

美国大豆育种的进展和动向

盖 钧 镒

(南京农学院大豆遗传育种研究室)

三、大豆育种进展有关因素的分析

A. 非技术性因素

1936年在 Illinois 州的 Urbana建立美国区域大豆工业产品实验室是大豆品种改良史上的重要一步。该实验室与 12 个中北部州试验站合作。于 1942 年与大豆的工业利用有关的工作转至在 Illinois 州的 Peoria 新建的北方区域研究实验室,留在 Urbana 的部分改称为美国区域大豆实验室。与这同时,整个研究计划扩展至与 12 个南部州试验站的合作。大豆病理方面的工作也从这时起始。以后,合作又进一步扩展到包括所有对大豆生产研究有兴趣的州农业试验站。合作研究便于制定一个广泛的育种计划以集中配备油分和蛋白质的分析设备。美国第一、二轮改良品种主要由美国区域大豆实验室及其合作计划的参与者所育成。

随着大豆生产的扩展,大豆育种计划也增加并扩大。大多数的产豆州均有它们自己的大豆育种家、病理学家、昆虫学家、生理学家及其他方面的科学家。因此,在 1978 年美国区域大豆实验室就撤消了。实际上,代之而起的不是一个而是许多个实验室。自六十年代后期起,私营企业的育种工作相继建立。据 Brim 在 1982 年衣阿华州大豆年会上的介绍,1961 年农部及州试验站的大豆科学家为 38 个,1971 年 139 个,1979 年 230 个;私营企业的育种家人数在 1961 年为 1 个,1971 年 6 个、1979 年 36 个。Schillinger 在同一会上指出,在衣阿华州 1971 年由公营部门的大豆育种家提供的产量试验品系数、私营企业的品系数、以及私营公司数分别为 21、51 和 4;到 1981 年,则分别为 29、233 和 14。

大豆育种家与其他领域的科学家之间的合作是另一个重要的非技术性因素。过去,大豆育种家本身也是大豆遗传学家。现在这也仍然如此,但有一种专门化的倾向。大豆育种家与病理学家间的合作是育成抗病品种的一个重要因素。通常植物病理学家为合作计划做抗性鉴定,但在一些单位植病家也有其自己独立的育种计划。育种家与昆虫学家间有类似的合作。与生理学家合作已导致对有效利用太阳能和理想型育种的进一步理解,对固氮育种、抗寒育种以及其他耐逆性育种的进一步理解。与农业工程和商业界的合作改进了田间育种工作和实验室工作的机械化、自动化程度。现在育种家所作的产量测定的材料数比过去要多得多。

大豆育种工作者年会 (Soybean Breeder's Workshop) 为交流情报与思路, 为大豆区域试验的决策提供了极好的机会。有时这种年会采取与其他学科联合的形式。例如 1981 年与大豆昆虫学家的联合讨论会, 1982 年与生理学家的联合讨论会。这种合作简化了不同学科之间的交流, 加深了相互间了解, 最终改进了育种工作。

美国大豆协会及各州大豆协会通过一种提成的制度 (农民每出售一蒲式耳大豆需提交 0.5—2 美分) 及其他来源资助一些单位的育种工作, 这有很好的促进作用。美国大豆协会特别有兴趣于种质资源的交换和组织一些特殊育种计划, 例如降低亚麻油酸的育种。这种课题有助于将种植者和加工者联络起来, 并有助于扩展大豆的市场。

B. 大豆资源的利用

大豆育种的全部成就最终是种质资源利用的成就。谈到资源的研究, 通常总涉及其搜集、研究、利用和保存等方面。Hartwig (1973) 评述了大豆资源搜集的历史

表 8 美国大豆引种历史^a(1979)

时 期	年数	平均每年引种数	累计数	PI 号码数 ^b		品种引种数		PI 号码数
				北方	南方	北方	南方	
1898—1907	10	10	105	1	0	12	4	至 19,987
1908—1923	16	60	961	49	3	20	7	至 58,439
1924—1928	5	380	1092	275	13	5	9	至 78,243
1929—1932	4	1190	4775	911	100	30	5	至 101,401
1933—1968	36	79	2500	1031	700	—	—	至 326,580
1969—1974	6	93	543	429	120	—	—	至 331,597
1975—1979	5	990	4958	3587	1398	—	—	—
15744				6283	2334	67	25	

^a 摘自 Bernard, R. L., 个人交流; 1975—1979 的数据为估计值。

^b PI=Plant Introduction, 为美国植物引种的统一符号及编码方法。

表 9 1900至1977年美国搜集的大豆种质资源 (PI 及品种收集)^a

来 源	总 计	成 熟 期 组	
		000 至 IV	V 至 X
亚洲	5379	3273	2106
中国	1118	1005	113
日本	1575	989	586
朝鲜	2261	1262	999
其它	425	17	403
欧洲	751	750	1
非洲	101	1	100
大洋洲	31	7	24
北美洲	10	10	0
南美洲	63	7	56
总和	6335	4048	2287

^a 摘自 Bernard, R. L., 1981. Soybean Genetics Newsletter Vol. 8

表 10 美国迄 1977 年为止的按成熟期组的大豆种质搜集数(包括PI与FC编码)^a

成熟期组	000	00	0	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	总计
引入数	65	294	750	1025	1138	1008	2125	1355	404	230	241	109	140	
总 计	北方			6405			南方			2539			8944	

^a 摘自 Bernard, R. L. 1981. Soybean Genetics Newsletter Vol.8.

(表 8、9、10)。美国的大多数引种材料乃来自中国、朝鲜、日本和苏联。其中，来自中国的材料主要地是于 1927 年前二年半及 1929—1931 期间在中国东北征集的，和 1927 年在南京征集的。最近，在 1975—1978 年，从朝鲜和日本新征集得大量材料 (3233 份)。在 1979—1980 年又从苏联征得壹仟柒佰多份材料，其中有七百多份原产于中国。

1949 年以前，并无专门的工作以保存大豆的引入材料。许多材料在初步观察后，若当时未发现其用处便弃去了。从 1949 年起十分注重对每一引入材料按特征进行归类并保存有生活力的种子。成熟期组 IV 及更早的材料由 R.L.Bernard 及其同事在 Illinois 州的 Urbana 鉴定和保存；成熟期组 V 以及更迟的材料则由 E.E.Hartwig 及其同事在 Mississippi 州的 Stoneville 鉴定和保存。在 Colorado 州的 Fort Collins 的国立种子贮藏实验室还保存了种子的复本，作为长时期的贮存。一些有关形态、生理性

表 11 美国北部诸州 1978 年主要大豆品种所占面积的百分率^a

品种名称	血缘关系 品种 Mandarin	A.K. Manchu Richland Mukden Dunfield PI54610 Tokio CNS No.171 PI180501											
		占北部大豆面积百分率(%)	NC ^b	NC	NC	NC	NC	NC	NC	J	C	NC	NC
			1911	1912	1911	1926	1920	1913	1921	1901	1927	1931	1949
Williams	21.8	X	X	X	X			X			X		
Corsoy	11.8	X	X									X	
Amsoy(71)	5.9	X	X			(X)		X					
Wayne	5.5	X		X	X						X		
Calland	3.8	X	X	X	X	X			X	X			
Woodworth	3.2	X	X	X	X			X			X		
Wells	3.1	X	X	X	X	X			X	X			
Beeson	3.0	X	X	X	X	X			X	X			
Hodgson	3.0	X	X	X	X							X	X
Mitchell	2.7	X	X	X	X			X			X		
Cutler(71)	2.0	X		X	X	(X)			X	X			
总计	65.8												

^a 摘自 Bernard, R.L. 个人交流。

^b NC=中国东北，J=日本，C=中国中部，地名缩写下的数字为引入时的年份。

状、产量因素、种子及油分品质、抗病性、以及其他农艺性状的资料已经汇编成册，供应用单位索取。

最早成功地利用引入材料，是把那些中国东北的材料用于美国中北部诸州。关键性

的一点是这二个地区位在相近纬度具有相似的气候与土壤条件。因此之故，美国可以借光于中国农民长期育种的成果，即中国东北的优良品种。

中北部诸州的首批商用品种有 Manchu、Richland、Mukden、Dunfield、Mandarin、A.K. (及选自 A.K. 的 Illini)。这些品种源于中国东北，组成了以后第一轮杂交育成品种的主要亲本 (Johnson 与 Bernard, 1963)。

Bernard 归纳了 1978 年占中北部地区 65.8% 生产面积的主要大豆品种的亲本 (表 11)。上述 6 个品种仍然是第二轮 11 个育成品种的主要亲本。第二轮的其他亲本有 PI 54610、Tokio、CNS、No. 171 及 PI 180501 等 (见表 11)。

南部诸州并未直接利用相似纬度地区的中国引入种。理由可能是由于轮作复种制度的截然不同，中国南方二熟制，而美国为一熟制。另一个原因可能是过去所搜集的种质资源主要着眼在中国东北。因此，无适当的由中国中部及南部引入的材料，尤其具抗裂荚的材料，可资直接利用。南部诸州第一轮育成品种的亲本材料有 CNS、A.K.、PI 54610、Tokio、Arksoy 及 Dunfield (Johnson 与 Bernard, 1963)。第二轮育成品种的亲本除以上几个外，还有 Roanoke、Palmetto、Harberlandt、Peking、Patoka 及 PI 81041 (表 12)。有趣的是许多南方品种的亲本来自中国东北，这些亲本与中国南方的品种相比，具有很不相同的特征及遗传基础。

表 12 美国南部诸州 1978 年主要大豆品种所占面积的百分率^a

品种名称	血缘关系品种 占南部大豆面积百分率(%)	CNS	A.K. (S-100)	PI 54610	Tokio	Arksoy	Roanoke	Dunfield	Palmetto	Harberlandt	Peking	Patoka	PI 81041
		C ^b	NC	NC	J	K	Unk.	NC	C	K	C	NC	J
		1927	1912	1921	1901	1914	--	1913	1927	1901	1906	1926	1929
Ferrest	18.7	X	X	X	X			X	X	X	X		
Bragg	15.7	X	X	X	X				X				
Lee(68,74)	11.2	X	X			(X)							
Davis	10.2	X		X	X	X	X						
Pickett(71)	9.8	X	X			X		X			X		
Essex	7.2	X	X	X	X		X					X	X
York	3.8	X	X	X	X	X	X	X					
Ransom	3.3	X	X	X	X	X	X		X	X		X	X
Dare	3.0	X	X	X	X		X	X		X			
总计	82.9												

^a 摘自 Bernard, R. L. 个人交流。
^b C=中国中部, NC=中国东北, J=日本, K=朝鲜, Unk=不详地名缩写下的数字为引入时的年份。

1970 年以后，许多美国大豆育种家忧虑着现行大豆品种的遗传脆弱性，并正试图拓宽品种的遗传基础。实际上，美国品种的种遗传基础大大宽于中国品种，直接的着重点仍应放在发现所需的基因，而加宽遗传基础仅只是一种间接的关心。所以过分强调加宽遗传基础而不注重有用的基因的选用可能并不恰当。

利用种质资源的第二个成功之处是成功地筛选了一些特定的基因，或特定的遗传材料。表 13 列出了对抗病、抗虫以及耐逆性方面广泛的筛选工作和有关材料。一旦发现了抗

表13 对各种抗病、虫及抗逆性筛选得的种质资源^{a,b}

抗性对象	抗性材料	遗传基础
裂荚性	CNS (SC), 大部分现行推广品种	Sh1 Sh2
倒伏性	大部分现行推广品种	数量遗传
缺铁黄化	PI68722 (NE), PI153314 (FR), PI180508 (GM), PI189938 (FR), PI194625 (SD), PI291320A (NE), A2 (NU), Agripro1120 (NU)	
抗寒性 (低温发芽)	PI71161 (NE), PI153233 (BE), PI189901 (FR), PI358321, PI390145, PI372421B, PI248401 (YU), PI361095, PI291331B (NE), PI68761 (NE) PI68639 (NE), PI68461 (NE), McCall (NU), Wells (NU)	
疫霉根腐病 (<i>Phytophthora me- gasperma</i>)	Mukden (NE), Illini (NE), Arksoy (KR), CNS (SC), FC30745, PI54615-1 (NE), PI86972-1 (NE), PI84637 (KR), PI171412 (SC), Altona (NU), Kingwa (NC), Mack (SU), Sanga (NE), Semmes(SU) 成熟期组V的引入种几乎占 40%。	Rps, rps ²
褐色茎腐病 (<i>Cephalosporium gre- gatum</i>)	PI84496-2 (KR), PI86150 (JP), PI90138, PI224272 (JP), PI274455 PI88820 (KR)	数量遗传
锈病 (<i>Phakopsora pa- chyrbizi</i>)	PI230970 (JP), PI230971 (JP)	
褐轮纹斑病 (<i>Coryne- spora cassicola</i>)	Jackson (SU), 大多数推广品种	
霜霉病 (<i>Peronospora manshurica</i>)	Kanrich (NU), Pine Dell Perfection (SU), PI166140 (ID), PI171443 (SC), PI174885, PI183930(ID), PI200527(JP), PI201422 (SC)	Rpm
菌核病 (<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>)	Norman(NU), Clay(NU), Corsoy(NU), Beeson(NU)	
茎腐病 (<i>Diaporthe phaseolorum</i>)	Mandarin(NE), Lindarin(NU)	
细菌性叶烧病 (<i>Pseudomonas gly- cinea</i>)	PI132207(ND), PI189968(FR), Narchief(NU), Harosoy(NU), Wayne(NU), Williams(NU)	Rpg1
细菌性斑疹病 (<i>Xanthomonas phaseoli</i>)	CNS(SC), FC31592(IN), PI219656(IN)	rxp
细菌性野火病 (<i>Pseudomonas tabaci</i>)	CNS(SC)	
灰斑病 (<i>Cercospora sojae</i>)	Lincoln (NU), Wabash (NU), Kent (NU), CNS (SC), Dorman (SU), Hood (SU), Kanrich (NU), Kim (NU), Lee (SU), Ogden (SU), Roanoke (SC)	Res1 Res2
褐斑病 (<i>Septoria glycines</i>)	PI180524 (GM), PI179882, PI200595 (BE), PI68708 (NE), PI205092 (IS), PI157416 (KR), PI96333(KR)	

续表13

孢囊线虫 (Heterodera glycines)	Peking (NC), Ilsoy (NU), PI90763 (NC), PI203332 (JP), PI84751 (KR), PI83789(NE), PI83772 (NC), PI87631-1 (JP), PI79693 (NE), Custer Cloud, PI89751, PI416762 (JP), Columbia (NC)	rhg1, rhg2, rhg3, rhg4
根结线虫 (Meliodogyne incognita)	Chitwood, Laredo (SC), Palmetto (SC), FC33243 (NU), Peking (NC)	
大豆花叶病毒	PI96983 (KR), PI92718-2 (NC), Tokyo (JP), Buffalo(PI424131)(RD), PI360835, Marshall, Ogden (SU), Hood (SU), York (SU), PI230973 (JP), PI227555 (JP), Kwanggyo (PI406710)(KR), Davis (SU), Clark (NU), PI170893 (SA), PI148260 (SU)	
烟草环斑病毒	PI342434 (JP), PI378693B (JP), PI407287 (JP)(Cregan, 个人交流)	
豇豆黄斑病毒	Bienville (SU), Bragg (SU), CNS (SC), Dare (SU), Dyer(SU), Hill(SU), Hardee (SU), Lee (SU), Pickett (SU), Semmes (SU), Stuart (SU)	
紫斑病 (Cercospora kikuchii)	PI80783, CNS (SC)	
黑点病 (Diaporthe phaseolorum)	PI80837 (JP), PI161550, Delmar (NU)	
墨西哥豆瓢虫 (Epilachna varivestris)	PI171451 (JP), PI227687 (JP), PI229358 (JP), PI229351 (JP)	
大豆夜蛾 (Pseudoplusia includens)	PI171451 (JP), PI227687 (JP), PI229353 (JP), PI229351 (JP)	
棉铃虫 (Heliothis zea)	PI171451 (JP), PI227687 (JP), PI229358 (JP), PI229351 (JP)	
烟草芽夜蛾 (Heliothis virescens)	PI171451 (JP), PI227687 (JP), PI229353 (JP), PI229351 (JP)	
红蜘蛛	S-109 (NE), D54-2437 (SU), D65-3054 (SU)(Hartwig, 个人交流)	

A. 资料来源: Athow (1973), Bernard and Weiss (1973), Dunleavy (1973), Good (1973), Hartwig (1973, 1981), Hatchett et al.(1976, 1979), Hymowitz et al.(1977), Johnson and Bernard(1933), Kennedy and Tachibana(1973), Tisselli et al.(1980), Turnipseed(1973), Van Duyn et al.(1971, 1972).

B. 抗性材料的来源, 00—IV组根据 Bernard, R.L., V—X 组根据 Hartwig, E.E. 所编大豆种质资源鉴定报告。括弧中来源的缩写为:

BE 比利時	JP 日 本	RD 罗得西亚
FR 法 国	KR 朝 鲜	SA 南 非
GM 德 国	NC 中国北方	SC 中国南方
ID 印 度	ND 荷 兰	SD 瑞 典
IN 印 尼	NE 中国东北	SU 美国南部
IS 以色列	NU 美国北部	YU 南斯拉夫

性材料，紧接着就做遗传研究工作。由于上述优异的工作，一些全国范围的问题，包括一些局部重要的问题，例如疫霉根腐病、孢囊线虫病、褐色茎腐病，细菌性斑疹病、裂荚、倒伏等等得以有效地控制或显著压低。表 13 还说明为各种目标而筛选得的种质材料不仅来自中国，还有来自日本、朝鲜和其他国家。例如，广泛应用的抗饲叶害虫的引入材料，PI171451、PI227687、PI229358 等，来自日本。抗锈的引种材料，PI 230970、PI 230971 等，也来自日本。一些对疫霉根腐病的抗性亲本，如 Arksoy，及一些褐色茎腐病的抗性亲本，如 PI 84946-2 则来自朝鲜。因此，为了适应对基因资源不断增长的需要，在全世界范围内搜集大豆种质资源是十分重要的，而且要尽快搜集以防止丧失。这在具有长期大豆栽培历史的国家特别紧迫。

C. 育种策略

这里育种策略一词不是指具体育种方法或技术，而是指新品种选育计划的策略性考虑，用以提高育种工作效率缩短育种周期。通常，在每个产大豆州，美国农业部农业研究服务署和州农业试验站有一个大豆科学家小组。其中有一个或几个育种家。他们的工作是为本州提供适于当地自然栽培条件的新品种。同时也可以为邻州提供新品种。

育种家们各有自己的韬略。根据我的观察和分析，其中也有一些共同的特点。

1. 长、短期相结合的育种目标

一个品种，从杂交到育成，通常至少要经过 10 个世代。一个成功的育种家必须很好地将短期目标与长期目标结合起来，以便源源不断的育出符合变化着的育种目标的新品种。短期育种目标通常为改良现行的品种以超过对照种或增加某种抗病、或抗虫、或耐逆性的基因。至于长期性育种目标则因育种家而异，当然最终通常为高产潜力。Iowa 州 Fehr 的育种计划为每年将 10 个高产的材料进行双列杂交，这些材料每年选自区域试验，州品种试验以及他自己的品种比较试验。杂交后，他采用一粒传方法将世代从 F_2 推进到 F_4 ，在 F_4 选择，然后进行一年的大区产量比较试验、一年 4 行区比较试验、一年预备性区域试验、二年正式区域试验。在此同时他还进行群体改良工作（轮回选择），改良的方向分别为高产、抗褐色茎腐病、抗缺铁黄化、降低豆油的亚麻油酸、抗疫霉根腐病（与 Ohio 州合作）以及孢囊线虫病（刚开始）。另外还有一个利用大豆野生种（*Glycine soja*）的回交计划。一旦在这些群体改良计划中发现了有特色的选系，就通过回交或单交将该特点的基因转移或者综合到常规育种计划的优系中去。

Illinois 州的 Bernard，作为北部种质资源的负责人，就其应用引种资源的便利条件，他的长期计划涉及到许多种病、虫的抗性問題。其中有孢囊线虫、疫霉根腐病、褐色茎腐病、大豆花叶病毒、豆荚病毒，豇豆花叶病毒、黑点病、霜霉病、以及墨西哥豆蚜等的抗性問題。另一个长期性的计划是选育不同结荚习性的高产品种。从上述计划中若选得具有各该特殊性状的优良材料，就设法将它转移到高产的商用品种上去。所以，回交是他的育种工作中一种极为重要的方法。

南部大豆种质资源的负责人，Mississippi 州的 Hartwig，也专注于抗性育种，例

如抗疫霉根腐病、孢囊线虫、大豆花叶病毒、根结线虫、褐轮纹斑病、灰轮纹斑病、饲叶害虫（大豆夜蛾等）盲蝽象以及耐除草剂等。

North Carolina 州的 Burton 等将改进固氮效率、抗饲叶害虫（墨西哥豆蚜）及产量、含油量、含蛋白质量、低亚麻油酸含量的群体改良等作为长期目标。其中群体改良工作主要为利用雄性不育材料（ ms_1 ）进行轮回选择。显然，大豆育种家不仅仅是大豆育种方面的专家，并且还是遗传学家、植病学家，或者在开创某一个新的育种目标领域的专家。

2. 个别性状改良和逐步累积

回顾美国大豆育种的历史，成功的策略之一是个别性状改良和优良性状逐步累积。在全国范围内，大豆育种第一步是引种材料的直接利用，第二步是改进机械化栽培的有关性状，然后再逐步加进抗疫霉根腐病、抗孢囊线虫病以及对其他病虫害的抗性等。在这过程中，产量得到不断的改进。对于一个课题来说，育种家通常设立几个针对个别目标的计划，而并不企图在一个计划中解决所有的育种目标问题。在每一个计划中，除产量外，通常有一个主要目标，例如孢囊线虫的抗性、低亚麻油酸等。产量当然常包括在每一个计划之中的。这样，在同一时期内可以育成除产量作为共同目标以外的其他各种具有特定要求的材料，然后再将它们两两综合，下一步再作进一步的综合，一直到育成理想的综合性状优良的品种。

为了说明这种策略的优点，下面用一个简单情况作为例子。假定一个高产品种需改良四个性状，例如四种单个显性基因控制的抗病性，每种抗性基因有一个亲本。第一步，可以通过四个回交计划分别将各个抗性基因转移到这个高产品种上。若每个回交计划连续回交五次，则回交后代 BC_5F_2 中 $63/64$ 的产量基因将来自轮回亲本，且 $1/4$ 的基因型将为同质结合抗性类型，亦即 $63/64 \times 1/4$ 将为理想的类型。换言之，由各个回交计划可以分别得到上述比例的 $YYAA$ 、 $YYBB$ 、 $YYCC$ 、 $YYDD$ 基因型的 BC_5F_2 系统。此处 YY 代表产量基因（可能是大量的基因）， AA 、 BB 、 CC 、 DD 代表各个显性基因。第二步，通过 $YYAA \times YYBB$ 等的成对杂交可以得到 $YYAABB$ ，其比例在 F_3 将为 $1/16$ 。按同法得 $YYAACC$ 、 $YYAADD$ 。再下一步，按上面的方法又进一步可得到上面比例的 $YYAABBCC$ 与 $YYAABBDD$ 。最后再得到 $YYAABBCCDD$ 。

显然这种策略有其特点。因在每一步都可以取得育种进展， $YYAA$ 、 $YYAABB$ 、 $YYAABBCC$ 及 $YYAABBCCDD$ 都可以在生产中直接应用。其次，每一步都可能得到一些优良的基因型。第三，由于回交后代只在所转移的基因有分离，而产量基因基本上是同质结合的，所需要的优良材料易于鉴别出来。这里举出的是最简单的情况，只涉及到回交及单基因分离比例，如若每个性状涉及二个或多个基因，每一步的育种方法可能更复杂些。

相反，如果在单一育种计划中同时考虑几个目标，而不采用逐步改良法，那么这种育种计划将复杂些。在这情况下，可以有几种途径。一种是将全部亲本进行互交，由所得的群体分离出理想的基因型来。另一种途径是找到一个高产亲本，一个具有全部各种

抗性的亲本，由成对杂交的杂种后代选出理想的分离材料。这一类型的计划，不论何种途径，杂种群体的产量基因和抗性基因都在分离。若只考虑四个显性基因，在 F_3 将有 $(\frac{1}{4})^4 = \frac{1}{256}$ 为 AABBCDD，这里假定无连锁。进而，若产量基因只涉及 5 个位点，则 $(\frac{1}{4})^5 = \frac{1}{1024}$ 将为 5 对基因均同质结合的高产类型， $\frac{16}{1024}$ 为至少有 4 对基因同质结合的高产类型。这样仅 $\frac{1}{256} \times \frac{16}{1024} = \frac{1}{16384}$ 将为具有至少 4 对同质结合高产基因的 AABBCDD 材料。这个比例很小，在 F_2 代或 F_3 株行就需要一个很大的群体（多于 20000）。若仅种 2000 株，由于抽样波动的影响，可能会丢失理想的基因型，而且发现理想基因型的概率仅为 $1 - (1 - \frac{1}{16384})^{2000} = 1 - 0.885 = 0.115$ 。这说明了直接应用引种材料进行成对杂交时失于得到理想型的原因。应用这种策略，在最后阶段也许能得到很好的材料，但通常在早期阶段，所得的材料常常难以直接利用。因为各种性状均处于分离状态，优良型的概率又相当小。而且由于大量的变异以及试验误差，要从一个很大群体中鉴定出优良基因型也很不容易。

通过个别性状改良与逐步累积的办法，美国大豆育种工作者得到了不断的进展，在每一阶段都为农民提供了新品种，为美国大豆生产作出了显著的贡献。

3. 扩大产量测验的容量

田间产量试验是鉴定高产基因型的最重要的方法。一个育种计划的产量测验容量对于育成优良品种说来是极端重要的。首要的是提高田间操作以及室内测定的效率。其途径为改进试验设备。在以往的十多年间，大豆田间试验用的设备，改进十分显著。目前已有一系列的机械用于各种田间操作，例如具有分种机构的小区条播机、穴区播种机，行端割除机、穴区康拜因、行区康拜因、品种提纯用的种子分级机、中耕机、除草剂喷布机、小区脱粒机、单株脱粒机等。由于田间操作效率的改进，目前大豆育种家能够产量比较的材料数已经数倍于 15 年前。例如，一个大豆育种家通常设有 1500—2000 个系、2 个重复的第一年产量比较试验，100—200 个系、2—4 个地点、各具 2—3 重复的第二年产量比较试验，50—100 个系，10 个左右地点、各具二个重复的预备性区域试验，以及 30—50 个系 10 个左右地点、各具四个重复的正式区域试验。换言之，一个大豆育种家通常有 5000—10000 个产量比较的小区。在衣阿华州立大学 Fehr 用穴区进行 6000 个系、二个地点、每点二个重复的第一年产量比较试验。他的第二年产比试验通常有 600 个系，三个地点、每点二个重复。每年产量比较小区总数约为 30000 左右。目前衣阿华州立大学大豆育种试验的面积大约为 15 至 20 年前的 10 倍左右。发展机械设备不仅是农艺工程那们的职责，同时也是大豆育种工作者的职责。例如 Fehr 就曾与农机工作者合作对他的试验机器设备作了重大的改进。

电子计算机、种子干燥机及其他实验室仪器设备的应用也促进了产量比较试验容量的扩大，因而增大了试验规模。提高操作效率同样对进行冬繁加代也是十分重要的，因

为二个播种季节间可以用于收获、资料整理、决策以及种子准备的时间是非常偏促的。

4. 冬繁及缩短育种周期

正如 Fehr (1976) 所指出, 评价一个育种计划的最重要标准是年遗传进度。这种想法直接与大豆生产有关, 具有实际意义。Fehr 用 Eberhert 所提出的预测式以解释增加年遗传进度的可能途径:

$$G_y = \frac{k\sigma_g^2}{y\sigma_p}$$

式中 G_y = 年遗传进度

k = 标准选择差或选择强度

y = 每选择周期的年数

σ_g^2 = 系间加性遗传方差

σ_p = 表现型标准差

应用冬繁 (或温室) 加速世代将可减少每周期的年数, 因而增加年遗传进度。

冬繁结合一粒传法大大减少了培育一个品种的时间。自从六十年代末期以来, 这加速了大豆新品种的育成。

Fehr 设计并实行了一个育成大豆品种的八年计划, 以代换过去的十五年计划。这个新计划每年在波多黎各加二代 (即 11 月 1 日至 2 月 10 日与 2 月 10 日至 5 月 20 日), 再加上在 Iowa 州的正常季节 (5 月 30 日至 10 月 20 日)。许多其他大豆育种工作者的计划大致与此相似。

5. 多个环境测验

鉴于基因型 \times 环境的互作, 在第二年产量试验时大豆育种工作者常设置多个试点, 有的甚至第一年产量试验起就进行多点鉴定。通常, 环境包括地点和年分两个方面。Schutz 和 Bernard (1967) 指出, 增设地点可以有效他代替年分数, 以便尽快地周转育种材料。有好些育种家用增加地点数以减少产量试验的年分数。此外, Cooper (1976、1981) 在其半矮生型高产育种计划中还用施肥水平及密度作为产量试验的附加环境因素。变异系数 15% 常作为一个试验能否提供确实的产量情报的标准。因而, 育种家们通常可以根据充足的情报决定哪些材料可以提出参加区域试验。

D. 亲本与组合

美国第一个有名的杂交育成品种是 Lincoln。这个品种选自 Mandarin \times Manchu 于 1943 年育成。这以前大多数商用品种是选自引种材料的纯系品种。此后, 杂交育种不断发展。美国品种的主要亲本列于表 11、12。

根据育种目标及已育成商用品种表现和系谱, 最常用的杂交体系有两类。一是成对杂交、或三交、四交, 这主要用于产量改进和组合亲本优点。另一个是回交法, 这主要用于转移个别基因或者某些简单遗传的性状到高产品种上去。

大多数卓越的育种家强调用“优×优”组合,这意味着采用优良材料作亲本。这些种质材料可以是商用品种、自己选育的优系或别人的优系。例如, Fehr 每年从区域试验, 区域预备试验、Iowa 州的品种试验中选出 10 个最高产的材料作为亲本, 然后进行双列杂交。几乎所有他的育成品种均选自“优×优”成对杂交的组合。

“优×优”法实际上相当于轮回选择, 所不同者, 亲本选自更广泛的产量试验, 其来源比严格的轮回选择计划更广而弹性大些。所以实际“优×优”法乃是一种松散的逐步改良方式。有些育种家强调使用引入材料时, 宁可先将所需的性状转移到一个高产品种上去, 然后将这个中间材料作亲本以期获得更优异的后代。

虽然“优×优”亲本的祖先常相近, 但大多数育种家仍认为有提高产量的潜力。我甚赞同这种观点, 因为实际上美国品种的原始亲本来自中国东北、华北、日本、朝鲜等不同地理区域, 具有差异甚大的遗传基础(表 11、12、13)。有些育种家顾虑由这种育种计划出来的品种其遗传背景太狭窄, 会产生遗传脆弱性, 因而他们试图加宽遗传基础。

上面已指出, 直接的育种目标是高产、稳产以及对病、虫、不良环境的抗性或耐性。除“优×优”想法外, Cooper 在其半矮生高产育种计划中还强调利用北方无限结荚高产类型与南方有限结荚高产类型进行杂交。

每年杂交组合数因不同育种家而异, 大致从 10 个到 100 个左右。每组合 F_2 群体的大小从 300 株至 3000 株, 这依两亲本的差异大小, 以及组合数与允许的试验规模大小而定。习惯上, F_2 群体宜较大, 如 2000, 以保证所需的重组类型出现。但就有一些育种家仅用 300 到 400 株, 而且从中已经育成了一些优良品种。这可能因为当两亲本亲缘关系较近时, 并不需太大群体。选系之间的杂交组合也可以看成相当于回交的组合。早一周期的选系与后一周期的选系之间的杂交组合则可看作相当于三交的组合。

引入种广泛地用于回交育种, 用作非轮回亲本以转移其抗病性基因到优良的商用品种上去。这在抗一些主要病害的育种中, 如疫霉根腐病、孢囊线虫病、红菌性斑疹病等, 是很成功的。许多良种, 如 Clark 63、Lee 68、Pickett、Custer 等, 均由利用引入种进行回交而育成。以后这改良的抗性品种又用于第二轮回交育种, 作为非轮回亲本。有些单基因性状的转育很成功, 而在另一些情况下, 很难完全恢复到非轮回亲本的抗性表现。例如, “Peking”的抗孢囊线虫由几对基因控制, 在由回交育成的品种中, 没有能恢复到“Peking”的抗性。

E. 育种方法

根据 St. Martin 为 1982 年全美大豆育种年会所作的调查, 15 位大豆育种家的方法为: 一粒传法 (11 人)、系谱法 (6 人)、早代测定法 (4 人)、混合法 (2 人)、集团选择法 (1 人)、回交法 (5 人) 以及轮回选择法 (9 人)。从个别交流, 我发现 12 位育种家中有 8 位以一粒传法为主要育种方法, 3 位则用系谱法, 1 位用早代测定法。鉴于这些方法各有其长处, 育种家常选用他们认为合于自己情况的一种或几种。

一粒传法是由 Brim (1973) 提出的。在以往的十年中已被广泛应用, 其主要的长处是便于保存遗传力较低性状的遗传变异度。其次, 便于与冬繁结合加速世代、增加年

遗传进度。再次,这种方法省地、省工、省钱。目前许多育种家常通过一粒传将世代推移至 F_4 或 F_5 , 然后在 F_5 、 F_6 建立株系。

有些育种家,尤其抗病与高产兼顾的,倾向用系谱法。他们在冬季(温室)种 F_1 , 夏季(大田)种 F_2 , F_3 种成株行并进行选择。在 F_3 , 于温室中对抗病性进行严格的鉴定,然后播种或移植抗性材料到大田中去,以进一步对产量做鉴定和选择。这样,升到产量试验的材料将有把握是抗病的。

有些育种家相信早代测定法。若亲本差异大,组合数多,又需及早淘汰组合,那么早代测定法是很有用的。组合间的选择通常依据 F_2 株在 F_3 系的表现。组合内选择则从 F_4 开始,依 F_2 在 F_4 衍生系的表现进行。同时,在优系中选优株。这样,建立 F_4 在 F_5 及 F_6 的衍生系,从中选优系以进行产量试验。

几乎所有美国大豆育种家都不以单株表现做产量选择。产量试验小区行距控制是严格的,株距并不严格,但对株数有控制。

以上所述各种育种方法都对大豆品种的育成有所贡献,很难说哪一种方法一定优于别的方法。因此,育种家应该选用适于自己的育种目标、亲本的遗传背景、杂交组合数、场地设备条件的方法。如果育种目标集中在产量,一粒传法比较经济实用,它可用少量的土地、劳力维持尽可能大的遗传变异度。表 14 列出 F_2 后的自交群体三种育种方法的期望遗传方差分量。理论上,若是无限总体,这三种育种方法的总遗传方差应是相等的。由于自交,在 F_∞ 世代与加性有关的遗传方差增加到 $2\sigma_A^2 + 4\sigma_{AA}^2$ 。显性效应可能干扰在早代对加性和加性 \times 加性效应的选择,尤其是像产量这种遗传力不高的性状。因而,利用适当的群体大小将群体推移到后期世代以保持良好的加性和加性 \times 加性变异度,是一种较合理的育种策略。在这三种育种方法中,一粒传是维持一个相对较大的群体及加性遗传变异度的最简便的方法。所以,当有条件冬繁时,一粒传法是最可采纳的。

表 15 列出丧失一个优型的概率及获得至少 1、2、3、4、5 个优型个体的概率(给定优型比率及样本大小)。若优型比率甚低,例如仅 1/1000 或 1/2000,则样本容量为 2000 时出现一个优型个体的概率仅为 0.865 或 0.632。这说明在给定优型比率为 1/1000 时, F_2 应该种 2994 或 4602 株才能在 95% 或 99% 置信系数下保证至少有一个优型单株出现。如果 F_2 代不作选择,那么便需在 F_3 种植上述数量的株系。这个要求只有一粒传法才比较容易满足或接近满足它。

自从 1950 年抗病性成为重要的育种目标以来(尤其抗疫霉根腐病),回交法广泛而成功地用于大豆育种。现在,几乎难以找到一个没有回交的育种计划。有些计划,主要地就靠回交法。回交法的一般程序可在任何一本教材中找到,这里不再赘述。回交法之应用于大豆育种常有二种情况,其一是转移一个基因到商用品种上去,所选育得的材料遗传结构将是轮回亲本的基因型加上一个从非轮回亲本转移来的基因。这是通常所用的方法,由此育成了许多品种,如 Clark 63、Amsoy 71、Beeson 80、Williams 82 等。这里一般进行 5 次以上的回交。第二种情况是转移一个基因到一个需进一步改良的材料上。E.E.Hartwig(个别交流)称之为改良回交法。“Bedford”的

表 14

F₂ 及以后世代自交群体的预期遗传方差成分

混合法和一粒传					系 谱 法				
株 间		I		II		III		IV	
a	d	a	d	a	d	a	d	a	d
F ₂	1	1	1	1	1	1	1	1	1
F ₃	3/2	3/4	1/2	1/2	1	1/4			
F ₄	7/4	7/16	1/4	1/4	1/2	1/8	1	1/16	
F ₅	15/8	15/64	1/8	1/8	1/4	1/16	1/2	1/32	1
F ₆	31/16	31/256	1/16	1/16	1/8	1/32	1/4	1/64	1/2
									1/128
									1
									1/256

早 代 测 定									
F ₂ 衍生系			F ₃ 衍生系			F ₄ 衍生系			F ₅ 衍生系
系 内		系 间	系 内		系 间	系 内		系 间	系 内
a	d	a	d	a	d	a	d	a	d
F ₂	1	1	1	1		1	1		1
F ₃	1/2	1/2	1	1/4	3/2	3/4	3/2	3/4	3/2
F ₄	3/4	3/8	1	1/16	1/4	1/4	3/2	3/16	7/4
F ₅	7/8	7/32	1	1/64	3/8	3/16	3/2	3/64	1/8
F ₆	15/16	15/128	1	1/256	7/16	7/64	3/2	3/256	3/16
									3/32
									7/4
									7/256
									1/16
									1/16
									15/8
									15/256

注：1. 基本群体 F_2 $\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_{AA} + \sigma^2_{DD} + \sigma^2_{AD} + \dots$

2. “I”代表系内株间，“II”代表次级家系内系间，“III”代表家系内次级家系间等等。

3. a 与 d 分别为 σ^2_A 及 σ^2_D 的系数，计算方法参照 Cockerham, C.C. (1963)。

育成是一个例子。其要点是不一定只用一个轮回亲本，而可在不同的回交周期中使用二个或二个以上的轮回亲本。“Bedford”的非回轮亲本是 P1 88788，它具有对孢囊线虫小种“4”的抗性。第一个轮回亲本是 D68—18，具有对小种“3”及根结线虫的抗性。以后将杂种用另一个轮回亲本 D68—128 回交。D68—128 具有高产潜力。

“Bedford”从三个亲本获得优良性状。这种方法使育种家可以利用最新培育的优系。为了避免向一个轮回亲本固定，每个轮回亲本不宜回交次数太多。使用回交法时，若涉及抗病性问题，通常在回交后采用系谱法。改良回交法在分离世代应该有比一般回交法大一些的群体。

F. 区域试验体系

美国大豆育种的成功，其另一个因素是有效的区域试验体系。这种制度是于40年代初期由 Morse、Cartter 及 Williams 所开创的。这是美国农部和州试验站间的一项合作计划。表 16 列出 1980 年大豆区域试验的基本统计数字，这可作为美国大豆区试验近年来规模的一个例子，该年区试包括有 11 个组 100 多个材料，另有预备性区试 9 组 250 个材料，32 个州和省（加拿大）共计 70 个公营部门的育种家参加了这种区域试验。

这个区域试验体系的主要特点为：（1）供试材料按成熟期组进行归组，试验环境条件就是将来生产利用的条件。加之，在美国一般同一个成熟期组的地理区域内大豆生产技

表 15 各种情况丧失一个优良类型的概率及获得至少 1 个至 5 个
优良类型个体的概率

优良类型 所占比例	样本含量	丧失这种 优型	至少 1 个	至少 2 个	至少 3 个	至少 4 个	至少 5 个
$\frac{1}{100}$	100	0.366	0.634	0.264	0.079	0.018	0.003
	300	0.049	0.951	0.802	0.578	0.225	0.184
	500	0.007	0.993	0.960	0.877	0.736	0.560
	1000	0.00004	0.99996	0.99952	0.99732	0.98992	0.97132
	2000	0.00000	0.99999	0.99999	0.99999	0.99999	0.99999
$\frac{1}{200}$	100	0.606	0.394	0.090	0.014	0.0019	0.0004
	300	0.222	0.778	0.443	0.191	0.066	0.019
	500	0.082	0.918	0.713	0.456	0.242	0.108
	1000	0.0067	0.993	0.960	0.876	0.736	0.560
	2000	0.00004	0.99996	0.99951	0.99727	0.98980	0.971
$\frac{1}{500}$	100	0.918	0.181	0.017	0.0007	0.00000	0.00000
	300	0.548	0.452	0.122	0.023	0.004	0.0009
	500	0.368	0.632	0.264	0.080	0.018	0.003
	1000	0.135	0.865	0.594	0.323	0.143	0.053
	2000	0.018	0.982	0.909	0.762	0.567	0.371
$\frac{1}{1000}$	100	0.934	0.066	0.005	0.001	0.0008	0.00001
	300	0.741	0.259	0.037	0.003	0.0004	0.0001
	500	0.606	0.394	0.091	0.015	0.002	0.0005
	1000	0.368	0.632	0.264	0.080	0.019	0.003
	2000	0.135	0.865	0.594	0.324	0.143	0.053
$\frac{1}{2000}$	100	0.951	0.049	0.001	0.0001	0.00008	0.000001
	300	0.861	0.139	0.010	0.0005	0.0001	0.00001
	500	0.779	0.221	0.026	0.002	0.0002	0.00001
	1000	0.606	0.394	0.091	0.015	0.002	0.0006
	2000	0.368	0.632	0.264	0.080	0.019	0.003

术及环境条件变化不大，所以试验结果的实用性较大。（2）在一个试验组内，通过设置多种环境以估计基因型×环境互作。因为增设试点可以有效地代替年份数。确定一个材料是否能推广一般经过二年，每年 20 到 30 地点的试验。（3）区域试验十分强调试验的精确性。只有试验小区具有保护行的试验材料，而且全试验变异系数低于 15% 才能参加区域试验的平均。（4）预备性区域试验保证了参加正式区域试验的材料有良好的表现，也缩小了区试的规模，不致过分臃肿。

在美国，通过这种区域试验每年有 5 到 10 个新品种育成。此外，美国大豆育种家也体会到在南部要选得广泛适应的品种，比在北部地区还困难，所以在南部有时宁可选育地区性稍强的品种。

私营种子公司一般并不参加上述国家区域试验体系。他们有一套类似这种体系的内部试验的计划，但他们常参加各州试验站主持的州品种试验。

表 16 1980 年 美 国 大 豆 区 域 试 验 规 模^a

		试验组	地点数	参加的 育种家数	参加州数	试验 材料数	参 加 的 州 名
北方	区域试验	00	8	7	5	4	Manitoba, MN, ND, WI, Ontario
		0	8	7	5	15	MI, MN, ND, Ontario, WI
		I	13	10	10	6	IL, IN, IA, MI, MN, NE, ND, Ontario, SD, WI
		II	22	14	12	12	IL, IN, IA, MI, MN, NE, NJ, OH, Ontario, PA, SD, WI
		III	23	14	12	17	IL, IN, IA, KS, KY, MD, MO, NE, NJ, OH, PA, SD
		IV	21	15	12	11	DE, IL, IN, KS, KY, MI, MO, NE, NJ, OH, PA, TX
	合计		95	29	20	65	
	预备区试	I	9	9	6	25	IA, MI, MN, Ontario, SD, WI
		II	12	10	9	25	IL, IN, IA, MI, MN, NE, NJ, OH, WI
		III	10	9	8	32	IL, IN, IA, KS, KY, NE, OH, SD
		IV	10	9	8	34	DE, IL, IN, KS, KY, MD, MO, OH
		合计		41	18	16	116
南方	区域试验	IV	19	18	13	10	MD, DE, VA, IL, TN, KY, MO, AR, MS, KS, OK, TX, NM
		V	28	26	14	9	DE, VA, NC, GA, TN, KY, AL, SC, MO, AR, MS, LA, KS, TX
		VI	33	31	13	10	VA, NC, SC, FL, LA, GA, TN, AL, MO, AR, MS, OK, TX
		VII	29	28	9	10	NC, SC, GA, AL, FL, MS, LA, AR, TX
		VIII	19	18	8	10	NC, SC, GA, AL, FL, MS, LA, TX
	合计		128	48	19	49	
	预备区试	IV	5	5	5	16	MD, VA, MO, AR, MS
		V	7	7	7	33	DE, VA, NC, KY, MO, AR, MS
		VI	8	7	7	33	VA, FL, TN, NC, MO, AR, MS
		VII	9	8	6	33	SC, GA, AL, LA, MS, TX
		VIII	5	5	3	33	SC, FL, TX
	合计		34	19	15	148	
总计	区域试验		233	70	32	114	
总计	预备区试		75	33	27	264	
全部 总计			298	70	32	378	

a. 摘自 Wilcox, J. R., 1980, The Uniform Soybean Tests, Northern States, 及 Hartwig, E. E. 1980. The Uniform Soybean Tests, Southern States.

(待续)