（中国农业科学院原子能利用研究所）

内 容 简 介

本书系统地反映了我国植物诱变育种科学水平，带有理论性和实践性的著作。全书包括植物诱变育种研究对象、任务、发展与成就；诱发突变的物理学、放射生物学和遗传学基础；以种子繁殖和无性繁殖植物中有代表性的重要农作物、果木、观赏植物为重点，阐述诱变原材料选择、诱变因素和处理方法、突变的鉴定、筛选技术和选育方法；突变遗传资源的收集、研究、利用；提高诱变效率的方法及其基础，以及诱变育种的发展前景及建议等。最后以附录形式编撰各种植物常用诱变因素的剂量范围、世界各国和我国诱变改良的植物种类和育成品种名录。

本书可供有关专业工作者及农业高等院校师生阅读、参考。

序

《植物诱变育种学》今天问世了。植物诱变育种是核辐射应用的一个主要内容，也是核农学的重要组成部分。回顾卅多年来，核农学的发展历程，既有在阳光雨露下健壮成长的时候，也有遇到不测风云的时刻。但新形势是“柳暗花明又一村”。当此之际，我们组织部分多年从事植物诱变育种研究和教学的专家教授，把研究成果加以总结，编纂成书，付印出版，以献给这一事业的开创者和参加者，献给行将参加这一事业的一代又一代新的青年工作者，献给国内外一切关心我们事业的朋友们。

本书较系统地总结和反映出卅多年来，我国植物诱变育种科学水平和突出的成就，是一部理论与实践紧密结合的著作。全书内容较为广泛，如辐射生物学效应和遗传学基础；以种子繁殖和无性繁殖植物中有代表性的重要作物、果树、观赏植物为重点，阐述诱变原材料选择、诱变因素和处理方法、突变的鉴定筛选技术和选育方法；突变遗传资源的收集、研究、利用；提高诱变效率的方法及其理论基础，以及诱变育种的发展前景等。它综合地阐述了核技术农业应用在植物改良领域中的研究成就及进展。这些学术成就和贡献，可鼓舞我们在改革开放的新时代里奋发图强，继续前进。

我热切希望我国核农学科学工作者，放眼未来，面向世界，承前启后，顽强拼搏，迎接新世纪科技腾飞的挑战，为我国核农事业作出更多更大贡献，以卓越的业绩谱写未来的新篇章。同时我也期望这本书能使广大读者从了解我国核农事业的发展中得到裨益。



1992年2月

目 录

1 绪论	王琳清 (1)
1.1 植物诱变育种的含义和任务	1
1.1.1 诱变育种的含义	1
1.1.2 诱变育种的任务	1
1.1.3 诱变育种的基本特点	2
1.2 植物诱变育种的发展	3
1.2.1 发展历程	3
1.2.2 主要成就	5
1.3 我国作物诱变育种的进展	8
1.3.1 四个发展时期	8
1.3.2 进展和成就	9
1.3.3 研究和学术交流网络的形成和发展	15
2 辐射生物学的物理学基础	唐掌雄 (19)
2.1 辐射的种类	19
2.1.1 粒子辐射	19
2.1.2 电磁辐射	21
2.2 辐射与物质的相互作用	25
2.2.1 带电粒子与物质的相互作用	25
2.2.2 X、 γ 射线与物质相互作用	28
2.2.3 中子与物质相互作用	32
2.2.4 紫外线、激光、微波与物质相互作用	33
2.3 电离辐射的剂量测量	36
2.3.1 辐射量	36
2.3.2 吸收剂量	37
2.3.3 剂量测量和计算	41
2.4 常用辐照装置	47
2.4.1 X射线装置	47
2.4.2 γ 源装置	49
2.4.3 中子源	51
2.4.4 微束和激光辐照装置	53
2.5 辐射剂量的保证	56
2.5.1 传能线密度 (LET)	56
2.5.2 γ 辐射源的剂量场测定	58
2.5.3 中子源剂量场问题	59
2.5.4 β 源辐照方法	60

2.5.5 两个提高突变率的物理方法	60
3 化学诱变剂的利用	毛炎麟(63)
3.1 化学诱变剂的种类及其性质	63
3.1.1 烷化剂	63
3.1.2 碱基类似物及有关化合物	63
3.1.3 叠氮化物	66
3.1.4 其它种类的化学诱变剂	66
3.2 化学诱变剂的生物学效应	67
3.2.1 化学诱变剂生物学效应的特点	67
3.2.2 化学诱变剂的作用机制	68
3.3 处理方法	70
3.3.1 处理材料和方法	70
3.3.2 剂量	70
3.3.3 影响诱变剂效率的因素	72
3.4 处理过程的实例	73
3.4.1 EMS处理禾谷类作物的种子	73
3.4.2 叠氮化物处理禾谷类作物的种子	73
4 辐射的生物学效应	毛炎麟(75)
4.1 电离辐射的一般生物学效应	75
4.1.1 电离辐射对生物体的作用过程	75
4.1.2 剂量效应曲线与靶学说	77
4.1.3 双元辐射作用理论	79
4.1.4 DNA双链断裂学说	81
4.1.5 生物体对射线能量的吸收过程	81
4.1.6 辐射生物学效应的化学过程	82
4.1.7 DNA的辐射损伤	85
4.2 电离辐射的细胞学效应	87
4.2.1 致死效应	87
4.2.2 辐射对细胞分裂的影响	89
4.2.3 辐射对细胞生活周期的影响	90
4.3 辐射对植物的效应	91
4.3.1 辐照种子的生物效应	91
4.3.2 辐照植株的生物效应	94
4.3.3 植物组织和细胞培养中的辐射效应	97
4.4 植物的辐射敏感性及其影响因子	100
4.4.1 植物的辐射敏感性	100
4.4.2 影响辐射敏感性的因子	103
4.4.3 射线种类和辐照方式对敏感性的影响	107
4.4.4 辐射的防护剂和敏化剂	110
4.5 诱变处理第一代可检测的生物学效应	111
4.5.1 植物的生长抑制与致死性	111
4.5.2 不育性	113

4.5.3 细胞学效应	113
4.5.4 嵌合体和突变扇形体	115
4.5.5 M ₁ 代损伤与M ₂ 代突变的相关	117
5 诱发突变的遗传学基础	郭宝江(120)
5.1 基因突变的诱发与遗传	121
5.1.1 基因突变的发生	121
5.1.2 基因突变的特点与检出	123
5.1.3 基因的本质与作用	128
5.1.4 基因突变的主要类型	130
5.1.5 基因突变的遗传效应	131
5.1.6 基因突变发生的机理	132
5.2 DNA损伤修复与突变性状的形成	141
5.2.1 DNA损伤的主要类型	141
5.2.2 DNA损伤的修复机制	141
5.2.3 DNA损伤与修复的检测	145
5.2.4 DNA的修复与突变的形成	146
5.3 染色体变异的诱发与遗传	147
5.3.1 染色体畸变的类型	148
5.3.2 染色体畸变形成的机理	153
5.3.3 染色体畸变的利用	158
5.4 核外突变与遗传	162
5.4.1 核外突变的特点	163
5.4.2 植物雄性不育的诱发与利用	165
5.5 数量性状的突变与遗传	169
5.5.1 微效基因的主要特点	169
5.5.2 微突变的检出与选择	170
6 水稻、小麦与大麦的突变诱发与突变体选育	高明尉(174)
6.1 水稻、小麦与大麦的生物学特性	174
6.1.1 稻、麦的一般生物学特性	174
6.1.2 稻、麦的形态发生与生长发育	174
6.2 水稻与麦类作物的突变嵌合体	177
6.2.1 突变嵌合体概念	177
6.2.2 M ₁ 穗内部的突变嵌合体	178
6.2.3 M ₁ 穗系之间的突变嵌合体	179
6.2.4 M ₁ 穗一次枝梗和小穗的突变嵌合体	180
6.3 水稻与麦类作物生长锥的发生结构	182
6.3.1 顶芽生长锥的原套原体结构	182
6.3.2 稻麦种子胚的发生结构	183
6.3.3 鞘子细胞数与突变株率、突变穗率以及突变分离频率的关系	184
6.3.4 突变嵌合体类型与嵌合体的消除方法	186
6.4 稻麦不同生长发育阶段的诱变效应	187
6.4.1 种子的诱变处理与诱变效应	187

6.4.2 幼苗期诱变处理及诱变效应	189
6.4.3 幼穗形成期诱变处理及诱变效 应	191
6.4.4 胚发生期的诱变处理及诱变效 应	193
6.5 原材料和诱变对象的种类	195
6.5.1 诱变育种目标的制订与原材料的 种 类	195
6.5.2 诱变对象的种类及其诱变处理	198
6.6 稻麦诱变第一代 (M_1) 的表现与处理	200
6.6.1 M_1 代的生理损伤	200
6.6.2 M_1 代的管理	203
6.7 M_2 代群体规模	205
6.7.1 影响 M_2 代群体规模的因素	205
6.7.2 M_1 混收法的 M_2 群体规模	205
6.7.3 M_1 穗收法的 M_2 群体规模	207
6.7.4 M_1 —穗一粒法和少粒法的 M_2 群体规模	209
6.8 M_2 、 M_3 代及以后各代的种植、选育与处置	210
6.8.1 M_2 代的种植与选育	210
6.8.2 M_3 及以后各代的处置	212
6.9 突变体的鉴别与遗传鉴定	216
6.9.1 突变体的鉴别	216
6.9.2 突变体的评价	218
7 玉米、高粱、谷子突变的诱发与选育	朱斗北(223)
7.1 玉米突变的诱发与选育	223
7.1.1 玉米的生物学特性与突变诱发	223
7.1.2 诱变原材料的选择	228
7.1.3 诱变处理方法	230
7.1.4 M_1 代生物学效 应 及选择方法	232
7.1.5 突变性状的鉴定与筛选	235
7.1.6 突变系的选育与利用	241
7.2 高粱突变的诱发与选育	244
7.2.1 高粱的生物学特性与诱发突变的特点	244
7.2.2 诱变原材料的选择和处理方法	249
7.2.3 诱变后代的选育	251
7.3 谷子突变的诱发与选育	253
7.3.1 谷子秀发突变的特点	253
7.3.2 谷子诱变处理方法和后代的选 育	256
8 大豆、花生、油菜突变的诱发与选 育	王琳清(263)
8.1 大豆突变的诱发与选育	263
8.1.1 生物学特性	263
8.1.2 形态结构与生长发育	264
8.1.3 突变性状的诱发与遗传	266
8.1.4 诱变原材料的选择	269
8.1.5 诱变因素剂量处理方法	271

8.1.6 诱变后代的处置与选育	272
8.2 花生突变的诱发与选育	276
8.2.1 生物学特性	276
8.2.2 突变性状的诱发	280
8.2.3 诱变原材料的选择	281
8.2.4 诱变因素、剂量和处理方法	281
8.2.5 诱变后代的处置与选育	282
8.2.6 优异突变体的育种利用	283
8.3 油菜突变的诱发与选育	284
8.3.1 生物学特性	284
8.3.2 突变性状的诱发与遗传	286
8.3.3 诱变原材料的选择	288
8.3.4 辐射敏感性与诱变剂量	289
8.3.5 诱变后代的处置和选育	289
9 棉花、麻类作物突变的诱发与选育	黄彬 (294)
9.1 棉花突变的诱发与选育	294
9.1.1 棉属的分类	294
9.1.2 棉花的形态发生与生长发育	295
9.1.3 原材料的选择	296
9.1.4 处理部位与处理方法	299
9.1.5 棉花诱变M ₁ 代的处理与种植方法	301
9.1.6 M ₁ 代的种植与选育	302
9.1.7 M ₂ 代及以后世代的种植与选育	303
9.1.8 突变体的鉴别与遗传鉴定筛选	303
9.2 麻类作物突变的诱发与选育	303
9.2.1 麻类作物的一般形态及特性	303
9.2.2 原材料的选择	305
9.2.3 处理部位与处理方法	307
9.2.4 麻类作物诱变M ₁ 代的处理与种植方法	308
9.2.5 M ₂ 代的种植与选育	309
9.2.6 M ₃ 代与以后世代的种植与选育	309
10 无性繁殖植物突变的诱发与选育（一）	
诱变特点及方法	李雅志 (310)
10.1 生物学特性和诱变特点	310
10.1.1 突变的特殊优点及繁殖方式	310
10.1.2 突变的组织和产生的部位	312
10.1.3 遗传学特点	319
10.2 辐射效应和诱发的突变类型	323
10.2.1 辐射损伤表现	323
10.2.2 诱发的突变类型	326
10.3 诱变的方法和技术	331
10.3.1 诱变材料的选择	331

10.3.2 辐射敏感性与诱变剂量	334
10.3.3 辐射诱变处理的方法	336
10.3.4 化学诱变剂处理的方法	337
10.4 分离显现体细胞突变的方法	340
10.4.1 不定芽技术	340
10.4.2 修剪、嫁接及连续扦插	342
10.4.3 应用离体培养技术	345
11 无性繁殖植物突变的诱发与选育（二）	
突变系的选育	李雅志(349)
11.1 多年生木本植物突变体的选育程序	349
11.1.1 试材的准备和辐照剂量的预试	349
11.1.2 辐照群体规模的估算与试验设置	350
11.1.3 营养世代的划分和VM ₁ 的处置	352
11.1.4 VM ₂ 至VM ₄ 的选择与鉴定	354
11.1.5 选育程序与例证	358
11.2 一年生及多年生草本植物突变体的选育程序	361
11.2.1 观赏植物的选育程序与例证	362
11.2.2 块根、块茎等经济作物的选育程序与例证	363
12 重要特定突变性状的诱发与选育	丘成建(369)
12.1 产量潜力	369
12.1.1 高产突变育种的选择方法	369
12.1.2 选择高产突变的途径	370
12.1.3 高产育种中对有益突变体的间接利用	371
12.2 早熟性突变	373
12.2.1 早熟突变的诱发和筛选	374
12.2.2 早熟突变体的遗传特性及出穗生理	375
12.3 矮秆抗倒伏	376
12.3.1 突变体筛选	377
12.3.2 突变体与矮秆基因、赤霉素和过氧化物酶间的关系	377
12.4 抗病虫害育种	378
12.4.1 抗病性的本质	380
12.4.2 诱发抗病突变的途径与方法	382
12.4.3 抗病突变体的鉴定与筛选	384
12.4.4 抗虫性的鉴定筛选	387
12.5 优质育种	390
12.5.1 蛋白质和必需氨基酸	390
12.5.2 淀粉	395
12.5.3 油脂和脂肪酸组成	396
12.5.4 有害物质的去除	397
12.6 抗盐、抗寒及抗旱育种	398
12.6.1 抗盐育种	398
12.6.2 抗寒性育种	400

12.6.3 抗旱性育种	402
12.7 雄性不育、抗裂荚育种及其它	403
12.7.1 雄性不育的利用	403
12.7.2 抗裂荚育种	405
12.7.3 其它有益突变体	406
13 提高辐射诱变育种效率	王琳清 (410)
13.1 植物的辐射敏感性与诱变效率	410
13.1.1 辐射敏感性归类	411
13.1.2 辐射敏感性与诱变效率的关系	412
13.1.3 单细胞系统材料的辐射敏感性	412
13.1.4 离体培养物的辐射敏感性	413
13.2 选用适宜的诱变原材料	414
13.2.1 杂合基因型	414
13.2.2 单细胞系统材料	418
13.2.3 活体和离体组织	419
13.3 改进处理方法开拓新诱变源	420
13.3.1 选用适宜的诱变因素和剂量	420
13.3.2 多种处理方法的利用	421
13.3.3 改善辐照外界条件	425
13.4 提高选择效率	427
13.4.1 应用离体诱变和离体筛选技术	427
13.4.2 生理生化等技术的应用	427
13.5 拓宽辐射诱变的应用范围	428
13.5.1 突变种质资源的扩大利用	428
13.5.2 拓宽应用诱发突变的作物范围	429
13.5.3 扩大染色体易位的利用	429
13.5.4 开辟创造植物新种质的途径	430
13.5.5 与其他育种方法结合提高育种成效	432
14 展望	高明启 (436)
14.1 发展诱变育种的必要性与可能性	436
14.2 调整与扩大诱变育种的目标与工作领域	437
14.3 进一步密切与其它育种技术的结合	438
14.4 诱变育种与生物技术的结合	440
14.5 加强诱变育种的基础研究	443
主题词	448
附录 1 利用诱发突变改良植物的物种名称和推广品种数	王琳清 (454)
附录 2 我国植物突变品种名录(1966—1993)	王琳清 (458)
附表 1 直接利用突变体育成的农作物品种	158
附表 2 间接利用突变体育成的农作物品种	469
附表 3 观赏植物突变品种	172
附录 3 植物辐射育种诱变剂量参考表	唐掌雄 (476)

附表 1 一些植物辐射育种诱变剂量	476
附表 2 质能吸收系数 $\mu_{en}/\rho, \text{cm}^2/\text{g}$ (若以 m^2/kg 为单位, 表中数据乘 $\frac{1}{10}$)	485
附表 3 农作物物质能吸收系数 $\mu_{en}/\rho, \text{cm}^2/\text{g}$	486
附表 4 光子在种子等物质中的 f 值 rad/R (以 Gy/R , 表中数据 $\times \frac{1}{100}$)	488
附表 5 农作物种子和其他物质中元素成分	490
附表 6 中子在物质中的比释动能因子 $k_f = E \left(\frac{\mu_{tr}}{\rho} \right)$	490
附表 7 中子在农作物中的比释动能因子 $k_f = E \left(\frac{\mu_{tr}}{\rho} \right)$	491
附表 8 不同元素 (原子序数) 及其他物质的碰撞质量阻止本领 $(S/\rho)_{col}$ (以 $\text{MeV} \cdot \text{cm}^2/\text{g}$ 为单位) 与电子能量的关系 (若以 $\text{J} \cdot \text{m}^2/\text{kg}$ 为单位, 应将表中值乘 1.6×10^{-14})	492

1 緒論

1.1 植物诱变育种的含义和任务

1.1.1 诱变育种的含义

植物诱变育种是人为地利用物理诱变因素（如X射线、 γ 射线、 β 射线、中子、激光、电子束、离子束、紫外线等）和化学诱变剂（如烷化剂、叠氮化物、碱基类似物等）诱发植物遗传变异，在较短时间内获得有利用价值的突变体，根据育种目标要求，选育成新品种直接生产利用，或育成新种质作亲本在育种上利用（即突变体的间接利用）的育种途径。它是近40年来兴起的一门现代育种技术，是核农学的重要组成部分，对提高植物育种效率，促进农业增产有着很大潜力。

1.1.2 诱变育种的任务

1.1.2.1 创造植物种质资源 遗传性变异是生物进化获得新种质的基础，突变是有机

表1—1 植物育种中利用突变的各种方法

1. 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”

2. 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

3. 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后代产生过渡性的性别
- (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

* 本表所指的点突变是在一个简单基因位点所发生的可以遗传的变异，可能是由于单个基因发生化学变化所引起。

（引自植物突变育种手册 1972）

体变异性的源泉。利用各种诱变因素能够有效地诱发遗传基因突变、染色体突变、核外突变，获得用一般常规方法难以得到的各种变异类型，经过培育、鉴定和选择，育成具有某一（或某些）优良特征、特性的新种质，丰富基因库，为育种提供宝贵的原始材料。

1.1.2.2 选育新品种 利用诱发突变获得的有益突变，根据育种目标要求，通过一系列有机联系的育种环节和程序，选育出综合性状优良的新品种直接生产利用；也可以利用诱发获得的优异新种质作亲本材料，通过杂交或其他育种方法选育成新品种。

1.1.2.3 研究提高诱变效率和选择效率的方法 诱发突变能够创造新种质、育成新品种，但诱发突变是随机发生的，诱发产生有益突变的频率不够高，目前尚难控制变异的方向和性质。因此在诱变育种的同时，还须研究提高诱发有益突变频率和选择效率的方法和技术及其理论基础，不断提高诱变育种的效率和水平。

1.1.2.4 拓宽诱发突变的应用范围 扩大应用诱发突变创造新种质选育新品种的作物种类，除应用于主要农作物外，进一步扩大应用于多年生果树、经济价值高的植物、药用植物、观赏植物，以及饲料作物等。扩大渗透应用于其他育种领域。利用诱变技术解决育种中的某些特殊问题，例如克服自交不孕性和杂交不亲和性，促成远缘杂交，实现外源基因转移，开拓创造新种质的途径等。

诱发突变的利用途径

根据育种实践和已取得的育种成就。诱发突变的利用途径，一般可归纳为点突变的利用、染色体突变的利用和在特殊育种问题中的利用三个方面，具体见表1—1。

1.1.3 诱变育种的基本特点

1.1.3.1 诱发基因突变创造新类型 诱变育种的基本特点是人为地诱发植物遗传基因突变(gene mutation)。自然界自发突变(spontaneous mutation)是经常发生的，但突变频率很低。诱变因素诱发产生的突变频率较高，比自发突变频率高几百倍，甚至上千倍。而且变异范围广泛，类型多样，有时能够诱发产生自然界稀有的或未曾有过的或用一般常规方法难以获得的新性状、新类型，丰富植物种质资源，为育种提供宝贵的原始材料。例如浙江省农业科学院原子能利用研究所利用⁶⁰Co(钴) γ 射线从水稻丰产晚熟品种IR8中诱发获得了比原品种早熟45天的突变体，选育成新品种。中国科学院水土保持研究所利用 γ 射线辐照小麦品种184，获得了比原品种株高降低40 cm的新矮源辐矮1号，株高70 cm左右，遗传传递力和配合力均较高，已在育种上作亲本利用。内蒙古呼伦贝尔盟农科所辐射诱变获得了可耐-35℃低温条件的耐寒梨树突变品种。甘肃农业大学辐射诱变获得了蛋白质含量高达21%的小麦新种质。中国农业科学院原子能利用研究所(1993)用电子束处理，获得了普通小麦细胞质突变雄性不育系85EA。德国从短日性大豆品种中诱发获得了长日性突变体。日本利用 γ 慢照射获得了大麦抗黄花叶病毒病(BYMV)又早熟的突变系Ea52等等。

1.1.3.2 打破基因连锁提高重组率 植物品种的某些优良性状和某些不良性状往往联系在一起，在杂交育种中，有时由于杂种后代分离，一个亲本的某二个性状常同时在一个植株上出现，表现二个性状的紧密连锁。例如，早熟与低产、高产与晚熟、矮秆与早衰、大粒与秆高等，利用常规方法不易将它们分开。植物的性状由基因控制，基因成直线排列在染色体上，利用射线处理，可以使染色体断裂，当断裂的末端以另一种方式连结时，可

产生多种形式的染色体结构变异，即染色体易位、倒位、重复和缺失等，将紧靠的连锁基因拆开，通过染色体交换，使基因重新组合，获得新类型。例如用染色体易位的方法，可将异源植物的抗病基因转移到栽培品种中。Sears (1956) 第一次用X射线辐照和杂交、回交的方法将小伞山羊草 (*Aegilops umbellulata*) 染色体上的抗叶锈病基因转移到小麦染色体上，育成抗叶锈病的小麦新品种。美国的软红小麦品种 Riley 67 是目前唯一带有山羊草抗病基因的品种。Eliot 成功地使冰草的染色体片段发生易位，将其抗秆锈病特性传给小麦。

1.1.3.3 改良品种的某些单一性状 诱变处理易于诱发点突变 (point mutation)，可以在较短时间内有效地使品种的某些单一性状得到改良，而同时又不明显地改变其他性状。实践证明，理化因素在诱发大幅度缩短生育期、降低植株高度，改良株型，提高抗病性和抗虫性、对胁迫因素的抗性，改善品质，以及改变育性等突变均有较好的效果。例如浙江省农业科学院利用 γ 射线辐照，育成比原品种二九矮 7 号早熟 15 天，其他特征仍同于原品种的辐育 1 号。南开大学辐射育成比原品种石家庄 63 显著变矮、抗倒伏性增强、丰产的小麦新品种津丰 1 号大面积推广。青海省农林科学院粮食作物研究所利用快中子处理已丧失抗条锈性的小麦品种阿勃，育成了抗锈病的辐射阿勃 1 号，其他性状和适应性均与原品种相同。印度利用 γ 射线和紫外线复合处理由国际玉米小麦改良中心 (CIMMYT) 引入的红粒春小麦品种 Sonora 64，育成琥珀色籽粒的新品种 Sharbati Sonora，品质也得到了改良。

值得注意的是，在诱变育种中常发现，在改良品种某一不良性状的同时，由于基因突变的多效性，品种内植株间差异，以及性状间的连锁关系等原因，其他一些性状有时亦往往随之发生改变，从而导致综合性状的改变，造成有利的或不利的诱变效果。

1.1.3.4 突变性状稳定较快，有利于加速育种进程 诱发产生的突变，大多为隐性，经过自交在下一代即可获得纯合突变体，这样的突变后代一般不再分离，有的到第三代即可获得稳定株系，有利于缩短育种进程，自花授粉作物表现尤为突出。例如上述水稻良种原丰早就是由辐射二代选获的早熟突变株选育而成的。山西省农业科学院育成的小麦突变品种太辐 1 号，也是辐射二代出现的优良突变株自交，第三代获得稳定突变系，再经品系鉴定等育种程序育成迅速推广的。

但是，如果利用杂合基因型作辐照原材料 (initial material)，由于原材料的杂合性，诱变与杂交的双重作用，其后代变异往往需要经过与杂种后代相似的分离稳定过程。育成新品种的进程也要长些。

综上所述，诱变育种是创造新种质、选育新品种的有效途径，是常规育种有力的重要补充，又因其具有突变的“创新”优势，因此又是常规育种难以置代的一种育种手段，在作物品种遗传改进上占有重要地位。

1.2 植物诱变育种的发展

1.2.1 发展历程

1.2.1.1 前期研究 19世纪末叶发现 X 射线和天然放射性物质之后，生物科学工作者

开始了电离辐射对生物有机体作用的研究。荷兰Hugo de Vires (1901) 第一次提出突变概念。Gager等 (1908) 曾广泛研究过辐射对植物的效应。此后一些学者进行过利用射线对诱发真菌、微生物突变的尝试。

1927年美国昆虫学家Muller, H. J. 在第三届国际遗传学会议上，论述了X射线能够诱发果蝇产生大量多种类型的突变，并认为诱发突变将在植物品种改良上发挥重要作用。Stadler, L. J. (1928) 实验证明，X射线和镭对玉米和大麦具有诱变效应。Nilsson-Ehle和Gustafsson, Å. (1930) 利用X射线辐照获得了茎秆坚硬、穗型紧密、直立型的有实用价值的大麦突变体。1934年 Tollenear, D. 利用X射线诱变育成了第一个农作物突变品种烟草 Chlorina F₁ 在生产上推广。此后相当长一段时间里，诱变育种进展不大。直到1948年，印度利用X射线诱变育成抗干旱的棉花突变品种M. A. 9。50年代初植物诱变育种开始有了新的进展。据国际原子能机构 (International Atomic Energy Agency-IAEA) 报道，1950年至1964年间世界各国利用理化诱变在菜豆、芥菜、棉花、油菜、豌豆、水稻、花生、大麦、小麦、大豆等10种作物上育成突变品种30个，其中较著名的品种如：Universal (菜豆，瑞典，1950)、Svalof's Primex (芥菜，瑞典，1950)、Indore-2 (棉花，印度，1950)、Regina Varraps (油菜，瑞典，1953)、Stral-art (豌豆，瑞典，1954)、Jutta (大麦，德国，1955)、Mari (大麦，瑞典，1962)、SH30-21 (水稻，中国台湾，1957)、N. C. 4-X (花生，美国，1959)、EIS (小麦，德国，1960)、Lewis (小麦，美国，1964)、台农1号 (大豆，中国台湾，1962) 等。

化学诱变剂诱发突变的发现和利用。Morgan (1910)、McDongal(1911)、Baur (1916)、Sacharov等 (1936) 连续发现一些化学物质能提高动、植物突变率。利用化学物质诱发突变的工作，一般认为应从 Ochlkers, F. (1934) 用乌末糖 (Urethane)。诱发月见草、百合和凤玲草染色体畸变开始。Gustafsson, Å. (1948) 用芥子气处理，诱发获得了大麦突变体。Scheibe, A. (1957) 用乙基脲烷处理育成了缺苦味酸的野木樨品系。1967年Nilan, R. A. 利用硫酸二乙脂处理，育成高产、矮秆抗倒伏的大麦品种Luther，在生产上利用。

1.2.1.2 由基础性研究转向育种实践应用 60年代以来，随着原子核技术及其应用研究的发展，诱发突变改良作物的作用逐渐为人们所认识，诱变育种取得了育种成效。1964年联合国粮农组织和国际原子能机构联合处 (Joint FAO/IAEA Division of Nuclear Techniques in Food and Agriculture) 成立，将植物诱变遗传育种列为该处重要任务之一。促进了植物诱变育种在世界范围的发展。

60年代末期，诱变育种取得了几项突出的成果。例如美国利用热中子处理工业用薄荷品种Mitcham，在较短时间内育成了多年来用杂交育种方法未能育成的抗枯萎病的高产优良品种Todd's Mitcham，有效地控制了枯萎病的严重危害；印度1969年用热中子处理，育成了生育期比原品种早熟150天、产量提高50%以上的蓖麻新品种Aruna；日本利用γ射线诱变育成矮秆（株高降低15cm）抗倒伏、高产、耐寒的水稻新品种黎明，在北海道广泛种植，取得很好经济效益和社会效益；获得了蛋白质含量比原品种提高1倍的水稻突变系。这些成就引起了世界各国育种家对诱变育种的重视。

1969年FAO/IAEA联合处出版了“Manual on Mutation Breeding”，组织了国际