

# 大豆轮回选择的理论与实践

(文献综述)

孙 寰

(吉林省农业科学院大豆所)

创造(利用)变异,选择有利变异,是育种工作的两个主要环节和内容。典型的自交作物常规育种程序,是从杂交开始,于 $F_2$ 建立一个分离群体,接着进行连续的选择和鉴定,当找到所期望的优良基因型时,一个育种周期即告结束,包含丰富变异的原始育种群体也就消失了。它的着眼点在于选择的结果,而不在于选择过程,更多地注意个体而不是群体。

轮回选择主要包括三个基本环节:通过互交形成群体——对群体中的个体进行鉴定——以入选的优良个体为亲本再进行互交形成新的群体,这一过程周而复始。轮回选择的初始群体通常称为“基础群体”或第0轮( $C_0$ ),以后每完成一个周期称为一轮,依次为第1轮( $C_1$ )、第2轮( $C_2$ )……。通过轮回互交和轮回定向选择,优中取优,充分提供基因重组和打破连锁的机会,在保持群体遗传变异的同时,使有利基因的频率不断提高,不断“浓缩”,整个育种群体的水平也随之提高。具体表现为目标性状的平均数,后一个群体要高于前一个群体,因而后一个群体中最优个体的表现,也会超过前一个群体。轮回选择是把创造变异、定向选择两个环节,有机地、有意识地结合到一个动态育种过程中。有人称它是个“小进化”过程。它既重视个体又重视群体,既是改良群体的手段,又是一种高效率的育种方法。轮回选择群体本身可能成为品种,选出的优良个体可做为亲本参加常规育种或直接在生产上用做品种。

轮回选择的优越性在异交作物的育种实践中已经得到充分证明,尤其是在玉米和草木樨的育种中应用极为广泛。Jenkins(1940)和Hull(1945)分别在玉米一般配合力和特殊配合力的选择上应用了轮回选择程序。“轮回选择”这个术语就是Hull首先提出的。

从理论上说,轮回选择也适用于自交作物。Hanson(1967),Miller(1967)和Compton(1968),Matzinger(1968)等提出了自交作物应用轮回选择的理论和方法。但由于自交作物杂交困难,难于获得杂种种子;不少自交作物繁殖系数低,需经过加代才能获得足够种子以供鉴定,从而加长了轮回选择的周期。近年来,随着杂交技术的改进以及雄性不育基因的利用,轮回选择在自交作物育种上的应用已经打开了局面。在燕麦、小麦、大麦、烟草、棉花、高粱等作物的育种中,都已经应用轮回选择的报导。大豆轮回选择的第一篇报告是Hanson等于1967年发表的。他以8个优良品系为基础,于

1958年开始互交，形成了互交群体，研究了该群体的变异情况和遗传特点。他的工作侧重于理论研究。以轮回选择为手段，实际开展大豆育种工作始于1961年。Brim等以提高蛋白质含量为目标，建立了两个群体，经过6轮选择，蛋白质含量呈线性增加。不过，直到1979年才正式全面报导他们的试验结果。目前，美国在大豆轮回选择的研究与应用上，处于领先地位。1983年Martin在美国大豆育种年会上，提出一份有关大豆育种方法的调查报告。他调查了15名育种家，其中有9人在搞轮回选。由于有的育种家未将轮回选择正式列入育种计划，实际上被调查的15人中，搞轮回选择的有11人。以Fehr为代表的一些人，用人工杂交的方法互交；以Brim为代表的一些人，则强调利用雄性核不育材料，他所在的Funk Seeds公司有近20个轮回选择群体。他们不但从事育种实践，还研究与大豆轮回选择有关的理论问题，关心大豆轮回选择的我国育种家，应该注意他们的研究动向。轮回选择适于多基因控制的数量性状的改良。从目前获得的资料看，在提高产量，提高蛋白质和脂肪的含量，改变脂肪酸的构成（如降低亚麻酸含量），抗病，改善氮素的积累和分配等方面，都应用了轮回选择。下面从几个主要方面，讨论一下与大豆轮回选择有关的问题。

## 一、大豆轮回选择的效果

### 1、提高产量的轮回选择

创造高产基因型，是育种的头号目标，对于产量水平相对较低的大豆来说，尤其如此。

Hanson等（1967）用8个优良品系合成一个群体，从中选择20个高产个体（5%），经过互交和自交，期望的平均产量，比基础群体平均数高235公斤/公顷，但低于对照品种克拉克。

Kenworthy等（1979），用9个引入种分别和一个高产品系D<sub>49</sub>-2491杂交，再以D<sub>49</sub>-2491为轮回亲本回交，组成一个群体，分别以产量本身、选择指数和生产率（粒茎比）为选择标准进行提高产量的轮回选择。三轮之后，每轮的产量增益分别为134±50公斤/公顷、38±55公斤/公顷和2±47公斤/公顷。按产量本身选择效果最佳，按生产率选择无效。值得注意的是，第3轮入选系的产量比D<sub>49</sub>-2491高505公斤，即提高20%，这是极不寻常的。

Sumarno等（1982）利用由40个高产品系组成的AP6群体，进行提高产量的轮回选择，由于该群体分离较大，按早、中、晚三个不同熟期，组成3个亚群体。经3轮选择，早熟群体产量呈线性增加，每轮平均增产120±10公斤/公顷，晚熟群体每轮增产24±9公斤/公顷，而中熟群体产量变化不大，还略有减少（-14±8公斤/公顷）。三个群体中，从最后一轮选出的最高产品系，没有一个产量超过构成基础群体的最高产亲本。Fehr以AP6为材料，继续进行提高产量的轮回选择，到目前为止至少进行了6轮，仍未选出理想的、可供推广的优良品种。

产量性状是由大量微效基因控制的，而且受环境条件影响。上述两个实例说明，以产量为目标进行轮回选择，难度较大，有许多理论和实际问题，尚未解决。欲在近期育成高产品种，还应该主要依靠常规育种。

### 2、品质改良的轮回选择

Miller等（1979）用12个高产品系和12个高蛋白品系成对杂交再互交形成一个群

体,向高蛋白和低油两个方向选择以期提高蛋白质含量。经过一轮选择后,高蛋白群体蛋白质含量由43.1%提高到44.6%,增加1.5%。低油群体蛋白质含量由43.1%提高到43.9%,增加0.8%。虽然含油量与蛋白质含量呈负相关,而且油分分析的成本较低,但用选择低油以提高蛋白质含量的方法,遗传进度降低一倍,似乎并不可取。

Brim等(1979)用两个群体进行提高蛋白质含量的轮回选择。每个群体又分成两个亚群体,经过4—6轮的选择,所有四个群体蛋白质含量均有提高,每轮增益从0.3%到0.68%不等。Carter等(1982)研究了这两个群体不同轮次间大豆营养体氮素积累情况,其中一个群体经6轮选择后总含氮量提高,另一个群体反而降低。

Burton等(1981)选10个高油材料,利用 $ms_1$ 不育系组成群体,经三轮选择后,每轮含油百分数提高 $0.35 \pm 0.03$ 。由于含油量有倾母遗传现象,而且利用核磁共振仪测定含油量既快又不破坏种子,高油育种特别适于采用轮回选择。亚麻酸含量高是豆油品质变坏的重要因素。Burton等(1983)根据油酸和亚麻酸的含量呈负相关的原理,用 $ms_1$ 不育系与6个油酸含量高的品系杂交,互交后经4轮选择,油酸含量从24.8%提高到33.0%,亚麻酸含量从7.8%降至6.3%,亚油酸从53.3%降至47.0%,总含油量及产量无显著变化。

### 3、提高抗病性及其他抗性的轮回选择

Walker(1984)选择10个对根疫病耐性中等以上的品种和品系,经两次互交形成一个群体。进行三轮选择以后,各轮间耐病性呈线性提高,相关系数达到极显著程度( $P < 0.01$ )。从 $C_0$ 到 $C_3$ ,总遗传增益为10%(田间鉴定)和20%(温室鉴定)。

在美国一些含钙多的石灰性土壤上,大豆常常表现出因缺铁而引起的缺绿病。Fehr用20个抗缺绿的材料合成一个称为AP9的群体。Prohaska等(1981)利用AP9进行两轮轮回选择,从 $C_0$ 到 $C_2$ ,抗缺绿的水平呈线性提高,每轮平均提高0.2个单位,相当于年遗传进度9%。

在轮回选择过程中,非目标性状有时会发生变化,除了某些相关性状外,常见的偏差是生育期。Miller等(1979)和Fehr等(1974)均发现群体生育期变晚的现象。Fehr选择若干标准系,以打分的方法记载生育期,效果较好。适当推迟鉴定优良品系的世代,也有利于稳定生育期,因为早代杂合程度高,不易判断生育期。

## 二、基础群体的合成

合成基础群体是轮回选择的第一步,也是轮回选择成败的关键之一。选取什么样的材料做亲本;亲本的数量多少及互交方法,是合成基础群体要考虑的三个主要方面。亲本选择的标准,与常规育种没有本质区别。要优点多,缺点少,目标性状突出。有些偏材品系,一般农艺性状不宜太差,缺点严重者宜淘汰。应充分注意亲本的遗传异质性,来源要广,包括不同的生态型。适应当地条件的材料应占相当的比例。

亲本数目,应视具体情况而定。从理论上说,多一些为宜,可以提高群体的遗传变异幅度,对一个座位来说,有可能包括更多不同的有利位点,也可提高基因重组的机会。但数目过多,混入不利基因的机会也多,互交不方便,要经过长期选择,才能获得理想的结果。目前大豆轮回选择的基础群体,亲本数目从2个(Brim, 1979)到80个(Fehr, 1981)不等,以10个到40个居多。我国小麦轮回选择的经验表明,由20—30个亲本组成基

基础群体较为适宜(张绍南, 1982; 王进先, 1983)。亲本类型和数目的选择, 取决于育种家的着眼点是放在长远目标上还是放在近期目标上。长远目标亲本数目要多, 差异要大; 反之, 数目要少, 突出目标性状, 在某种程度上牺牲一些遗传变异。比较稳妥的办法, 是多合成几个群体, 有的放长线钓大鱼, 有的可以“现得利”。

互交方法很多, 基本有以下三种:

1、**聚合法(渐近式杂交)**: 假设有8个亲本, 采用 $[(1 \times 2) \times (3 \times 4)] \times [(5 \times 6) \times (7 \times 8)]$ 的方式杂交。这种方法的优点是每个亲本的遗传背景都有同等的机会在最后形成的群体中体现出来。但是它也有很多缺点。如亲本的数目受限制, 只能是 $2^n$ , 如4, 8, 16, 32……, 而且亲本数目多时, 要花相当长的时间才能得到最后群体。某些亲本的基因, 直到最后一次杂交才有机会和另一些亲本的基因重组(如上式中的亲本1.2和7.8)。互交后期分离很大, 要做相当多的组合, 才能包含全部遗传背景。有人认为只有这样互交, 才能把全部优良基因集中起来, 实际上对多基因控制的性状来说, 有时是很难实现的。以产量基因为例, 假定十个亲本中, 每个亲本有一个不同于其他亲本的有利位点, 要想把十个有利位点集中到一个基因型中, 其概率为 $\frac{1}{10^{10}}$ , 这样大的群体, 在实践上是办不到的。聚合法在大豆轮回选择中, 已很少被采用了。

2、**双列杂交**: 这是目前应用最普遍的一种方法。主要是指不包括反交和自交的双列杂交及不完全双列杂交。前者的组合数为 $[n \times (n-1)] \div 2$ , 后者的组合数不定。一般是一个亲本和另一个或另几个亲本杂交, 而不是和其他所有亲本杂交。这种互交不是指望把所有有利基因都结合到一起, 而是让有利基因存在于整个群体中, 通过不断的互交, 创造重组的机会。在实际合成基础群体时, 往往把两种双列杂交方法结合在一起应用。下面举两个实例。

(1) Miller (1979) 用12个高蛋白品系与12个高产品系, 合成高蛋白轮回选群体。共3次互交。

第一次互交: 一个高蛋白品系与一个高产品系成对杂交, 得到12个组合的 $F_1$ 种子。

第二次互交: 12个 $F_1$ 进行双列杂交, 共66个组合。

第三次互交: 上次互交获得的杂种种子混合播种, 单株间成对杂交。

(2) Fehr (1975) 用40个高产品系构成AP6群体, 共进行三次互交。

第一次互交: 每个品系与另5个品系杂交, 共100个组合, 用一粒传法加代到 $F_3$ 。

第二次互交: 每个 $F_3$ 群体与另外16个 $F_3$ 群体杂交。

第三次互交: 第二次互交得到的杂种种子混合后播于田间, 单株间成对杂交。

如果双列杂交的亲本为偶数, 杂交圃的田间排列可采用半拉丁方形式。设有6个亲本做双列杂交, 其步骤如下:

(1) 按1, 2, 3, 4, 5, 6的顺序写出3个圆圈, 每个数字代表一个亲本。

(2) 从第一圈的1开始, 先顺时针划线到2, 再反时针划线到6, 再顺时针到3, 反时针到5; 顺时针到4。

(3) 第2圈从2开始, 第三圈从3开始, 依上法划线。

(4) 按线的起点到终点所经过的数字顺序排成3行。每行即为一个交配单位, 或杂

交小区，交配单位数为亲本数的一半。

$$1 \times 2 \times 6 \times 3 \times 5 \times 4$$

$$2 \times 3 \times 1 \times 4 \times 6 \times 5$$

$$3 \times 4 \times 2 \times 5 \times 1 \times 6$$

同一个交配单位内，任何相邻的两个亲本都进行一次杂交，除头、尾两个亲本只杂交一次外，其余亲本都杂交两次。首尾两个亲本，在同一交配单位内不相互杂交，它们将在下一个交配单位相遇。这个方法省地，省时间，不容易出错，值得借鉴。

3、回交法：在品质育种或抗性育种中，目标性状突出的材料，往往综合农艺性状不好，适应性差。为了克服这一缺点，常常与一个或几个综合性状好，适应当地条件的亲本回交。Brim (1979) 在高蛋白轮回选中，即采用了这一策略。

第一次互交：九个引入种（蛋白质含量高）分别与优良品系D<sub>45</sub>-2491杂交。

第二次互交：以D<sub>45</sub>-2491为轮回亲本，与前次互交的F<sub>1</sub>回交。

### 三、获得最大遗传进度的策略

每年遗传进度的大小，是衡量选择效果的重要指标。加大轮回选择的遗传进度，主要有两个途径，一是缩短每轮所需的时间，利用冬繁圃和温室，比较容易做到这一点。二是准确挑选出群体中最优良的个体，如减少环境变量，增加累加遗传方差，提高选择差等。对遗传力高，容易准确鉴定的抗病性、品质等性状来说，缩短每轮所需时间是最有效的方法。Walker用S<sub>1</sub>测验，每年一轮，对抗大豆根疫病进行轮回选，获得极好的效果。但象产量等遗传力低、受环境影响大的性状，只有在较高世代，经多年多点鉴定才有利于识别高产基因型，可是却增加了每轮所需的时间。Fehr (1974) 以AP6基础群体为材料，比较了四种轮回选择的测产程序。(1) S<sub>1</sub>测产（一年一轮）。(2) S<sub>2</sub>测产（两年一轮）。(3) 利用不育系的S<sub>1</sub>测产（两年一轮）。(4) 利用不育系的半同胞家系测产（两年一轮）。结果表明，期望的遗传进度以S<sub>1</sub>测产最大，半同胞家系测产最小。后来，Fehr把测产的世代、测产年限、互交次数三个因素结合在一起，设计了五种轮回选择方案，正在对AP6群体进行深入研究。他所设计的五种方案是：

(1) AP6 1YT (F<sub>4</sub>)：互交一次，于F<sub>4</sub>测产一次，两年一轮。

(2) AP6 1YT (S<sub>3</sub>)：连续互交三次，于S<sub>3</sub>测产一次，三年一轮。

(3) AP6 2YT (F<sub>4</sub>)：互交一次，从F<sub>4</sub>开始连续两次测产，三年一轮。

(4) AP6 2YT (S<sub>3</sub>)：连续互交三次，S<sub>3</sub>开始连续测产两次，四年一轮。

(5) AP6 TW 2YT (F<sub>4</sub>)：常规法。成对杂交，F<sub>4</sub>开始连续两次测产，三年一轮。

以每年的实际遗传进度，来比较五种方案的优劣。这项试验的完成，对指导提高产量的轮回选择有很大价值。

在轮回选择过程中，有效群体大小和选择强度，对保持群体的遗传变异水平和加快遗传进度关系很大。所谓有效群体，是指每轮中入选的、供下轮做互交亲本的优良个体数。选择强度是与入选优良个体百分数有关的一个参数。对一个长期选择计划来说，有效群体应尽可能的大，以避免发生遗传漂变。但有效群体大小与选择强度是相互制约的。在供测验的个体总数不变的情况下，为了提高选择效果而加大选择强度，会使有效群体变小。要维持高选择强度，又不缩小有效群体，势必增加供试个体的总数，扩大试验规模，试验费

用也随之提高。Rawlings (1970) 认为, 有效群体为30—45, 选择强度为10%左右, 是个折中方案。

Baker等(1969)不主张用大的有效群体。他认为在头十轮选择中, 有效群体大于20是没有必要的。他用玉米做试验, 经过五代选择, 甚至有效群体为4, 也可以取得明显进展。玉米的轮回选, 常以10个 $S_1$ 互交(相当于自交作物的20个纯合系)。美国有的玉米轮回选群体, 经过数十轮选择, 仍保持着每年0.5%的遗传进度。

Brim (1979) 在高蛋白轮回选择实践中, 也证明了有效群体过大并不一定有利。他的IB、II B两个群体, 其有效群体几乎比IA、II A两个群体小三倍, 但并未影响选择增益。

前面介绍的大豆轮回选择实例中, 有效群体绝大多数在10—20之间, 选择强度为5%—10%。

Martin (1982) 认为, 过去五十年间, 美国中西部地区的大豆常规育种, 也可以看成是一种轮回选择, 通过计算亲本系数的方法得出结论说, 五十年来已经进行3—4轮的轮回选择, 每轮的有效群体为11—15。不过, 他认为这样大的有效群体相对原来小了一些。

#### 四、雄性不育基因在轮回选择中的应用

到目前为止, 在大豆上已经发现五个由隐性单基因控制的雄性不育系和一个部分不育系。在轮回选择中利用不育基因, 可以大大简化杂交手续, 获得大量杂种种子, 使互交具有更理想的随机性。Martin (1982) 的调查表明, 美国北方至少有4个育种家在利用 $ms_2$ 不育系, 而南方利用 $ms_1$ 不育系比较普遍。据Nelson等(1979)报导, 在伊利诺州南部, 每个不育株平均结实27粒。Brim等(1973)报导, 在北卡罗来纳州, 不育株结实粒数为0—100, 平均35—40粒。并且发现, 播成46cm×46cm的穴形区, 天然杂交率高。据笔者初步观察(1984),  $ms_1$ 不育株在公主岭平均结实10粒以上。Koelling (1981) 利用蜜蜂传粉, 不育株结实粒数提高477%。

在把不育基因引入轮回选择群体时, 首先要确定雄性不育亲本的基因应该在群体中占有多大比例。因为我们所需要的, 仅仅是 $ms$ 不育基因, 而不育亲本所携带的其他基因, 不应占有很高的比例。通过回交, 可以减少不育亲本基因的比例, 两次回交, 就可以减少到12.5%。回交时, 先以轮回亲本做母本, 还可以消除不育亲本细胞质的影响。

回交后形成的群体, 令其在自然条件下随机互交, 每次从不育株上收种子做下一轮互交的亲本。一般经2—3次互交, 即构成基础群体。利用不育基因的轮回选择程序, 随育种目标不同而异。产量的轮回选择可分三步:

第一代: 从上代的互交群体(如基础群体)中选取不育株, 令其自交代代。

第二代: 从上代选取可育株, 每株保留一小部分种子, 其余种子分系测产, 选出高产系。

第三代: 播种上代入选系的亲本种子(即保留的种子), 令其自然互交, 做为下一轮的互交群体。如果第二代保留的种子不足, 也可以用入选系中的可育株的种子做下轮互交亲本。

Burton等(1981)对含油量进行的轮回选择, 在一轮内同时采用集团选和半同胞家

系选择。他选用10个高油品系分别与 $ms_1$ 不育系杂交，其选择程序如下：

第一季：	$ms_1 ms_1$	×	1	} 人工杂交
	$ms_1 ms_1$	×	2	
	⋮			
	$ms_1 ms_1$	×	10	

第二季：在温室内按组合种植100株 $F_1$ ，成熟时每组合随机收5株，共50株，每株取等量种子混合，形成基础群体 $C_0$ 。

第三季：混合种子播于隔离区，自然互交，收获时分成28个小区，每小区收12个不育株测定含油量，从中选出一株含油量最高的。28个入选株构成第一轮集团选择群体 $C_1(M)$ 。

第四季：入选的单株在温室内种成株行，自株行内取20个可育株分析含油量，选出含油最高的一株。28个入选株形成第一轮半同胞家系群体 $C_1(W)$ 。

第五季：入选单株种子等量混合，播于隔离区，自然互交，形成下一轮互交群体。

⋮

Burton在合成这个群体时，没有进行回交，所以 $ms_1$ 不育系的基因在群体中占50%，这在一定程度上会影响群体含油量的平均数。同时，他在合成基础群体时，未进行充分互交，似乎是一个大缺点。

利用不育基因搞轮回选择，也有不利因素，首先是在测产过程中，总有不育株分离出来，影响鉴定的精确性。二是在获得优良基因型后，要消除不育基因。除了Fehr以AP6群体为材料，做过利用不育系进行提高产量的轮回选择的理论研究外，利用不育系实际进行提高产量的轮回选择，还未见正式报导。

## 《贵州农业科学》征订启事

《贵州农业科学》为综合性农业科学刊物。主要刊登农业科学论文、研究报告、调查报告、普及农业科学知识等。主要读者对象是农业科技人员、农业院校师生、农业管理人员、农村工作干部等。

本刊为双月出版，16开本，每期64页左右，定价0.40元，欢迎广大读者到当地邮局（所）办理订阅手续。本刊代号66—6。