

植物育种的 轮回选择

[苏] H. B. 杜尔宾 Л. В. 霍狄列娃 Л. Н. 卡敏斯卡娅
刘杰龙 张玉霞译 董钻校

农 业 出 版 社

植物育种的轮回选择

[苏]H.B.杜尔宾

Л.В.霍狄列娃

Л.Н.卡敏斯卡娅

刘杰龙 张玉霞 译

董 钻 校

农业出版社

Периодический отбор в селекции растений

Н.В.Турбин, Л.В.Хотылева, Л.Н.Каминская

Минск

Издательство «Наука и техника» 1976

植物育种的轮回选择

〔苏〕Н.В.杜尔宾

Л.В.霍狄列娃

Л.Н.卡敏斯卡娅

刘杰龙 张玉霞 译

董钻校

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 天水新华印刷厂印刷

787×1092毫米 32开本 4.25印张 94千字

1980年12月第1版 1980年12月甘肃第1次印刷

印数 1—4,500册

统一书号 16144·2113 定价 0.36元

目 录

序言	(1)
第一章 轮回选择的发展史	(4)
混合选择和个体选择	(4)
轮回选择方法的改进	(11)
第二章 丰产性的轮回选择	(19)
一般配合力的轮回选择	(20)
特殊配合力的轮回选择	(24)
交互轮回选择	(28)
轮回选择方法的比较	(38)
第三章 在品种间杂交基础上的交互轮回选择	(44)
方法的理论根据	(44)
在品种间杂交基础上的交互选育第一轮的效果	(49)
交互选育计划中自交系及其顶交种的变异性	(56)
由第一轮优良自交系杂交的 $A_1 \times A_2$ 和 $B_1 \times B_2$	
杂种的丰产性	(63)
在第一轮自交系基础上获得的双交种的丰产性	(71)
($A_1 \times A_2$) $\times$ ($B_1 \times B_2$) 杂种产量变化	
与栽培条件的关系	(74)
改良交互选择法第二轮的效果	(84)
第四章 简单轮回选择	(94)
产品质量的轮回选择	(95)
抗病性和抗虫性的轮回选择	(99)
结语	(107)
参考文献	(116)

序 言

农产品产量的提高和品质的改进，要求进一步完善依赖于遗传变异某些规律性的育种方法。为此，必须利用现代遗传学所拥有的全部科学情报资料，不仅包括近期所积累的知识，而且也包括过去所获得的所有好的东西。

为了有效地实施育种计划，原始材料的质量是很重要的。育种上可能改良的极限，决定于群体中所具有的优良基因型的频率，提高具有优良基因型植株的比率，将增进育种计划的效果。

本书所讨论的轮回选择法，是创造改良群体的一种方法。这种方法包括从原始群体中根据一定性状选择较好的个体，并在以后使它们重新组合。在所得组合的基础上，创造新的具有丰富基因储备的综合群体。这样的群体，可以作为下一轮育种的原始材料，可以直接用于培育或者作为新的改良自交系的材料，而这些自交系以后可用于杂交，以获得优势很强的杂交种。

必须特别强调，育种的成效决定于经受选择群体的遗传多样性的积累和保持。研究表明，由于采用通常的自交和选择方法的结果，纯合基因位点将迅速固定，最后导致群体的遗传多样性变窄。例如，Russell (1973) 注意到，美国“玉米带”杂种的遗传变异性的丧失，是由于育种中利用的自交系为数不多所引起的，其中一些较好的自交系加入了几乎所有

的区域化杂种。这种遗传多样性丧失的过程是可以通过利用综合品种（群体）而制止的。在综合品种中，比较容易把最有价值的地方品种和引进品种的基因储备结合起来，其中优良基因型的频率大大超过普通的自由授粉品种。

轮回选择法是玉米育种中早就采用的混合选择法发展的合乎逻辑的结果。因此，这种方法提出的各种类型与变型，主要是同玉米。特别是同配合力育种有关。轮回选择仿佛兼有个体选择和混合选择的优点。在广泛地利用配合力变异性的基础上，连续地运用轮回选择，可以使群体基因储备中合乎愿望的基因的集中程度与日俱增，以便为培育自交系提供原始材料。

本书拟分析当前应用的育种计划的主要类型——简单轮回选择、一般配合力的轮回选择、特殊配合力的轮回选择和交互轮回选择。特别有意义的是交互轮回选择，这种方法在多数情况下证明是非常有效的。

在我们的研究中，是在拟定在优良品种间杂交种的基础上创造双交种计划时，利用交互选育的。为此，通过品种间杂交，在预测其配合力的基础上挑选了原始群体，以便保障其基因储备确实有很高的质量。选出了通过杂交可以得到优势最强的品种间杂种的一些品种。为了鉴定来源于作为测验种的母本品种的自交系，用父本品种测验；而对于产生于父本品种的自交系，则用母本品种鉴定。经一轮选择后获得的较好的双交种，超过原始品种间杂种18.0%。我们建议和拟订的改良交互选择法，在第二轮中证明也是有效的。

书中列举了累加和非累加（加性和非加性）基因效应对比的结果。这种效应对于决定在实行交互选择过程中形成的一轮和二轮综合群体的丰产性，起着主要的作用。在选择过

程中得自品种Глория Янецкий的群体的遗传变量累加部分比以品种ВИР1094为基础所创造的群体,所占比率小。

拟订的改良交互轮回选择法,不仅可以有效地应用在玉米上,而且也可以用于其他禾谷类作物,从这些作物中,已选出了杂种优势很强的品种间杂交组合。这种选育计划的产物,不仅有双交种 $(A_1 \times A_2) \times (B_1 \times B_2)$, 也有单交种 $A \times B$, 因为自交系本身的种子生产力相当高。

本书概括了有关轮回选择的理论和实践方面的文献资料,并介绍了作者在品种间杂交基础上提出的交互选育方法的实验验证结果。作者对白俄罗斯科学院遗传学及细胞学研究所杂种优势实验室的同事Л.М.Полонецкая表示感谢,她曾协助进行了旨在阐明上述育种计划中第二轮效果的实验。

作者对原杜库查耶夫中央黑土带农业研究所卡敏草原主任、全苏列宁农业科学院通讯院士、已故农业科学博士И.А.Скачков,对在研究所的土地上组织并进行试验所给予的帮助特别表示谢忱。

第一章 轮回选择的发展史

混合选择和个体选择

目前在许多作物育种上被广泛采用的轮回选择法是从玉米育种上开始发展起来的，是混合选择法的合乎逻辑的结果。混合选择法是异花授粉作物最古老的育种方法的最简单的形式。为了播种无疑要挑选较好的玉米果穗，这种方法不仅用来改良玉米，而且也用以改良饲料、蔬菜和其他作物。大约在很多世纪内，混合选择对异花授粉作物的效果，比晚期采用的所有育种方法大得多。

现代栽培在所有玉米栽培区内现有的多种多样的马齿型和硬粒型变种和品种都是长期混合选择的结果。Allard (1960) 援引过成功选育的例子诸如Reid Yellow Dent、Krug Yellow Dent等品种，已经很好地适应了美国的“玉米带”。以后，这些品种和其他品种成为培育玉米高产杂种的优良原始材料。从品种Reid Yellow Dent中，曾分离出自交系WF9，这个自交系参与组成过许多强优势的杂交种。

混合选择法最简单的形式是根据表现型选择所希望的植株，其种子后来混合播种以构成下一世代。采用这种方法对后代不进行鉴定，每一世代只选择母本植株，对授粉不加控制，即入选的较好植株，既有好的也有坏的植株之花粉参与了授粉。按Lonnquist (1961) 的意见，混合选择是对群

体改良问题最简单和最合理的处理方法。这种方法的优点在于,每年在每一世代中进行选择。一般认为,这种育种方式,只是对于有很高遗传力的性状(如子粒颜色,果穗大小,含油量等)才是有效的。Allard (1960) 认为,这种选择对于提高已适应的玉米品种的产量,效果很小。原因有三:(1) 不可能根据表现型选择较好的基因型;(2) 授粉不受控制;(3) 选择的可能性有限,导致群体变窄。Lonnquist (1961) 认为,关于这种方法对改进产量无效的那种普遍的印象,部分地是由于田间试验方法不当造成的。Hull (1945) 阐述过这样的意见,美国“玉米带”很多世纪以来的玉米品种选育,使累加遗传变量受到限制,这是混合选择和个体选择在提高产量上不成功的基本原因所在。

然而,最近的玉米品种(群体)遗传学研究,揭示了产量方面累加变量的数值极大(Robinson 等, 1955—1969; Lindsey等, 1961; Hallauer, Sears, 1969; Hallauer, Wright, 1967)。

这种情况在进行有效的育种时是极其重要的。此外,如果提高分离预期基因型的精确性,可以提高混合选择的效果。

在这方面,最为可行的方法是按后代分离优良植株,或者说个体选择。如果试验设若干重复,尤其是(若种子数量允许)在不同年份和不同地点进行试验,则更能增加研究的精确性。这个方法的基本原则是由Луи Вильморен在法国和Лохов在德国提出来的。Луи Вильморен得出结论,为了成功地进行甜菜育种,必须研究每个单株的后代。他还提出的“隔离原则”,这一原则后来被Jorgenson称为“个体后代鉴定法”。

Вильморен的方法主要包括以下几点：用研究单个甜菜块根的方法，对按选育性状入选的材料进行分类。将最有价值的块根系谱挑选出来并隔离栽培。单独收获每个块根的种子，然后研究各个祖亲的后代并在此基础上淘汰一批，另一批列入下一步工作。这种方法的要点是根据后代鉴定祖亲。几乎所有现代的育种计划，都包括个体选择的因素。

到1860年，由于Луи Вильморен研究的结果，后代鉴定法得到了广泛传播。这个方法在提高甜菜含糖量方面的作用，可由А.С.Серебровский援引的德国资料（1969年遗著）看出。

年 份	甜菜含糖量(%)	年 份	甜菜含糖量(%)
1838	8.8	1888	13.7
1848	9.8	1898	15.2
1858	10.1	1908	18.1
1868	10.1	1918	19.2
1878	11.7		

1888年，甜菜的含糖百分率几乎达到14%，而到1918年，这个数字增长到19.2%。现代糖甜菜品种，大致也保持这一含糖量水平。这种改良也可能同耕作栽培的改进、榨糖工艺流程的改革有关；然而，遗传学研究起了不小的作用。

对于提高育种效率，Johanson的工作具有很大的意义。他实验证明，只有在遗传异质性的群体中进行选择，才可能成功；如果从群体中把纯系分离出来，再在这种纯系中选择，其效果等于零。Johanson 最先引入“表现型”和“基因型”

的概念。他认为，群体中的变异性，既依赖于外界条件的影响，又同遗传因素有关；但在纯系中，变化只决定于环境。后来被很多遗传学教科书所引用的Johanson的经典研究给选择理论的发展以新的推动。

十九世纪末，美国依利诺斯农业试验站将个体选择法引入玉米育种。这个方法，曾被称为个体果穗后代鉴定法（穗行法）。一个果穗的后代播成一行（20—40株），设不同数目的重复。下一年播种那些表现较好的植株的后代，并重复上述选择程序。

然而在某些研究中利用这种方法提高玉米产量效果很小（Lonnquist, 1961）。我们已经介绍过Allard（1960）、Lonnquist（1967）有关这种不成功原因的结论。

1896年，在同一个依利诺斯试验站，开始了用个体选择法改良玉米子粒的化学成分的试验。选择目的在于创造蛋白质与脂肪含量高和含量低的品系。表1根据这些性状长期选育的结果。

从开始到第二十八代用个体选育法进行选择，从第二十九代起用混合选择法选择。在长期选育过程中，蛋白质和脂肪含量向增加的方向或向减少的方向的变动是显著的。

在依利诺斯试验站关于对子粒品质选择效果的最初结果发表后，在玉米其他性状的选育中，也开始广泛采用这种方法。

Paterniani（1967）为改良玉米品种 Палистра Дэнт的产量，利用了改良穗行法。该品种是通过统一收集农场主的地方品系育成的。由于进行了三个轮回的选择，结果每一轮增产13.6%（图1）。

目前，在很多农作物的改良中，混合选择法和个体选择

表1 50年连续选择对玉米子粒中脂肪
和蛋白质含量百分率的影响

(Грушка, 1962年)

年 份	代 数	被选择品系的 脂肪含量		被选择品系的蛋白质含量	
		高含量	低含量	高 含 量	低 含 量
1896	0	4.70	4.70	10.92	10.92
1901	5	6.24	3.45	13.78	9.63
1906	10	7.38	2.67	14.26	8.65
1911	15	7.52	2.06	13.79	7.90
1916	20	8.51	2.07	15.66	8.68
1921	25	9.94	1.71	16.66	9.14
1926	30	10.21	1.44	18.16	6.50
1931	35	11.80	1.23	20.14	7.12
1936	40	10.15	1.24	22.92	7.90
1941	45	13.73	1.02	17.76	5.79
1949	50	15.36	1.01	19.45	4.91

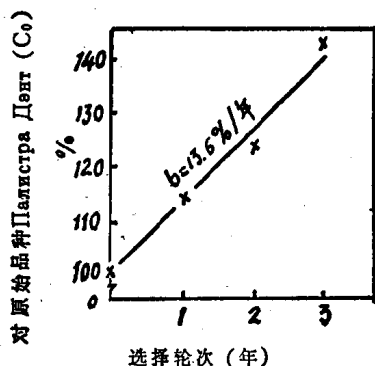


图1 按改良单穗后代选择法经三轮
选择后品种Палистра ДЭНТ的子
粒产量 (Paterniani, 1967)

法广泛地为育种家们所采用。为了提高向日葵的含油量，苏联学者B.C. Пустовойт提出了一种独特的混合选择法，这个方法将在第四章中较详细地叙述。

改良混合选育法，在产量育种时可大大减小环境条件的影响，在很多研究中被提到过(Gardner,

1961; Lonnquist, 1964)。应用这种改良方法, Gardner (1961) 得以使品种 Hays Golden 在四次轮回选择期间大增产(每轮增产3.93%)。后来, Gardner (1972) 报道了由得自改良群体(经12轮选择后)的自交系和得自品种“Hays Golden”原始群体的自交系参与的测交种的产量比较结果(表2)。在两组试验中, 改良系×测验种超过原始系×测验种达11.4%和10.9%。

表2 由得自原始品种Hays Golden的系同得自两个改良群体的系参与的测交种的产量比较(占原始群体诸系的测交种的百分率)

(Gardner, 1972)

系的来源	测 验 种 (%)	
	Oh43	N7A×N7B
Hays Golden原始群体	100	100
改良群体 A	111.4	110.9
改良群体 B	110.6	107.7

注: A——对产量的混合选育;

B——对单株果穗数的混合选育。

据 Hallauer, Sears (1969) 试验, 增产不多: 在一个群体中每轮回增产1.56% (进行6轮选择后); 在另一个群体中每轮回增产1.44% (进行5轮选择后)。然而, 尽管作者在两个自由授粉的玉米群体中未得到显著的产量改进, 他们仍认为该方法是有前途的。按他们的意见, 选择效果不大可解释为: 在供试品种中, 虽说累加性变量对总的遗传变量的比例颇大, 可是在这些群体中, 总的遗传变量本身却小于获得改良的那些品种 (Gardner, 1961; Johnson, 1963; Lonnquist, 1966, 1967; Lonnquist 等, 1966)。

其他研究发现, 不论异花受精植物群体或自花受精植物群体对混合选择都有相当强的反应 (Benneff, 1959; Frew, 1967; Gardner, 1961; Matzinger, Wemsman, 1968; Hallauer, Sears, 1972; Troyer, Brown, 1972; Wann, Hills, 1975; Derera, Bhatt, 1973; Thomas, Prior, Grafius, 1974; Osuna, 1974; Zuber等, 1971; Pfhler, 1974)。

日本研究者 Shinya (1972) 提出了自花受精植物混合选择的有趣计划, 这个计划规定自花受精植物的两个亲本类型进行杂交。从该杂交得到的杂种后代, 繁殖若干代而不加选择。估计在杂交时形成的优良基因重组, 在若干世代自交过程中, 应该趋于纯合状态。作者用电子计算机计算过群体大小对选择效果的影响, 得出结论, 要想以相当高的机率, 分离出所期望的纯合基因型, 育种家所掌握的群体规模 (特别是 F_2 、 F_3) 是太小了 (Shinya, 1972)。

Frew (1967) 提出了一种看法, 暂时还没有足够的实验资料使人相信, 混合选育对异花授粉植物较之自花授粉植物更有效。

Allard, Hansche (1964) 认为, 如果能从群体中很精确地选出有价值的基因型, 混合选择将是有效的。自花授粉作物的天然异花受精, 对于增加有益的遗传变异是一个过于缓慢过程。于是, Jensen (1970) 建议, 为了使自花授粉植物群体增加有益的遗传变异可以采用各轮回被选植株的成双轮配杂交制度。

采用这种制度, 可以增加遗传变异性, 积累有益的基因 (这种基因在天然群体中出现频率很低), 同时, 破坏基因的不良连锁组合。

Redden, Jensen (1974) 最先试图在天然自交植物(春大麦、春小麦)上, 比较杂交制度(异交和自交)对混合选择反应的影响。在两种群体中对分蘖数这个性状(具有10—25%的低遗传力的性状)进行了两轮选择: (1) 在被选植物中, 通过偶然杂交得到的杂种群体; (2) 通过自交获得的群体。

必须指出, 天然自交植物的两种群体, 对选择的反应是不同的。大麦对选择的反应, 在一个试验区异交条件下为17.1%, 自交条件下为8.7%; 在第二个试验区, 相应地为13.9%和10.3%。小麦异花授粉时选择效果是22.6%; 自交时是18.5% (只在一个试验中进行计算)。由此可见, 对于杂交群体, 对选择的反应大大超过自交群体。虽然在已形成的杂交群体和通过自交得到的群体中, 只进行过两轮选择, 但作者认为, 异交结合选择, 可能是改良天然自交植物的有前途的方法, 特别是在遗传变量的累加部分有重大意义时更是如此。

这种方法, 在禾谷类作物利用雄性不育性(化学的和遗传性的)时可能有特别的价值。正如某些研究者(Suneson, Wiebe, 1962; Jensen, 1970)所强调的, 后一种情况对于创造和保持自交植物的随机交配群体是十分重要的。

轮回选择方法的改进

随着玉米杂种优势现象的利用和这种现象的理论基础趋于完善, 育种方法也开始改进。品种间杂种被自交系间杂种所代替, 后者产量超过品种间杂种25—30%。高产的自交系间杂种的培育, 同获得自交系和自交系配合力鉴定有关,

即需要利用自交和按配合力及其他性状进行选择的方法。

美国“玉米带”得到的第一批自交系，是从对栽培条件已经适应的自由授粉品种中分离出来的。曾经得到并试验过千百个自交系，然而其中只有为数不多的几个诸如WF9、Hy、38-11、L317、L289、1205、C₆和420用于杂交以获得高产杂种（Russell, 1973）。因此，后来该育种计划的效果，曾被认定是不能令人满意的。例如，根据Kisselbach（1951）的资料，在美国曾经试验过十万个以上的玉米自交系，其中按配合力只选出大约60个，被用于做商品性杂种的亲本类型，换句话说，获得好的自交系的可能性接近于1:2000。这个试验结果的理论分析表明，被选育自交系按配合力获得优良基因型的可能性之上限，是由它原来植株的基因型决定的。

由于纯合度增长，系内的变异性较快耗尽的结果，以后的自交和选择已不能根本改变自交系的配合力。由此得出结论，从作为自交系起始亲本的群体中分离优良基因型的机会，决定于这些基因型在原始材料中的比例，而这个比例又受所期望基因的频率的制约。这里所说的，主要是指有优良适应性的基因：原始材料中，这种基因的频率愈高，从中分离出较好的基因型的机率就愈大。

由于选育自交系中的变异性迅速消耗，从姊妹系杂交中可以出现某些好处，有可能获得某些新的重组，但这些可能性受原始植株基因储备质量的限制。就依靠重组增加变异性程度而言，利用从不同基因储备中分离出来的自交系可能得到较好的结果。在优良的单交或双交杂种中培育所谓二环系收到了效果，在这些杂种的基因储备中结合着被选亲本系的合乎愿望的基因。这种在系间杂种中培育二环系的方法，被

取名为“系谱法”。看来它较之从自由授粉品种中分离选育自交系有效得多。但“系谱法”只有在具备很高产的系间杂种的情况下采用，这些杂种对一定地区的土壤—气候条件有足够的适应性。这些杂种，特别是它们的亲本系在起源上的差异及保证二环系有足够的歧异的可能性都是重要的。

进一步提高自交系配合力育种计划的有效性是利用再一次的重组，该重组是由被选基因型杂交获得的，目的是进一步增加原始材料中有利基因的集中程。这个任务，可以通过制订交替采用以下措施的育种计划来完成。

- 1) 从杂合材料中隔离一些按有益的经济性状挑选的基因型，并通过自交繁殖其固有的基因储备（确切些说，是发展这一基因储备中有益基因的频率）。

- 2) 在同相应的测验种杂交试验的基础上，根据配合力鉴定被分离的基因型，并从中选择较好者。

- 3) 将选中的基因型（自交系）组成尽可能多的组合进行杂交，或使之自由授粉，以获得新的综合群体。这一群体应具有较高的有益基因浓度，即具有很高的优良基因型（重组）比率。

- 4) 从综合群体中再次隔离个别的基因型。

- 5) 用自交法隔离繁殖从综合群体中分离出的基因型，并测验其配合力。

- 6) 根据测试的结果，选择配合力较好的基因型（二环系），并用它们杂交而获得新的综合群体，这种群体中有益基因更加富集，并有条件地被称为二轮综合群体，这种群体又可能被用来培育三环系。

这种选育方法，或者最好说这种选育计划，被称为“recurrent selection”，其含意被转译成“периодичес-