

两端育种的理论与现状

金润洲 王景余 都兴林

(吉林省农科院水稻所,公主岭 136100)

摘 要 本文根据前人的分裂选择,高低杂交法,穿梭育种的研究结果及我们的育种实践,综述两端育种的理论与现状。认为两端育种利用修饰基因的缓冲作用,在群体内的优劣两端个体间进行多次轮回选择及杂交,开发作物的潜在变异。在选择方法上两端育种利用不同的地理环境,异地间交叉进行选择,选择适应性广的基因型,同时提出在人工创造的上下限两端栽培条件下进行选择的两端选择法及两端育种和生物技术结合应用于今后育种实践的新设想。

关键词 两端育种;修饰基因;循环选择

作物育种技术的开发研究起始于生物雌雄性的发现。Camerer(1694)首次进行了人工杂交,明确了花粉的作用,KÖlreuter(1733~1806)报道 F_1 的整齐性、杂种优势、 F_2 性状分离及显性作用等现象,Mendel(1865)首次报道遗传规律。但当时没能得到科技界的公认,直到1900年,Correns,Tachermak等报道相同的试验结果后Mendel遗传规律才得到公认,加速了遗传学及育种技术的发展^[1]。到目前为止在作物上开发应用的育种技术种类很多,归纳起来大体可分为4种:①人工杂交育种,包括品种间、种属间的单交、复交、回交等杂交技术及系统、集团、混合、循环选择的各类选择技术;②杂种优势利用,包括品种间、籼粳间杂交及二系法等;③人工诱变育种,包括各种理、化因素的处理法;④生物技术育种,包括花培育种、体细胞无性系变异、原生质体培养、体细胞融合及外源DNA导入等在细胞和分子水平上的育种技术。但从实际角度来看,目前为止仍以第①类中的品种间杂交育种为主。为此人们把它称为“常规育种”。在常规育种中最基本的技术关键是优良亲本的选配及在杂种后代群体中选择符合育种目标的优良个体或品系^[2],在这一理论指导下长期以来都以优良亲本的选配作为主要手段,开展了作物育种,因此有关两端育种方面的研究报告及应用实例甚少,为此本文着重综述两端育种的理论依据与应用实例,为研讨新的育种途径提供参考。

1 两端育种的基本理论

据FREY报道^[4],MATHER(1953,1955)和THODAY等(1958,1962)首次提议将分裂选拔(Disruptive selection)作为异花授粉作物的育种方法。笔者根据自己的理解,将分裂选拔改称两端育种。至今在作物育种中应用的各类选择法大体可分为①稳定化选择;②定向选择;③两端选择三大类。其主要特点是如表1和图1所示。

1.1 稳定化选择是以品种保存及提纯复壮等为目的进行的选择方法,严格去掉杂株、劣株及突变株。选择结果,群体的遗传方差明显缩小,提高群体的整齐度或品种的纯度。

1.2 定向选择,也就是惯用的常规育种法,是以选育优良新品种为目的,选配优良亲本,只选择优良个体或品系,再与优良个体间进行杂交。这样重复循环多次即为循环选择法。其结果虽然提高群体的平均值,却缩小遗传方差。此外由于定向选择,被选择的优良个体间具有类似的基因连锁,减少有效的基因重组,可供选择的基因重组类型随着循环次数的增加,越来越少。

表1 三种选择方法的主要特点比较

方 法	稳定化选择	定向选择	两端选择
目 的	品种保存及提纯复壮等	新品种选育	新品种选育 超亲性状选择
内 容	去杂、去劣、去变异株	只选优良个体 优良个体间进行杂交	选优、劣两端个体,优、劣两端个体间进行杂交
结 果	①群体遗传方差明显缩小 ②提高整齐度和纯度	①群体平均值变高 ②遗传方差变小 ③E态分布的幅度变窄	①群体平均值不变 ②遗传方差变大 ③E态分布的幅度变宽

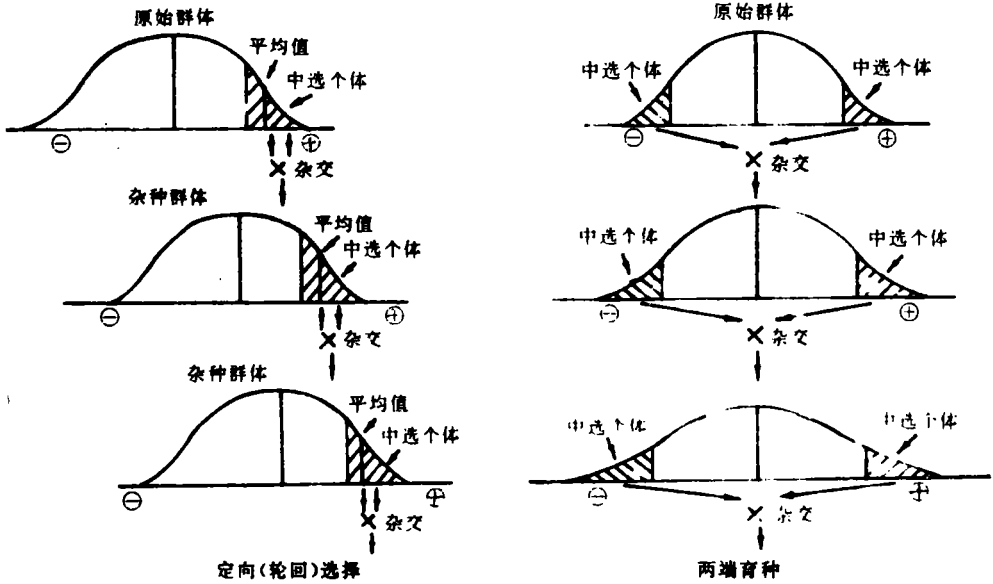


图1 定向选择与两端选择预期结果示意图

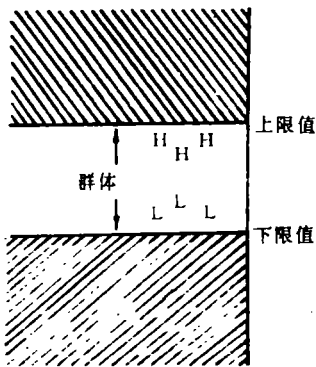
1.3 两端选择,以选择超亲性状为目的,在群体中选用优劣两端的个体,即选用上限和下限的个体进行杂交,经过多次循环后在群体平均值不变的情况下扩大遗传方差,加宽群体正态分布的幅度。由于两端育种选择性状相差大的优劣两端个体间进行杂交,易于打破优良性状的相反型连锁,增加能显出潜在变异的基因重组机会。这就是两端育种的主要理论依据。在这一方面较有说服力的实例来看,BLUMER(1976)⁽⁵⁾就两端选择和稳定化选择的效果,以果蝇为材料,进行了20个世代的电子计算机模拟试验。在试验中设定了具有无显阴性及累加效应的正向及负向等位基因的12个基因座。对照是在原始群体500头中随机进行杂交,稳定化选择是在原始群体正态分布中表示中间值的个体间进行杂交,两端育种采用上、下限个体间进行杂交,结果如表2。无论哪一种方法,群体平均值没有发生变化,而遗传方差有明显的变化。稳定化选择群体方差明显变小,比对照少6.6%;两端育种的遗传方差明显变大,比对照多21%。说明两端育种的效果是明显的。

表2 不同选择法群体平均值与遗传方差比较

类 型	杂交个体数 (♀×♂)	群体平均值	群体遗传方差	与 对 照 比 (%)
原始群体		0.500	5.25	
对 照	100×100	0.528	4.96	0
稳定化选择	100×100	0.499	4.63	-6.6
两端育种	上限 50×50 下限 下限 50×50 上限	0.500	6.00	+21.0

2 两端育种的亲本选配法

LANGHAM(1961)⁽⁴⁾提倡了高×低杂交法。他认为有关适应性的性状(笔者认为数量性状)最适值位于性状频率分布的中央附近(见图2)。想超越最适范围的主效基因H和L由于修饰基因的缓冲作用,不能越过上、下限,局限于最适范围内。换句话说,具有正效应的主效基因附有负效应的修饰基因(↓);具有负效应的主效基因附有正效应的修饰基因(↑)。↓对H具有减值作用,↑对L具有增值作用。一般常用的高×高、低×低的杂交法,是同类修饰基因间的杂交,人为地积聚阻碍主效基因极端性状表现的修饰基因群。其结果很难得到超亲的突破性重组类型。因此认为高×低杂交法是开发作物潜能的一种有效手段。



注: H 表示变高的主效基因,
L 表示变低的主效基因。

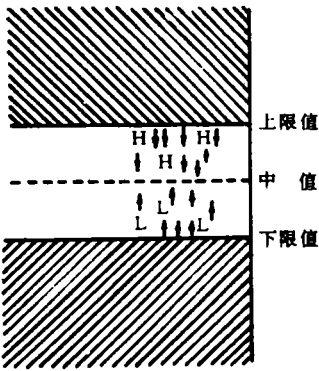
图2 最适值的位置示意图

在高×低的杂交中,如图4所示,缓冲负向主效基因的修饰基因↑(起增值作用)与具有正向效果的主效基因H重组时变成增强正向效果的修饰基因,促使正向主效基因(H)超越最适范围。其结果必然出现明显超亲的新的基因重组型。FREY报道⁽⁴⁾的应用实例有①LAWRENCE等(1976)。选用在美国中西部表现产量很低的燕麦祖先品种*A. sterilis*(低)和表现高产的栽培种*A. sativa*(高)进行了高×低杂交,共配制了8个组合,在F₂中比高产的亲本明显增产的品系占0%~40%,并观察到与产量有关的有效基因数为5~10对。其中1/3来自低产的亲本。②MURTY等(1972)对油菜(*Brassica campestris*)开花期的早晚进行了两端育种,共进行6个周期的循环选择和杂交后

与定向选择(常规育种法)进行了比较。其结果如表3,油菜产量(地上部干重)来看,早熟组定向选择比原群体只增产11.5%,而两端育种却增产83.6%;晚熟组定向选择增产50.8%,而两端育种增产115.3%。不同方法间相比,两端育种法育成的最高产品种比常规育种育成的高产品种,在早熟组增产65%,晚熟组增产43%。以上2个典型实例,证明两端育种法的育种效果及可行性。同时启示我们两端育种法是开发作物潜在变异(潜能)的有效途径。

表3 不同选择方法的产量比较

项 目	早 熟 组		晚 熟 组		原始群体
	两端育种	常规育种	两端育种	常规育种	
产 量	336.0	204.0	394.0	276.0	183
与原群体比增减产(%)	83.6	11.5	115.3	50.8	0
不同方法间比(%)	64.7	0	42.8	0	—



注：↑ ↓ 表示修饰基因。

图 3 修饰基因缓冲作用示意图

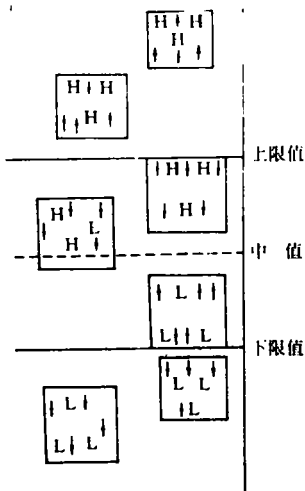


图 4 得到超亲基因型示意图

3 两端育种的杂交后代选择法

在作物生产中判定适应性的主要技术指标是单位面积的产量,对禾谷类作物来说是谷物产量。所谓适应性,是指依靠对环境的生理的、遗传的反应,稳定基因型与环境的相互作用的生物的遗传能力。因此在绝然不同的两地生态环境条件下,交替进行多次选择,易于选择具有广泛适应性的基因型。根据这一原理,FREY⁽⁴⁾提倡分裂选择法。他列举的典型实例有:①BORLAUG(1965,1968)在墨西哥北纬 28 度,海拔不到几米的海岸地带(A 地)及北纬 18 度,海拔 2700 米的 B 地,进行了小麦的分裂选择,冬季在 A 地播种,下一世代播于 B 地,第 3 次又播于 A 地,第 4 次播于 B 地,这样交替选择多次后育成了适应性广、产量很高的 Pitic 62 等 3 个小麦新品种。这几个品种在人工灌溉和靠自然雨水及施肥和不施肥等不同栽培条件下都获得了高产。②台湾的 LU(1967 b)⁽⁴⁾采用分裂选择法,将来自 12 个组合的低世代材料进行春、夏两季栽培,经过多次选择,选育出适合于春播、夏播的 A92 等 3 个大豆高产品种。

中国水稻研究所吕子同等(1992)⁽³⁾报道了穿梭育种法。他们举的典型实例有:①1974 年国际玉米小麦改良中心和巴西政府之间开展穿梭育种的合作研究,选育出耐铝毒的小麦新品种。②中国水稻研究所和国际稻作研究所,于 1983 年起开展穿梭育种的合作研究,经过菲律宾和杭州两地的

交叉选择,育成了适应性广、高产的水稻新品种中粒中育 1 号、舍粒 1 号等,并对这一育种法下了定义。认为“穿梭育种是利用地理上不同的生态条件,把杂种群体的不同世代材料交替在异地种植,进行选择、鉴定、培育新品种的方法”。他们认为这种方法是合作双方共同提高育种效率的有效措施。笔者认为穿梭育种法的技术原理及方法与分裂选择法相同,不同点只是两个育种单位间的合作而已。

笔者于 1984 年在日本东北地区各育种单位水稻杂种后代中,选择 550 份低世代及中世代的优良材料引入吉林省,1985 年栽植于本所试验地,结果绝大多数材料表现不如本地生产用的良种。只有藤系 138 等几个品系表现明显好于对照品种。当年冬季在海南岛加代扩繁中,本所的大批育种材料由于低温冷害,结实率只有 30%~50%,而藤系 138 结实正常,表现出较强的适应性。为此于 1987 年开始边推荐参加省级及国家级区域试验的同时,边进行大面积的示范应用试验。结果到 1990 年吉林省当年推广应用面积超 6.7 万公顷,到 1992 年达 14 万公顷,占适种面积的 60%以上,成了吉林省水稻生产中应用面积最多的第一主栽

品种。据不完全统计,藤系 138 在吉林、黑龙江、内蒙古和河北等省累计应用面积达 150 万公顷,为北方粳稻区水稻生产的发展作了重大贡献。我们认为藤系 138 虽然在日本、吉林和海南岛等 3 处不同生态环境条件下只经历了一轮选择,却表现出较广的适应性,足以证明这种选择法的优越性及可行性。

我们于 1989~1992 年开展了不同基因型对超稀植(12.5 穴/m²)和超密植(50 穴/m²)的反应试验,结果表现各异,有的适合于稀植,有的适合于密植,也有的基因型在不同年度间表现不一致等。但也有少数基因型在稀、密植条件下都能表现高产,而且不同年度间表现一致。为此根据前人的研究结果及我们的实践,大胆提议“两端选择法”。即人为地创造上、下限两端的栽培条件,如超稀植与超密植、高肥与低肥、早播早插与晚播晚插、高温与低温(冷水流灌)等条件下选择优劣两端的个体。这一方法与上述的穿梭育种或分裂选择的主要区别在于同一个地点也能进行试验。穿梭育种由于在异地或者两个育种单位间合作进行,所投入的人力、财力过多。所以国内多数育种单位不能应用于育种实践。但两端选择法可在一处进行,在大大节省人力和财力的情况下也能得到类似于异地选择的育种效果,值得进一步研讨。

4 讨 论

本文从选配亲本及选择技术方面,论述了两端育种法的研究现状及应用前景,由于两端育种法选择某一性状的上、下限两端个体间多次进行杂交,易于打破相反基因型的连锁,开发潜在的遗传变异。因此,在品种间和种、属间远缘杂交育种中都能见效,尤其是对因自交明显减少有效基因重组机会的自花授粉作物来说更有必要加以利用两端育种法。笔者认为这一育种法具有上述的独特优点,但所需要的育种周期过长是致命的弱点,因此长期以来很少人去研究和应用两端育种法。

近年随着生物工程技术的迅速发展,花培育种已成为缩短育种年限的常规技术,加之利用我国南北广阔的自然条件,加快世代进程已成为各育种单位的必经操作程序。为此我们认为与现行的常规育种、花培育种和两端育种法相结合,建立一套新的育种技术体系是我们的育种获得突破性进展的关键所在。因此今后的作物育种研究,重点应放在分裂育种的杂交法、选择法及生物技术的结合方面。

参 考 文 献

- 1 许文会. 作物遗传育种学. 韩国广播通讯大学出版社. 1988
- 2 村上宽一等. 作物育种的理论与方法. 日本东京株式会社养贤堂发行. 1983
- 3 吕子同, 唐绍清, 闵绍楷. 水稻穿梭育种的选择效应. 中国水稻科学. 1992, 6(1), 15-20
- 4 K. J. FREY, DISRUPTIVE SELECTION IN PLANT BREEDING, (Dep. Arg. Iowa State Univ. Ames, Iowa S0011 U. S. A.). 30-39
- 5 BLUMER, M. G. 1976. The effect of selection on genetic variability: A simulation study. Genet. Res. , Camb. 28, 101-117
- 6 LANGHAM, D. G. 1961. The high-low method of crop improvement. crop Sci. 1, 376-378

