

起,而非等位基因间互作效应,是因双亲的遗传基础不同,而使杂交后代的表现不同。

参 考 文 献

- [1] 俞志隆、李桃生:1980,三个冬小麦杂交组合中七个农艺性状的遗传分析,作物学报,6(4):203—209。
- [2] 郭平仲、赵文彬等:1978,小麦数量遗传研究中同亲回归分析的应用,遗传学报,5(4):293—300。
- [3] 马育华:1982,植物育种的数量遗传学基础,江苏科技出版,103—118。
- [4] 郭平仲、赵文彬等:1985,世代平均值分析的多元回归程序,作物学报,11(4):217—226。
- [5] 吴振衡、刘定俊、莫惠栋:1985,陆地棉数量性状的遗传分析,遗传学报,12(5):344—349。
- [6] H. Ketata, L. H. Edwards, and E. L. Smith, 1976. Inheritance of Eight Agronomic Characters in a Winter Wheat Cross. *Crop Sci.* 16:19—22.
- [7] Chapman, S. R. and F. H. Neneal., 1971. Gene action for yield components and plant height in a spring wheat cross. *Crop Sci.* 42:339—348.
- [8] Bhatt, G. M., 1972. Inheritance of heading date, plant height, and kernel weight in a spring wheat cross. *Crop Sci.*, 2:95—98.

大豆属种间杂交研究的某些新进展

张开旺 尹光初

(黑龙江省农业科学院大豆研究所)

野生大豆具有高蛋白含量,抗旱,抗病、耐阴、荚多等优良性状。大豆栽培种与其野生祖先在遗传上亲缘关系较近,在它们之间进行基因转移工作比较简单。所以育种学家们一直想通过有性杂交,将高蛋白、高抗性优良性状转移到栽培品种中去,从而培育出优良栽培大豆品种。

近年来,人们在栽培大豆与野生大豆杂交方面已做了大量的工作,对杂种后代的性状分离遗传规律,蛋白质含量与其它因素的关系,选择高蛋白材料所需回交代数的估计都进行了较多的研究,为野生大豆的利用提供了一些新的方法和途径。国内丁振麟(1946)曾对大豆种间杂种质量性状的遗传进行了分析,王荣昌(1980)对种间杂种后代遗传变异进行了研究,王金陵等(1980)对野生大豆的光照阶段特性做了分析;日本 Nagai (1926),美国 Williams (1948) 研究过种间杂种质量性状的遗传。日本 Kaizuma. N 等 (1980),加拿大 Erickson, L.R 等(1981)

对大豆种间杂种后代的蛋白质选择进行了探讨,等等。总之,近年来,很多大豆育种专家从不同的角度,用不同手段对栽培大豆与野生大豆杂交问题进行了研究,并选育出高抗性、高蛋白和高产的大豆品种。但也存在着种间杂种后代中,一些优良性状难于稳定,一些野生性状难于克服的问题。下面就大豆属种间杂交的某些方面作一简单介绍。

一、G.max 与 G.soja 杂种后代性状分离的遗传规律

到目前为止,对 G.max 与 G.soja 杂种后代的遗传分离规律已作了大量研究,研究表明:栽培大豆(G.max)与野生大豆(G.soja)的种间杂种 F₁ 代的质量性状,如花色、叶形、茸毛色、结荚习性、荚熟色等所出现的遗传上的显隐性关系与品种间杂交一致,均介于双亲的中间类型。主要性状有明显的杂种优势,单株粒数、单株粒重平均优势都很高,而百粒重和主茎结荚数均倾向野生亲本,出

现明显的负优势。种皮黄褐色，粒形倾向野生亲本，杂种种皮上有泥膜，生育日期偏向晚熟亲本，而开花期早于野生亲本。株高超过双亲，蔓生，分枝较多，主茎与分枝不易分开，杂种第一代种子吸水膨胀速度较慢，倾向野生亲本。

植株杂交第二代乃是分离最为强烈的一代， $G_{max} G_{soja}$ 或 $G_{soja} \times G_{max} F_2$ 代的花色茸毛色，结荚习性等质量性状的遗传与品种间杂种第二代分离情况一致，符合孟德尔分离规律。荚熟色分离呈黑色、暗褐色、褐色，中间有不同颜色的过渡类型；种皮色变化多样，有黑、狸、茶、青和黄等一系列过渡色；脐色有黑、褐、青和黄、兰等色，其种子都有不同程度的泥膜，植株高度，主茎节数，主茎分枝数及总荚数有广范的分离，能出现较多的超亲分离，但一般介于双亲值之间。 F_2 代百粒重大于野生亲本，但显著低于栽培亲本。绝大多数杂种 F_2 代生育习性蔓生缠绕匍匐，但也分离出直立、半直立类型的植株。

种间杂种第三代的一些性状仍继续分离，第四代已逐步趋向稳定。

杂种 F_1 代含油量与蛋白质含量均介于双亲之间，杂种 F_2 蛋白质平均含量倾向野生亲本并可能分离出超野生亲本个体。第三代蛋白质含量与第二代相似，第二代和第三代含油量一直位于双亲之间。

二、蛋白质含量与其它几个因素的关系

蛋白质与含油量是大豆子粒中最主要而又最有经济价值的品质性状，野生大豆的高蛋白质含量是令人最感兴趣的问题。因此，研究蛋白质含量与几个质量性状关系，蛋白质含量与产量，脂肪含量等之间的关系，将一些性状为指示性状，有助于我们对种间杂种后代具优良性状的高蛋白材料进行选育。大量的相关分析表明，田间或室内间接选择高蛋白材料时，可以选黄种皮或绿种皮、紫

花、棕毛、黄褐色以及节多等性状的大豆，初步选出蛋白质含量高的材料。另外，研究表明，蛋白质含量与脂肪含量之间，蛋白质含量与产量之间，蛋白质含量与含硫氨基酸之间都存在着负相关关系。一般来说，同一品种内，按某一性状的育种要求进行选择时，就会降低另一性状的改良效果，即按高脂肪或高产性状进行选择，就会降低蛋白含量的选择效果，在提高蛋白质含量的同时提高含硫氨基酸含量一般来说是困难的。但也不尽然，例外的情况总是有的。例如，全苏油料研究所近年来对高产与子粒高蛋白的多年选择，培育出“早熟 10 号”“火焰”和“波浪”等大豆品种，特点是子粒蛋白含量高，超过标准品种的 1.5—2.6%，“早熟 10 号”和“火焰”的产量也不亚于标准品种，因此，通过选择好的组合，我们可以将高产与高蛋白结合于一起。

以生育期长短作指标，结合其它性状指标对蛋白质材料进行选择，在实践中有一定的意义。大豆从播种到出苗，从出苗到开花，从开花到成熟各生育期的长短对大豆蛋白质含量有一定的影响，L.R. Erickson 与 W.D.-Bøversdorf (1982) 对栽培大豆与野生大豆的种间杂种后代的生育期与蛋白质含量的关系及蛋白质含量与各生育期平均温度间的相关性进行研究表明，选择群体的播种到出苗和出苗到开花的时间比对照长，而开花到成熟的时间比对照短；开花到成熟这一段时间的平均温度在所有群体中都与蛋白质含量成负相关，相关系数在 -0.22 与 -0.34 间。然而，任何生物群体中某一性状的选择都会导致非选择性状的改变，Erickson 与 Bøversdorf 分析了四个杂交组合后代的选择情况，也表明了种间杂种后代的蛋白质选择伴随着各生育期大豆发育单位 (SUDS) 的改变。表 1 中的数据更明确地表明了蛋白质含量与生育期天数及温度的相关性，这里 A_1 、 A_2 、 B_1 、 B_2 代表不同的选择群体，另外，据报道，白天与黑夜的温度比对种子百分蛋白含量没有影响 (Sato 和 Ikeda, 1979)。

表 1

选择群体与非选择对照的大豆累积发育
单位与亲本日数的平均值和标准偏差

群 体	棉 种 到 出 苗	出 苗 到 开 花	开 花 到 成 熟	播 种 到 成 熟
A ₁	222±79 (11.4±4.6)	751±97** (38.6±4.3)	1158±104 (61.5±7.1**)	2132±91** (111.4±8.5)
A ₂	229±106 (11.6±6.1)	712±169 (37.0±7.6)	1164±114 (60.0±7.5)	2105±97 (108.6±9.6)
B ₁	241±80* (11.2±1.4)*	751±157** (38.7±6.0)	1178±131** (60.3±7.4)	2131±95** (111.06±9.5)
B ₂	216±61 (10.8±3.5)	725±143 (37.9±5.2)	1168±111 (60.3±7.3)	2109±84 (109.6±9.8)
对照	209±46 (10.6±2.6)	676±235 (38.0±6.8)	1199±233 (58.2±7.7)	2085±90 (106.8±8.6)

根据 Dunnett 的测验 * ** 分别表示 0.05、0.01 水平上与对照的显著差别

三、野生大豆优良 性状的转移及克服后代不 良性状所需回交次数的估计

虽然野生大豆蛋白质含量高、抗旱、抗病、耐阴和荚多,但野生大豆的低产、倒伏、蔓生、裂荚、成熟时不落叶、种子质量差等不良性状,在利用野生种育种计划中都必须

克服。盖钧镒等(1981)在栽培大豆与野生大豆杂交后代第一代开始与栽培种回交,研究表明,以上各性状随着轮回亲本所占遗传份量的增加而逐渐趋于轮回亲本(见表2)。(1)蔓生性,成熟时裂荚性和落叶性,在 BC₂F₂ 世代平均数与遗传型方差均已回复到栽培亲本,说明回交二次足以克服这三个野生性状,倒伏性、黄种皮百分率在 BC₃F₂ 代中平均数与遗传型方差尚未回复到栽培种亲

表 2

栽培大豆与野生大豆种间杂种回交世代
6 个性状可能入选率的估计 (%) *

组 合 性 状 世 代	PI 424001×Am80471				Centary×PI326581			
	F ₃	BC ₁ F ₂	BC ₂ F ₂	BC ₃ F ₂	F ₃	BC ₁ F ₂	BC ₂ F ₂	BC ₃ F ₂
成熟后不裂荚	4.3	17.9	33.3	76.9	8.3	~0	4.7	32.6
成熟后正常落叶	45.1	69.2	97.4	100	100	100	100	100
不拖藤并倒在 2 或 2 级以下	23.8	7.6	10.3	28.2	~0	6.9	32.6	83.7
纯净黄种皮	12.3	48.6	61.8	74.5	7.0	22.5	62.4	67.1
成熟期在 107—127 天	67.7	82.1	97.4	100	72.2	100	97.4	100
综合可能入选百分率	0.04	0.4	2.0	16.2	~0	~0	0.9	18.3

本,说明克服这二个野生性状需要较多的回交次数或分离世代数。(2)播种至开花天数,播种至成熟天数,开花至成熟天数在各世代均有超亲分离。播种至开花天数,播种至成熟天数各世代平均数至 BC₃F₂ 基本上回复到轮回亲本,但家系间仍有一定变异。

对于栽培大豆与野生大豆杂交高蛋白大豆的培育,日本 Kaizuma, N 等 (1980)

在 Hakuho×野生大豆 B₃-2-2' 杂交的后代、Hakuho×(Hakuho×B₃-2-2) 的回交 F₂ 代以及入选 F₂ 高蛋白(百分率)植株的 F₃ 系,都发现了蛋白质含量(%)等于或超过野生大豆的植株。在回交 F₂ 代中,发现了茎长和基部茎径几乎等于栽培大豆的植株,这一群体的平均百粒重接近栽培大豆亲本值, F₂ 群体和回交 F₂ 的蛋白质含量(%)与

其它性状均无相关。此结果显示，至少再需要二次回交才能得到形态理想、蛋白质含量又高的植株。

张春文(1982)对栽培大豆与野生大豆种间杂种的 F_1 — F_5 都进行了 3—5 次栽培种回交工作，结果表明，经过人工选择之后，从 F_4 进行回交的工作较好，回交的次数不一定经过三次或三次以上，只要组合选配适当，仅进行一次回交就可以选出较理想材料。

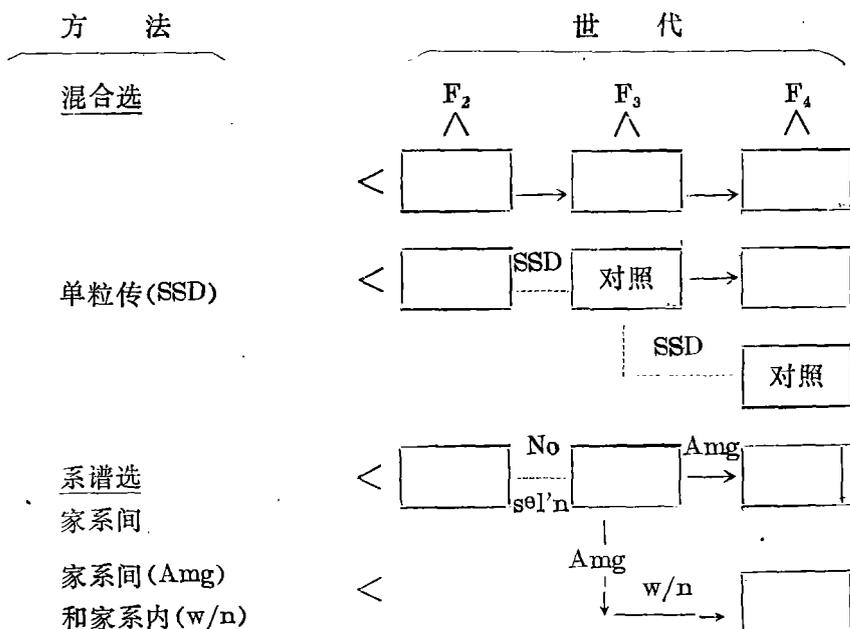
大量的研究表明，从综合农艺性状分析，用进化程度高的有限结荚习性的栽培种作亲本的组合，要优于无限结荚习性的栽培种作亲本的组合。

我们必须注意，对杂种后代的回交次数不能太多，否则将导致期望由野生种方面转移过来的性状基因频率过低，尤其可影响到蛋白质含量等多基因性状的转移效果。

四、对高蛋白材料的选择及环境效应

在大豆产量与蛋白质育种的一些文章中谈到较常规的回交连续选择，在蛋白质选择方面伴随着将高蛋白基因回交到高产种质上

的产量选择，用此方法选择高蛋白基因型越早越有利，虽然蛋白质与产量之间也呈负相关，但不象蛋白质与油分之间那样明显。蛋白质与产量兼顾的某些成功例子已有很多报道 (Hartwig 和 Hinson, 1972, Brim 和 Barton, 1979) 结合产量, Erickson, L, R 等 (1981) 对蛋白质的早期世代选择获得了满意的结果。野生大豆在所有杂交组合中作父本，以 10% 的强度进行后代选择，由亲代到子代回交计算， F_2 的蛋白质遗传力为 27%，同一季节，两个以上地点试验的 F_3 家系蛋白含量的广义遗传力为 78%。选择群体的平均蛋白质含量大于 ($P \leq 0.01$) 未选择对照的平均蛋白质含量 (45.3%)，由 F_2 和 F_3 集团选来的 F_4 群体的平均蛋白含量为 48.0%，一粒传 F_3 混选来的 F_4 群体平均蛋白含量 48.4%， F_3 家系间选择的 F_4 平均蛋白含量为 47.6%， F_3 家系间与家系内选择为 47.5%，因此，由上述可看出，在 0.01 水平上，不论哪一种混选方法都优于系谱选，而从 F_2 就进行早期世代选择其效果较好。虽然早期世代选择 (集团选与系谱选) 能增加平均蛋白含量，但分离会导致低蛋白基因型的产生，故还需要进一步的选择，选择方法 (见图 1)。



对蛋白质进行选择的同时, 应注意到环境对选择的影响, 一般认为基因型与环境的相互作用对优良基因型的选择可能起着重要作用。基因型与环境相互作用的规则, 不仅在选择实验中对预测增益具有价值, 而且在蛋白质含量的选择实验中, 对年数, 地点数或两者要求达到一定精确度的确定也具有很高的价值。Erickson Berersdarf 和 Ball (1982) 分析了栽培大豆与野生大豆的四个杂交组合的 115 个 F_3 家系, 探讨 15 个 F_3 家系在两个地点生长的两年间所发生的蛋白质含量的变化。结果表明, 家系间的变量具有高显著性 ($P \leq 0.01$)。家系与年份和家系与地点互作变量则无显著效应。家系、年份、地点三者间的相互作用所引起的变异是显著的 ($P \leq 0.05$), 另外, 他们还研究了包括种植于两个生长地区的 100 个 F_3 家系在一个生长季节的情况, 观察到家系间的差异是高度显著 ($P \leq 0.01$)。尽管地区之间蛋白质含量的相关是高度显著的 ($P \leq 0.01$), 但仍有几个高蛋白质的家系在一个地区蛋白质含量很高而在其它地区蛋白质含量却很低。

对于基因型与环境在种间杂种蛋白含量上的相互作用的研究一般不会形成一种重要的规则, 虽然这一特点有重大的变异, 根据一个地点的数据分析, 这种品系虽然丢失 50% 以下, 但是, 在高蛋白 ($>45\%$) 基因型中的进一步选择应该在两个以上的环境中进行。

大豆育种学家在利用有性杂交方法转移野生大豆优良性状的同时, 利用生物工程方法, 通过原生质体融合和基因微操作转移, 试图获得大豆优良杂种后代。

参 考 文 献

1. 王金陵著, 1958, 大豆的遗传与育种, 科学出版社

2. 中国农业科学院江苏分院编著, 1971, 大豆育种技术, 上海人民出版社, 33-34
3. 王荣昌, 中国油料, 1980(2), 41-45
4. 刘连杰译, 长春农业科技, 1980(3), 1-3
5. 程舞华 王峰, 野生大豆与栽培大豆杂交后代的遗传规律及利用问题, 山西农业大学, 油印材料(1981)
6. 盖钧镒等, 遗传学报, 9(1), 1982, 45-56
7. 张春文, 大豆科学, 1(2), 1982, 168
8. 梁振富, 大豆脂肪和蛋白含量与几种质量性状相关性, 吉林市农业科学研究所, 油印材料(1982)
9. 王金陵主编, 1982, 大豆, 黑龙江科学技术出版社
10. 董钻译, 大豆文摘, 1984(1), 8
11. 陈正平译, 国外农学——大豆, 1984(1), 5-8
12. 李福山等, 大豆科学, 5(1), 1986, 65-72
13. 常汝镇等, 大豆科学, 5(1), 1986, 73-76
14. Allard, R. w. et al., Crop. Sci. 4(1964), 503-508.
15. Brim, O. A and Burton, J.E. Crop Sci. 19(1979), 495 —498.
16. Byth, D. E. et al., Crop Sci. 9(1969), 699-701.
17. Erickson, L. R. et al Canadian Journal of Plant Science, 61(4), 1981, 901-908
18. Erickson, L. R. et al., Canadian Journal of Plant Science, 61(2), 1982, 293-298
19. Erickson, L. R. et al., Crop Science, 22(6), 1982, 1099-1101
20. Hymowitz, T. et al., Euphtica, 28(2), 1979 421-423
21. Kaizuma, N. et al., Journal of the Faculty of Agriculture. Iwate university, Japan, 15(1), 1980, 1-9 (English Summary)
22. Kaizuma, N. et al., Juornal of Faculty of Agriculture. Iwate university, Japan, 15(1) 1980, 11-28(English Summary).
23. Sato, K. and Ikeda, T. Jap. J- Crop Sci, 48(1979), 283-290
24. Wevng. O. L. et al., Soybean Genet. Newslet 7(1980), 32-35
25. Weber, O. R. Iowa Agric. Exp. Stn. Res. Bull, 374(1930), 767-816
26. Williams, L. F. Genetics, 33(1943), 131-132