

美国南部地区大豆遗传育种研究近况*

何 国 浩

(南京农业大学大豆研究所)

RECENT WORKS OF SOYBEAN BREEDING RESEARCH IN SOUTHERN U. S.

He Guoho

(*Soybean Research Institute, Nanjing Agricultural University*)

根据土壤类型及气候条件,美国南部地区可分为五个区域:(1)东海岸区域,包括马里兰州、弗吉尼亚州、北卡罗琳那州以及南卡罗琳那州北部的沿海平原和沿海低洼地区;(2)东南区域,主要由海湾地区(包括南卡罗琳那州的南部的沿海平原土壤类型组成);(3)中南区域,密西西比河东部的山前地带和丘陵黄土地区;(4)三角州区域,密苏里州南部以南,沿密西西比河的冲积土形成的地区;(5)西南区域,包括有阿肯色州,路易斯安那州(三角州以外的地区)、俄克拉何马州和得克萨斯州。这五个区域的土壤肥力基本能满足大豆的生产需要。

近几年,美国南部地区大豆研究已由培育大豆改良品种及获取必要的基本信息转向满足特殊需要的品种育种,加之南部地区土壤和气候条件不同于北部地区,因此在大豆遗传育种研究上有其特殊性。

现就以下几个方面作一介绍:

一、大豆抗病虫害遗传育种研究 在美国南部地区的大豆遗传育种研究中,除高产性状外,抗病虫害研究得到越来越多的重视,大约有80%的力量投入在这方面的研究上。下面以几种主要病虫害分别介绍。

1. 大豆孢囊线虫的遗传育种研究 大豆孢囊线虫(*Cyst nematode*, 病原 *Heterodera glycines Ichinohe*) 是美国近20个州的主要病害,每年造成损失达几百万美元。

除早期鉴别4个小种以外,最近报导在实验室及田间条件下发现有其它的生物类型。这些类型分别称为阿肯色的“Bedford小种”;明尼苏达的“小种5”和田纳西的“新”种。迄今大多数研究者利用PI 88788和PI 90763作为抗源培育抗小种1、3、

* 本文系作者于1986年在美农业部小石城(Stoneville)试验场访问学者的报告。本文经大豆所马青华教授的审改。

本文于1987年6月23日收到。

This paper was received in June 23, 1987

4 的基因型。密苏里、田纳西和阿肯色的研究者认为,抗源基因型一般可分为两大类:Peking, PI 89772 和 PI 90763 具有抗能在 PI 88788、PI 87631-1、PI 209332 及 Cloud 寄主上繁殖的孢囊线虫生物类型的能力,而后一类寄主则能抗在前一类寄主上繁殖的小种。目前多数育种程序趋向培育具有两类抗性的品种。密西西比州的 Hartwig 试图从 Peking 转移另一基因到诸如 Forrest 和 Bedford 品种类型中去。因为凡利用 Peking 作为抗源培育的品种中,没有一个抗性水平如同 Peking 一样的。此外,有些研究者建议培育耐孢囊线虫的品种,例如田纳西州的 Allen 通过研究,发觉 Bedford 似乎耐某些新的生物类型。同样,Tracy 品种不抗孢囊线虫,但有相当大的耐病性。Hartwig 也观察到这种耐病性,但他认为这可能是抗土壤真菌的结果。孢囊线虫穿透根组织,给某些土壤真菌提供了进入根组织的通道,最抗真菌的大豆基因型也最抗孢囊线虫。

当前对孢囊线虫的遗传研究做的较少,有人通过研究指出 F_1 和 F_2 线虫数经常是大于中亲值,表明显性是在感病方向。Hartwig 试图结合抗小种 4 和 5 的基因,但发觉很困难。有人正在研究为什么不能把抗小种 4 和小种 5 (或“Bedford 生物类型”)的基因结合的原因。阿肯色州的研究者利用抗小种 4 的 PI 88788、PI 209332、PI 90763R 以及抗 Bedford 小种的 PI 90763 J 进行所有可能的杂交与反交,发觉有一对显性基因控制抗小种 4,有一对隐性基因控制抗 Bedford 小种。研究表明这种抗性结合的困难可能是由于紧密连锁或者是复等位基因的结果。Hartwig 正在试图寻找遗传交叉类型的植株。

有些研究者正在研究轮作和种植不同大豆基因型对于孢囊线虫群体的影响,Hartwig 则通过连续种植大豆某一品种来测定对于保持一个低水平小种 4 群体所必须的抗性水平。他发觉开始研究时,孢囊线虫群体很大,但 4 年后,所有小区的线虫群体下降到很低的水平,5 年后,基本上没有线虫,他认为这种结果是由于某种真菌侵染了线虫造成。

大多数抗孢囊线虫的育种方法是:在严重感染的土壤上对 F_2 植株进行初选, F_3 及高代材料则在实验室估计其抗性;另有些育种家则利用一粒传方法,至 F_5 或 F_6 进行抗性筛选。所有的育种程序都在尽可能地把抗孢囊线虫与抗其它主要病虫害及高产结合起来,培育高产抗病虫的品种。

2. 大豆抗黑点病的遗传育种研究 自五十年代后,人们才认识大豆黑点病 (Stem canker, 病原 *Diaporthe phaseolorum* (Cke & Ell) var. *Sojac* (Lehman) Wehm; 后又改为 *Diaporthe phaseolorum* (Cke & Ell) Sacc. var. *Caulivora* Athow and Caldwell)。几年前在密西西比州东部首先发觉该病原菌的一个新生物类型后,该病成了密西西比州,阿拉巴马州,南卡罗琳那州的流行病,并且每年都在扩展到新的地区,由于病原菌能够侵染成熟植株,产量损失是很高的。在阿拉巴马州和密西西比州的试验小区上观察,一般有 50—75 % 的产量损失。东南部诸州,虽然 1984 年和 1985 年黑点病的发生率与 1980—1983 年相比下降了,但是该病对大豆产量仍有很大影响。

抗黑点病的基础研究在密西西比州、阿拉巴马州、田纳西州、佛罗里达州和得克萨斯州进行。密西西比州的 Hartwig 已鉴定出一个高抗基因型 J 77-339。在黑点病侵染

的地区, J 77-339 的平均产量只有 Centennial 的一半, 而在无病害条件下, 它的产量相当于 Centennial。Hartwig 利用 J 77-339 作为田间是否存在黑点病的指示品种, 并用来估计产量试验中品系的抗性。Hartwig 在温室利用牙签接种方法对品种进行筛选, 并进行遗传研究。但牙签接种方法的结果不是太满意的, 他得到一个来自俄亥俄州的分离菌系, 其在密西西比州的条件下, 致病力不强, 这表明是不同的生物类型, Keeling 报道, 至少有 6 个不同的生理小种。Hartwig 认为环境条件, 尤其是养分、除草剂、水分可以影响病害的严重性。

大多数育种家报道他们是利用被侵染土壤中的病原菌的自然群体, 或者利用从感病品种, 例如 J 77-339, 分离的病菌来进行品种的筛选。人工接种方法除了牙签法, 有的育种家则在大豆叶部喷孢子悬浮液进行抗性估计。研究者们提出今后抗黑点病研究的目的: (1) 提出有效的抗性筛选技术; (2) 确定不同抗性基因的数目和来源; (3) 把抗性基因转移到新的品种中。

密西西比州的 Kilen 等人的遗传研究结果表明, 品种 Tracy-M 的抗性是由二对显性主基因控制。阿拉巴马州的 Weaver 在该州西部黑点病严重侵染的地区测验了 30 个品种, 病害分级表明从较少受害到严重受害是呈连续分布的, 但产量分布是不连续的, 这结果支持了主基因控制抗性的观点。同样, 田纳西州用二个抗性品种 Bay 和 Tracy-M 与两个感病品种 Bragg 和 J 77-339 杂交进行遗传研究, 结果也支持了 Tracy-M 有两个显性抗性基因, 符号为 Rdc 1 和 Rdc 2, 但结果也表明 Bay 只含有一个显性主基因 Rdc 1。同时由于 Bay 具有高的抗性水平, 这似乎表明 Rdc 1 基因比 Rdc 2 基因有更强的抗性, 对于这一点的反证是 Bragg 不像 J 77-339 那样感病。从包括 Bragg 的杂交组合的分离比例支持抗性分离假设, 但基因是不同于 Bay 所含有的基因, 表明 Bragg 具有的感病基因是 Rdc 2 的等位基因。

3. 大豆抗炭腐病的遗传育种研究 抗炭腐病 (*Charcoal rot*, 病原 *Macrophomina Phaseoli* (Maub.) Ashby.) 的研究主要在堪萨斯与密苏里二个州进行。堪萨斯州的研究着重在温室寻找迅速有效的人工接种方法。试用了很多方法, 例如, 针刺大豆茎部, 在不同生长期接种, 或者使其菌生长在牙签上, 然后把牙签插进大豆茎部, 但是没有一个结果是近似于田间的结果。这些方法可以传播病菌, 但还不能达到鉴别抗性水平的程度, 不过在生长室制造干旱条件, 增加了病症的严重性, 可以用来鉴别抗病性。田间筛选一般是测定硬化株、枯萎和存活株数。1983 年在田间筛选 300 个品种, 只有 11 个品种没有炭腐病症状。在堪萨斯州所用的炭腐病分离菌系之间的危害性存在明显差异, 有些菌系危害特别严重, 能够引起所有植株死亡, 但有些菌系很弱。

利用含有氯酸钾的培养基, 可以鉴别玉米和大豆的分离菌系, 玉米菌系抗氯酸盐 (Clr^R), 而大豆菌系感氯酸盐 (Clr^S)。目前正在测定玉米和大豆菌系对利用氨基酸、嘌呤、嘧啶和无机氮的能力, 试验结果表明不同菌系利用这些化学成分的能力是有差异的。氯酸盐培养基也被用来确定什么样的作物轮作可以改变土壤和寄主组织中 Clr^R 和 Clr^S 的频率。

该州的研究还包括 (1) 在温室和田间条件下, 大豆孢囊线虫与炭腐病的交互;

(2) 通过微型小区的研究, 估计田间条件下病害的损失; (3) 确定肥料和耕作对炭腐病危害的影响。

密苏里州过去曾试图培育抗炭腐病的品种, 但没有成功, 部分原因是由于选择的时期不对, 在生长后期的观察值(硬化数)代表的是病原菌的腐生阶段, 而这个阶段不是产量减少时期。病原菌的腐生阶段在植株发育的头几个星期就开始, 并延续下去。因此密苏里州的研究着重在苗期的反应。该州在 1985 年进行的试验是: (1) 确定品种内选择的衰老差异是否与衰老开始前炭腐病原菌进入根部的差异有关; (2) 评价品种内选择的产量潜力。所得结果表明: (1) 病原菌在衰老开始前进入根部与随后品种内衰老差异之间无相关; (2) 比较密苏里、堪萨斯、俄亥俄的衰老方式, 所观察到的品种内植株衰老差异似乎独立于病原菌的活动; (3) 以前所观察到的品种内植株衰老上的差异可能不是由于抗病或耐病的差异, 而可能是由于衰老的遗传差异; (4) 品种内选择产量没有高于亲本品种。

该州其它研究包括: (1) 研究除草剂与炭腐病的互作; (2) 确定大豆被侵染是否与其它土壤有机物引起的根部损伤有关。

4. 抗黎豆夜蛾的遗传育种研究 在靠近墨西哥海湾和南大西洋地区, 黎豆夜蛾(*Velvetbean caterpillar*, 虫原 *Anticarsia gemmatilis* Hubner.) 经常危害大豆。在这个地区还存在着三个危害严重的根疣线虫小种。此外, 孢囊线虫小种也广泛侵染。近几年黑点病也侵入该地区。虽然黎豆夜蛾的危害程度相等或超过以上提到的虫害, 但是控制该虫的方法是有效的, 成本相对是低的。上述任何一种虫害严重时, 抗黎豆夜蛾变得次要了, 因此, 为具有广泛的适应性, 尤其是这个地区的东部, 抗黎豆夜蛾的品种也必须是抗其它几种虫害。

在抗黎豆夜蛾育种中, 抗源是来自三个种质 PI 171451、PI 227687、PI 229358, 这三个种质最初是作为墨西哥豆蚜虫的抗源, 其中 PI 229358 用的最广。佛罗里达的 Herzog 从 1981 年开始对 1000 个种质进行三年的筛选, 发觉有 11 个种质具有抗该虫性, 但没有一个抗性超过以上三个种质。

抗黎豆夜蛾的育种工作主要在密西西比、南卡罗琳那、佛罗里达、得克萨斯州进行。密西西比州采用的方法是把 F_2 群体种在六分之一英亩的网室内, 在 V_5 时期放 8000 到 10000 只蛾, 当感虫的对照品种叶片被吃掉 80% 时, 标记具有抗性的植株, 后代作进一步的评价, 接近同质时的品系在佛罗里达州的田间测验。南卡罗琳那州在 1980 年开始采用抗虫品系 ED 73-371 和 D75-10230 作为抗源亲本, 在自然条件下对 F_3 和 F_4 进行筛选, 1983 年在最有希望的品系中筛选抗根疣线虫的材料, 1984 年把最好的品系与当 Kirby 和家品种 Braxton 杂交, 然后进行回交, 佛罗里达州也试图把抗黎豆夜蛾基因与抗根疣线虫基因结合, 同时结合抗臭椿的基因。

目前育成的品系抗性都属中等, 但一些事实表明结合不同的抗源可以得到更高的抗性。遗传研究认为, 抗性属多基因控制, 所以需要较大的群体来保证后代出现具有最大抗性的类型。抗性的筛选一般需要二年时间, 为了更有效地鉴别最高的抗性水平, 田间小区需要较多的重复。

5. 抗疫霉根腐病的遗传育种研究 疫霉根腐病 (*Phytophthora root rot*, 病原 *Phytophthora megasperma* Drechs. f. sp. *glycinea*) 在南部地区是个很严重的病害, 研究者仍在筛选资源寻找抗源。阿肯色州有 50% 土地存在疫霉根腐病问题, 他们利用常规的下胚轴纵切的方法接种, 筛选 F_2 植株。在多数育种程序中, 利用 Arksoy 品种类型作为抗源 (含有基因 Rps 1-C), 这个抗源在阿肯色州的条件下, 目前是足够应付的了。密西西比州有 80% 的土地受疫霉根腐病危害, 该州正在把 Altona 品种中的 Rps 6 基因转移到 Tracy-M 品种中去, 使它除了不抗小种 17 和 24 外, 抗所有已知的生理小种, 同时把基因 Rps 1-k、Rps 2、Rps 3、Rps 4、Rps 5 转移到当家品种 Forrest 和 Bedford 中去。Kilen 也利用下胚轴接种方法筛选抗性基因, 而利用液体培养接种方法筛选基因 Rps 2。在多数情况下, 他利用小种 1 筛选基因, 有时用小种 2 和 7 筛选基因 Rps 1—6 和 Rps 3 是否结合; 用小种 10 或 12 筛选 Tracy-M 是否会有 Rps 6 基因。

二、种子化学成分的遗传育种研究 种子化学成分的研究着重于在以下 7 个方面:

1. 含油量, 2. 脂肪酸含量, 3. 脂肪氧化酶, 4. 含蛋白质量, 5. 总蛋白质量, 6. 氨基酸成分, 7. 抗营养成分。

提高大豆含油量的育种方法为系谱法与轮回选择法, 利用核磁共振仪测定含油量。目前没有一个育种单位育成高油分品种。现育成的一些栽培品种具有高产性并具有一定的含油量, 一般含油量是在 23—24%。

提高蛋白质含量的育种方法是系谱回交和轮回选择法, 利用 Kjeldahl, IR 及 Udy 染色带方法测定蛋白质, 育种目标是育成含 49—50% 蛋白质的品种。密西西比州的 Hartwig 已育成若干个高蛋白质的品系。通过研究, 证明高蛋白质品种的蛋白质品质与当前栽培品种的蛋白质品质相同。

总蛋白质量 (产量 \times 蛋白质%) 的选择有二种方法: 一是以总蛋白质量作为选择标准的轮回选择, 也有以轮回限制指数为选择方法进行, 目标是在提高产量的同时保持大豆蛋白质含量。佛罗里达用此法育成具有 45—47% 蛋白质, 同时也有相当高产量的品种。

改善油份品质的育种主要集中在减少脂肪氧化酶和亚麻脂肪酸上, 这两个化学成分使大豆油不稳定。不饱和脂肪酸、亚油酸和亚麻酸的氧化是豆油变质的原因, 而脂肪氧合酶加速了这一过程, 如果从豆油中去掉这两个成分将可以改善油的品质。为了减少亚麻酸含量, 有的研究者采用诱变和系谱选择方法, 有的人则利用油酸与亚麻酸的负相关关系, 选择高油酸含量的品系, 从而达到减少亚麻酸含量的目的。已育成含 4.2% 和 4.5% 亚麻酸的品系。通过研究, 已明确种质 C1640 的亚麻酸含量是由单基因控制, 并不受母本的影响, 所以可以从 F_1 植株的种子筛选这个性状。普度大学的 Neilson 和 Wilcox 已研究出筛选脂肪氧合酶 1 和 3 的方法, 已鉴别出脂肪氧合酶 1 和 3 的空白等位基因 (null alleles), 并把它们结合到农艺性状优良的品种中去。目前他们正在寻找脂肪氧合酶 2 的空白等位基因。肯塔基州和密西西比州利用 PI 408251 作为脂肪氧合酶 1 空白基因的来源。肯塔基州的 Todd Pfeiffer 正在从 F_6 代中分离出酶 + 和 - 的等基因系, 目的是确定有害的基因多效性是否与空白基因型有关, 并研究脂肪氧合酶对豆

油品种的影响。密西西比州的 Hartwig 通过回交把空白等位基因转移到栽培品种中,通过 F₁ 植株的种子来确定基因型。方法是在种子的一端切下一小块进行化学成分分析,具有空白等位基因的种子作为下一代的父本,从第二次回交品系中得到 50 磅种子,从这些种子中提取豆油进行品质评价。有的研究者试图把脂肪氧合酶 1、2、3 的空白基因结合到农艺性状优良的基因型中,但由于基因连锁,目前还不能把三个空白基因结合到一个品系中去。

对于含高硫氨基酸的大豆育种正处在初步阶段,肯塔基州刚开始系谱选择。北部伊利诺州和北卡罗琳那州已培育出含不同胱氨酸和蛋氨酸量的变异群体,同时正在研究一种合适的筛选方法。有的研究者利用大豆含硫量作为选择标准来提高大豆的含硫氨基酸。普度大学的 Neilson 已提纯了大豆球蛋白和 β -conglycinin 的主亚基,来决定哪一种含较多的蛋氨酸,已发觉有些亚基比其它亚基多 9 褶蛋氨酸。目前正在鉴别几个亚基的等位基因,并开始连锁遗传研究。

肯塔基州利用单籽选择法(SSD)开始为减少 Kunitz 胰蛋白酶抑制素含量的育种工作,有的育种家则采用修正的回归方法来减少胰蛋白酶抑制素的含量。

三、光周期反应的遗传育种研究 1984 年 Gegan 和 Hartwig 报道了几种大豆基因型对光周期的开花反应: Fiskeby V 是成熟组 00,对光周期没反应,在 11 到 20 小时的光照下,从出苗到开花的天数,都是 20 天左右;成熟组 X 的 PI 274454,成熟组 VIII 的 PI 159925 及其子代 D 77-12244 和 D77-12480 在短日照条件下具有晚开花特性。但是 PI 274454 在光周期超过 13 小时不开花,而 PI 159925 及其子代在光周期超过 16 小时还开花。因此,PI 274454 在短日照条件下晚开花的反应只是在短日照地区有用,而 PI 159925 的晚开花性状却可以在广泛纬度内应用。

PI 159925, D 77-12244 和 D 77-12480 种在密西西比州的 Stoneville 时,开花与成熟如同成熟组 VII 或 VIII 的基因型,而种在接近赤道时,它又如同成熟组 X。Hartwig 和 Kihl 描述这种性状时提到,具有这种性状的基因型在开花前似乎必须经过一个“青少年”期。品种 Hill、Davis、Hood 以及巴西品种 Parana 和其它一些品种表现出不同程度的晚开花反应,表明它们来自不同的基因。

佛罗里达州的 Hinson 发觉 PI 159925 的晚开花性状是由一对隐性基因控制,他进行二次回交,把基因转移到栽培品种 Forrest (成熟 V) 和 Foster (成熟期 VIII),培育成理论上具有 87.5% 的 Forrest 和 Foster 种质的、具有晚开花性状的类型。这些品系(F₃) 在 Gainesville (北纬 29.6°) 于 7 月中旬播种,开花期与成熟期类似于成熟期 VII 和 IX 的基因型。这样便可以从得克萨斯到赤道的若干个地点上,选择得到品系的开花期与成熟期,属于成熟组 IX 和 X,但产量可更高些的基因型。这表明:(1) 美国南部育成的高产品种,除了光周期反应外,可以通过引用此晚开花基因很好地适应于热带地区;(2) 通过回交把晚开花性状转移到南部品种中去可以获得光周期适应性,这种广谱光周期适应性,是晚开花性状的特征。具有这种性状的品种对于海湾海岸地区的另一优点是,可以通过晚播或早播躲避黎豆夜蛾的危害。得克萨斯州的 Bowers 从他的播期研究中得到结论,可以利用晚开花基因来培育在得克萨斯州海湾海岸地(下转 169 页)

出抗性好, 生产性状好的抗源品种。同时, 也为探索抗性机理提供信息。

几年来筛选出的主要品种抗性调查情况, 见表:

从表中看出:

1. 大豆品种间抗蚜性差异是显著的, 三年抗性级别平均值在 2 以下的为中抗品种。特别是从蚜虫重发生年的抗性级别看, 青皮平顶香、嘟噜豆可算作高抗品种。

2. 同一品种在蚜虫发生轻的年份抗性级别高, 在发生重的年份抗性级别降低, 而不同品种间抗性差异显著。因此, 大豆品种抗蚜性田间自然鉴定, 需要经过多年, 尤须经过蚜虫严重发生年的考验, 方能较准确地分出品种的抗性程度。

3. 有的品种第一期调查时, 不怎么抗蚜, 抗性级别低, 第二期调查时, 又表现较抗蚜, 抗性级别提高了, 这是耐害品种。反之, 是不耐害品种。

4. 筛选抗性品种, 至少需要进行两期调查。第一期在蚜虫发生盛期(接近高峰日), 这时调查品种间抗性差异比较明显, 抗性级别易划分。第二期在蚜虫发生盛末一周左右, 这期调查有些耐害品种, 植株生长明显向正常方向恢复, 从而区分出品种是属于耐害型或非耐害型。如人力允许, 增加蚜虫点片发生后调查一次为更好, 可以看出品种在蚜虫各个发生期的表现。

(上接 158 页) 区四月播种的品种, 他正在把 D 77-12480 的晚开花基因转移到改良的大豆种质中, 使其能于四月播种, 七月初成熟, 避开后期的害虫群体。

佛罗里达州的 Hinson 正在若干个遗传背景中培育具有和不具有晚开花性状的等基因系, 这样可以更方便地在各种光周期环境中估计晚开花基因的作用。

密西西比州的 Hartwig 总结到, 人们不能利用晚开花基因使“青少年”期缩短到少于 45—50 天。例如具有晚开花基因的 Tracy 品种, 当五月份播种在 Stoneville, 成熟期与正常的 Tracy 一致; 当十二月份种在波多黎哥, 则比正常的 Tracy 晚开花 2—3 星期, 株高达 26—32 英寸, 而正常的 Tracy 只有 6 英寸。

肯塔基州的 Pfeiffer 正在比较三种遗传体系来研究晚开花能否增加大豆植株在开花前的营养生长, 从而改进双作大豆的产量, 这三种遗传体系可以为小粒谷物收获后进行双作的大豆成熟组 III 和 IV 的基因型提供这个性状。这三个遗传体系是: (1) 来自 PI 317334 B 的光周期不敏感性, 该种质属成熟组 III。Pfeiffer 把它结合到更优的, 包括无限习性在内的遗传背景中, 然后在 F_2 品系中筛选在早播与晚播情况下, VE-R1 时期一致的品系; (2) 来自品种 Clark 的一个姊妹系的 E_1e_2 基因, 该基因在 Clark 品种背景中可以延迟开花, 但对成熟无影响, 利用该基因能否在晚播情况下, 得到积极反应? 筛选方法同 (1); (3) 来自 PI 159925 在短日照条件下晚开花性状, Pfeiffer 利用已具有该性状的基因型与成熟组 III 和 IV 的品种杂交, 以同上的方法筛选晚开花和成熟期适宜的品系。