

美国大豆育种研究新进展*

邱丽娟

(中国农科院作物品种资源研究所)

NEW ADVANCES IN THE STUDR SOYBEAN BREEDING OF U. S. A.

Qu Lijuan

(*Institute of Crop Germplasm Resources, Chinese Academy of
Agricultural Sciences, 100081*)

美国大豆育种研究年会每年举行一次,三年为一个周期,分别以病理、生理、昆虫与资源为主题。会议的主要目的是互通信息、交流经验、促进合作和防止重复性研究。1994年全美大豆育种工作会议(National Soybean Breeder Workshop Meeting)于2月16—18日在田纳西州的Memphis举行。来自农业部、大学、研究所、私人公司及机构的科学家分别从事不同的研究领域如育种、遗传、生理、病理、科研推广、资源和大豆加工。会议首先分专题总结和讨论,全美大豆育种不同研究领域的近况及存在的问题,继而以大豆育种与生理为主题,针对普遍关心和关键性的问题作专题报告。下面仅就会议的主要议题和最新研究进展作简要介绍。

一、耐旱育种研究

(一)种质筛选

00,0和I成熟期组的品种及PI材料仅在自然降雨的沙土条件下进行了产量评估,不同基因型间存在着差异。

V成熟期组的PI种质,1992年以3行无重复区初筛耐旱材料,PI416937为邻近耐旱对照。8月份对冠层枯萎状况直观评级6次。选出最好的50份PI种质,1993年设重复(三行区三次重复)进一步鉴定。至少有5个PI种质在缓慢枯萎方面表现与PI416937相近,但植株形态性状与PI416937不同。产量测验计划在1994年进行。

VII成熟期组的所有公开发放品种,1992年在干旱和湿润两种条件下测验。1994年将连续此试验。

(二)育种

以PI416937为耐旱亲本来源配制组合。后代品系在干旱条件下种植,以产量和抗落

* 本文于1994年4月25日收到。

This paper was received on April 25, 1994.

粒为选择标准。目前,Ⅶ熟期组的矮杆品系 N90-7199 的产量比对照品种 'Cook' 在干旱条件下高 60~300 磅/英亩,在灌溉条件下与对照产量相同。有望参加 1994 年初级区域试验。

另外,在有干旱倾向的地点鉴定品系,目的是将高杆与高产相结合。干旱条件下会使株高降低,进而可能降低产量。HC89-2170 品系将作为耐旱材料发放。被选作耐旱亲本源的品系和品种还有 HC80-1946(L73u-632×Elf),Miller67(从朝鲜引种材料中选出)和 A3127。一般而言,晚熟无限型品系耐旱性较好。用作杂交组合亲本还有 'Williams' 和 'Essex'。

(三)遗传研究

1. 根系特性:PI416937 分别与 'Lee', 'Brim' 和 N85-492 杂交。后代品系种于壤土上,在 R₇ 时期将根挖出观察,除 PI416937 比其它亲本有较多的纤维须根外,尚无定论。还未在干旱条件下进行此研究。

2. 叶的特性:由组合 "Minsoy×Norl" 培育的品系,在田间穴播和温室种植两种条件下比较叶的运动、叶水势、空穴作用、气孔对干旱土壤的抗性能力。群体在某些性状上似乎表现出超亲分离,但测定尚未完成。产量在湿润条件下差异较大,但有待在干旱条件下进一步鉴定。

3. 其它性状

PI416937 与 'Manokin', 'Hutcheson', A6297 和 R88-495 杂交,培育出约 1000 个衍生品系。部分品系 1993 年分别在酸性土壤(pH=4.8)和有干旱倾向(pH=6.0)的土壤上测定产量。株高和成熟期,并以冠层温度作为干旱条件下冠层表现的综合指标。该试验还将继续进行。

1994 年欲在田间条件下评价 14 对有限与无限型等位系的稳定性和耐旱效应。

10 个品种和 30 个随机选出的育种品系将用于基因型与灌溉互作效应的研究。

对 Davis 和 Tracy 两套密毛和无毛近等位基因系与耐旱的关系进行了测定。该试验是用手提式防雨网(50×250cm)在田间进行,两行区八次重复有待进一步研究。

另一研究新动向就是利用品种 Jackson 在干旱条件下研究保持固氮性的生理和遗传以及此性状的脲素筛选方法,并用转基因方法使其增加 pinotol 和脯氨酸的产量从而防止植株脱水。

4. 耐旱基因定位

试图通过杂交后代群体在干旱和灌溉条件下的产量、叶特性与 RFLP 标记基因的关系将耐旱基因定位于基因图谱上。

(四)耐旱育种生理

美国育种家认为:最大的挑战就是证明耐旱性的存在。这就需要首先培育出耐旱品系或品种。此品系或品种在干旱条件下产量比对照高。然后利用这种基因型证明田间耐旱性的存在。仅仅以不同基因型评价干旱条件下的生理差异是不充分的,应该证实生理耐旱性与田间抗旱性的关系。在没有搞清楚耐旱性的生理机制情况下,只能以干旱条件下产量表现作为选择标准。

从育种工作角度出发,耐旱性的定义就是在干旱条件下高产。品种 'Amcor' 就是一

例。但干旱条件下生活力旺盛往往导致在高产环境下倒伏的发生。因此,耐旱性育种应该有区域性,不能一概而论。另外,对耐旱有关的生理或形态性状(如株高)的选择应该和实际产量表现结合起来。

关于耐旱性,普遍认为它存在,但认为水平低。很多人认为生理形态性状与抗旱性关系密切。根可能是最重要的性状,但对根的特性知之甚少。固氮和水的利用率也很重要。与耐旱性有关的性状还有成熟期、株高、茸毛密度、结荚习性和花期长短等。小粒大豆具有耐旱性,值得作为育种目标考虑。

二、大豆蛋白质育种研究

(一)提高大豆种子的蛋白质含量

1. 育种目标

(1)培育出蛋白质含量为 46%(干重)而产量并不降低的大豆品种。

(2)培育蛋白质含量为 44—45%的高产大豆品种。

(3)提高适应品种的蛋白质含量。

(4)培育适应性好,蛋白质含量高于平均水平的大豆品种和品系。

(5)以蛋白质和油分含量总和 60%(蛋白质最低限为 38%,油分最低限为 18%,美国农学会规定的指标)为育种目标。进一步研究在保持油分为 20%的基础上增加大豆种子的蛋白质含量和产量。

2. 亲本来源和后代选择

在大豆高蛋白育种中,亲本的选择至关重要。美国常用的高蛋白育种材料有:Bragg, Ranson, Davis, NC106, NC111, NC112, PI445845, HS89-3078, BARC-8, BARC-9, D90-7282, Pando 等。常用的杂交方式有单交、三交、回交和轮回选择。相对而言,轮回选择在大豆高蛋白育种中应用较普遍。

衣阿华州立大学 1991 年培育了三交群体,1993 年第一次对产量评估,鉴定出的高产基因型进行蛋白质含量测定。选出的高蛋白品系将于 1994 年继续测产。得到的高产基因型还将分析种子的蛋白质含量。此外,用一个高蛋白材料和三个高产品种培育了三交和回交群体,试图比较两种类型群体在提高蛋白质含量和增加产量方面的效率。

伊利诺大学以 5 个高蛋白材料为亲本,用 Williams82 作为回交亲本组成群体,分别选择高蛋白和低蛋白。1993 年对 F_4 第一次产量测验。两个地点的测验结果为,最好品系的产量为 51 蒲式耳/英亩,蛋白质含量为 46%,而 Williams82 的产量和蛋白质含量分别是 54 蒲式耳/英亩和 41%。低蛋白品系的产量和蛋白质含量与 Williams82 相似。许多 F_4 品系仍为杂合基因型,从中选出的 F_5 亚系 1994 年将继续评价。

北卡罗来纳大学利用轮回选择指数选择方法保持群体平均蛋白质含量在 45.5%基础上增加产量。经过 6 轮选择,群体的蛋白质含量比其适应亲本的蛋白质含量平均值增加了 11.8%。

普度大学利用雄性不育性进行轮回选择从而提高蛋白质含量。群体 I (CRS3)是蛋白质选择的第七轮。每轮选出的植株进入下个周期的相互交配。蛋白质含量范围为 52.7—55.7%。群体 2(CRS7)是选择蛋白质和油分的第三个周期。1993 年选出的植株,其种子的蛋白质和油分含量分别为 41.0—47.3%和 19.6—23.1%。1994 年将作为基础群体进

一步选择。群体 3(CRS8)刚刚开始配制。基础群体 SG1E6 是一个 ms_2 有分离的相互交配群体。将四个高蛋白品系(蛋白质含量 48.1~49%)的种子与 SG1E6 混合种植第一次互交,从中选择高蛋白植株。第一轮选出的品系将在 1994 年鉴定。此群体的潜力高于 CRS3。此外,用回交方法转育品系。如用 Pando(蛋白质 48%)为高蛋白亲本与高产品种 Culter71 杂交,后代经回交选育得到高产高蛋白品系。

内布拉斯加大学有关提高大豆蛋白质含量的轮回选择研究工作包括:1. 利用人工杂交培育群体(1)由八个高产品种组成的高产基础群体(a)蛋白质亚群体(UP3P):根据对 $S_{0,1}$ 和 $S_{1,2}$ 品系及 S_1 植株的评价选择高蛋白材料。(b)产量亚群体(UP3):根据对 S_3 衍生品系的鉴定选择高产品系。(2)由七个高蛋白 PI 材料组成高蛋白基础群体。2. 利用遗传雄性不育 ms_2 培育相互交配群体。(a)通过评价源于半同胞家系的 S_0 植株进行选择以提高种子蛋白质含量。每年完成一个周期。(b)通过评价 S_1 植株和 $S_{1,2}$ 品系进行选择,两年为一个周期。构成基础群体的 20 个 PI 源于 10 个种质,分别 I、II、III 和 IV 成熟期组测验中蛋白质含量最高的。

(二)改善蛋白质质量

1. 大豆贮藏蛋白质的研究:正在培育缺少或减少一个或几个贮藏蛋白质亚基的近等位基因系,目的是测定这些基因代换对蛋白质数量和质量的影响。关于 *Glycine max* 和 *Glycine soja* 蛋白质亚基的遗传变异研究正在进行。

2. 增加含硫氨基酸的含量:此研究正在筹备阶段。

(三)大豆蛋白质与其它因素的关系

1. 蛋白质与产量负相关的研究:选用蛋白质含量高和中等的基因型,对不同种植密度的植株在生殖生长期施用不同的硝酸态氮肥,比较两种类型基因型的蛋白质含量的产量。通过上述条件鉴定出的两种高蛋白基因型 NC106 和 NC111 可能以不同的生理机制产生高蛋白。已将这两个基因型与两个高产品种杂交,以便测定产量和蛋白质的遗传相关及它们的遗传力。

2. 蛋白质与环境的互作:为了比较高蛋白种质和适应性品种在南卡罗来纳州两个地点的表现,对 9 个 V 熟期组和 12 个 VII 熟期组的试材在 1991—1992 年评价鉴定。试材由高蛋白品系、适应性品种、优良品系、和两个不结根瘤的等位基因系组成。不同地点各基因型平均种子蛋白质含量范围 V 熟期组为 390—492 克/千克, VII 熟期组为 388—482 克/千克。V 和 VII 两个熟期组的试验。其种子蛋白质含量和油分含量的环境效应差异显著。

3. 蛋白质成份:为了研究高产并高蛋白种质的蛋白质成份的遗传变异特性,利用 SDS—PAGE(变性聚丙烯酰胺凝胶电泳)和对经考马斯亮蓝(G250)染色后胶显带的数字化模拟分析,评价种子蛋白质数量和质量的变异。有关特殊种子蛋白质成份的基因型与环境互作效应的调查将于 1994 年完成。

(四)大豆蛋白质基因图谱的研究

俄亥俄州立大学将用高蛋白种质和低蛋白品种杂交,以其后代群体用于高蛋白基因的定位。

弗吉尼亚州立大学则用 *G. max* × *G. soja* 组合的后代群体,首先将其它性状定位,但期望通过性状分离也将蛋白质含量定位于分子图谱上。

三、大豆油分育种研究

育种家们越来越重视大豆油分组成的变化。育种目标多为 a)低饱和脂肪酸(低棕榈酸);b)低亚麻酸;c)高油酸;d)缺失脂肪氧合酸;e)低亚麻酸与缺失脂肪氧合酸相结合等,并欲将这些目标与优良的农艺性状相结合。

低棕榈酸亲本来源为 N87-2122-4,C1726,N79-2077-12(5.9%),和 N90-2013(6.0%)。低亚麻酸种质有 N85-2176 和 IA2003(3.5%)。通过以下几种方法:1)适应性品种与低脂肪酸种质杂交;2)低脂肪酸×低脂肪酸,从中选择超亲型再与适应性品种杂交;3)回交法和改良回交法;和 4)用雄性不育进行轮回选择来培育品种。

关于五种主要脂肪酸遗传变异及新发现基因的研究正在进行中。将对低棕榈酸品系 N79-2077-12 的稳定性进行调查,并打算用 N79-2077-12 分别与四个适应性品种杂交形成的四个群体进行遗传力研究。对含有 fan 和 L_{x2}L_{x3}基因的品系及含有 fan 和 L_{x2}基因品系的初步测定表明,脂肪氧合酸的缺失并未改进低亚麻酸品系油的稳定性。此外,在分子水平上研究了低亚麻酸的突变体 A₅。提取 A₅ 的 DNA,经限制性消化后用大豆亚油酸脱氢酶基因克隆杂交,在亚麻酸含量正常的品系中,克隆与两个 DNA 片断牢固杂交,A₅ 突变体缺少其中一个片断。对含有此突变体的分离群体进行脂肪酸含量测定及 DNA 片断缺失与否的鉴定发现,片断缺失与亚麻酸减少相关联。群体中 60% 个体的亚麻酸的变异可用此原因解释。此结果表明,A₅ 突变体是由亚油酸脱氢酶基因的部分或整个拷贝缺失引起的。

四、特殊食品大豆育种研究

参与此项工作的有加拿大农业部、衣阿华州立大学、密西根州立大学、明尼苏达大学、北卡大学、弗吉尼亚理工州立大学、伊利诺大学。育种目标因产品类型而不同。现将产品类型、研究性状、种质资源以及研究方法简述如下。(表 1)

表 1 特殊食品大豆育种简况

产 品	研 究 的 性 状	育 种 方 法	种 质 资 源
豆腐(豆酱)	大粒,种皮色,脐色,吸水率,蛋白质含量与质量,豆腐产量,种子含钙、磷量,水溶蛋白含量,含糖量,落粒性,产量,抗病虫,种子外观质量,油分含量与质量,脂肪酸组成,种子吸水膨胀率	回交法,系谱法,一粒传,大群体高压选择	Harovinton, IA2012 IA3002, IA3001, IA2011, Nakasennac Syzuyataka, Enrei, 日本引种资源
纳豆(豆芽)	小粒,种皮色与脐色,吸水与膨胀率,高蛋白、低油分、高糖、软粒、低钙、低脂肪酸,产量,种子整齐度	一粒传系谱法	Vana, Fignka Pearl, Nattoan Minnatto, SS201 IL ₁ , IL ₂
菜豆	大粒,灰毛,好品味,高蛋白,高糖	一粒传系谱法	PI417288, PI417310, BV-4 Bay, Karich

五、种子抗营养因子的研究

在过去三年中,育种家们致力于减少或去除种子的抗营养因子,主要是胰蛋白酶抑制剂和脂肪氧合酶,已取得明显效果。

对 12,000 份种质筛选均含有 Bowman-Birk 蛋白酶抑制剂,仅在几个多年生野生种中发现有不含蛋白酶抑制剂的种质。目前,已培育出无胰蛋白酶抑制剂的品系且正参加统一区试。脂肪氧合酶 L_2 缺失的品种,有些已经公开发放,有的品系将参加区域试验。缺失 L_2 、 L_3 和缺失 L_1 、 L_2 、 L_3 品系正在培育当中。

Hidbrand 发现,无论是脂氧酶 L_1 或 L_2 存在时,去除 L_3 都会引起挥发性物质(Hexand)增加。直接增加额外的脂氧酶 L_3 可使挥发性物质减少到正常水平以下。此外,删除一或二个脂氧酶并不能改变大豆种子贮藏期间的腐败速度。另外,有些育种家还试图将三个脂氧酶缺失的基因型转入高油群体或者用于培育豆腐和豆酱品种。

六、遗传基因分子图谱的绘制

(一)抗病与抗虫基因的定位

1. 大豆根腐病:已将抗性基因定位于基因图谱上。目前正在探索 R_{m} 位点的 PCR 特殊标记基因。

2. 大豆突然坏死病(SDS):用 Essex×Forres 和 Pyramid×Douglas 分别培育出的 100 个近等位基因系,在多种环境条件下对 SDS 分级,并测定对大豆孢囊线虫 3 号和 14 号小种的抗性。利用 RFLP 分析,RAPD 分析和 RAPD 变性凝胶的分析绘制基因图谱。目前已鉴定出至少有 5 个基因决定 SDS 抗性。抗性参数选用病情指数(DI)、病情严重度和产量。三个参数一般并不与单个标记基因相关。已鉴定的三个基因为环境不敏感型。SDS 抗性基因与 SCN 可能是连锁的,而不是一因多效。一个已经定位的 SDS 基因靠近 Hpsi 等位基因。另两个基因与 Rgh4 等位基因相邻。计划在基因图谱上增加些标记基因,进而测验亚系群体,并在标记基因的帮助下对组合 'Hartwig×Flyer' 选择。

3. 大豆花叶病毒病:将以 PI96983×Lee68 组合的 F_2 群体和 F_2 衍生的 F_3 品系为试材,利用已发现的 RFLP 两个标记基因和一个 SSR 标记基因,将抗大豆花叶病毒病的基因 RSV1 在基因图谱上定位,并希望能克隆这个基因。另外,用不同的 F_2 群体及 RFLP 和 RAPD 标记基因,将两个抗性基因 $R_{\text{SV}1}$ 和 $R_{\text{SV}2}$ 的两侧加上标记基因,以便不需要许多病毒株系就可将抗性基因筛选出来。

4. 大豆根结线虫:将用 338 探针探测 RFLP。用于此研究的群体为 84—120 个植株。

5. 大豆孢囊线虫病(SCN):此病抗性基因的定位是目前研究的热点。抗性亲本来源主要是 Hartwig, PI437654, PI88788 和 Peking。此外,还有 PI209332、PI438342、PI89008、PI437690、PI437725 等 28 个种质。易感品种有 Morga、Evans、Essex 和 Hurchison。

以 PI209332 为 SCN 抗性来源的群体,已用 RFLP 将 SCN 抗性基因定位。目前正在用组合 Evans×PI209332 进一步确认。已经鉴定出三个位点 3 号小种抗性有关。正在培育具有一个位点或二个位点相结合的抗性品系。Evans 与 Peking、PI88788、PI90763、和 PI437654 杂交的群体也将用于 SCN 抗性基因定位研究。两个 RFLP 探针 pA96a 和 pA176 对 3 号小种的抗性与 Peking 不同。这两个探针与 pA85 可用于区别对 5 号小种的抗性。关于抗感品种的 mRNA 正在研究中。

以 Essex、DPS3589、PI399061、PI424595、PI43834、DPS3589 为试材,利用 DNA 扩增指纹技术探索 DNA 的多态性与抗 SCN3 号、5 号和 14 号小种抗性基因的连锁关系,从而制备分子探针,试图找出能够区分三个小种的抗性基因。目前已经发现几个引物可用于区分

这三个小种。有些试材表现出以单基因抗 3 号小种,但易感 5 号和 14 号小种。其中有一个 PI 基因型抗 5 号小种,但易感 3 和 14 号小种。DNA 指纹的差异正在鉴定之中。

(二)农艺性状的基因定位

此项研究目的在于将影响大豆发育、形态和色素形成的基因绘制在分子图谱上。研究的群体、分子标记类型及来源、欲定位的农艺性状总结如表 2。

(三)控制大豆种子品质性状基因的定位

正在用 RFLP 研究方法对控制大豆蛋白质和油分含量的基因定位在基因图谱上。研究所用群体为 *G. max* × *G. soja*。已发现 2 个 *G. soja* 中的基因与蛋白质含量增加和油分含量减少有关。正在用回交方法将这两个基因转育到 *G. max* 亲本或其它适应品种中。回交品系 BCIF2:3 已在田间多点重复测验评价,但蛋白质和油分的测定结果尚未出来。1994 年将继续此试验。

此外,将对一些参与脂肪酸代谢的特殊基因定位。*G. max* 品系间杂交得到 8 个 F₂ 群体。每个群体约 80 个衍生系连续两年在两个地点 2—3 次重复试验。回归分析表明,每个群体中都有几个 RFLP 位点与蛋白质油分有关。一般 RFLP 位点与蛋白质和油分两个数量性状都有连锁关系,但有些点似乎只与其中的一个或另一个相关联。

七、延长营养生长期的研究

延长营养生长期一词似乎设有“在短日照条件下推迟开花期”更确切些。此研究是解决美国南部大豆生产中植株矮、产量低和种子质量差的主要途径之一。研究长营养生长期(Long-Juvenile LJ)特性的目的就是培育具有 a)在短日照条件下种植具有适当的植株高度便于商业收获 b)适当的种子产量和质量 c)抗病、虫害 d)早熟 e)成熟一致的基因型。还要考虑不同地区的特殊要求如土壤质地、生育期间的干旱或过湿等。虽然提高种子产量、改善种子质量和使其早熟进展很慢,但近十年的工作是有成效的,而且要把种子产量和质量的提高作为一个长期的目标。与此同时,还对 LJ 品系进行不同播期试验,因为早播(4 月)有可能提高大豆本身的生长利润。1992 年 7 个 LJ 试验品系分两期播种。4 月份播种的 LJ 品系比 5 月份有较多的分枝数、分枝总长度和较高的分枝总产量。与 3 个传统的品种相比,4 月份播种的 LJ 品系有较好的分枝发育,其蛋白质含量和油分含量也比 5 月份播种的要高。而 5 月份播种时,LJ 品系与传统品种之间的分枝发育差异不明显。

表 2 大豆农艺性状基因定位简况

杂交组合	群体规模	标记类型及来源	研究的性状
Clark×Harosoy	F ₂ 160F ₂ 3	RFLP,RAPD,SSR	多数质量性状
A86—356022(<i>G. max</i>)×P1468916(<i>G. soja</i>)	60F ₂ 4450F ₂ 3	RFLP	铁有效性
Anoke×A7	125F ₃ 4	RFLP	铁有效性
Pride216×A15	125F ₃ 4	RFLP	铁有效性
Young×P1416937	137F ₄ 5	RFLP	田间耐旱性
Young×P1416937	137F ₄ 5	RFLP	耐铝性
Young×P1416937	137F ₄ 5	RFLP	水有效利用
S-100×Tokyo	112F ₂ 3	RFLP	水有效利用