

# 江蘇農學院

## 譯文集

(四)

作物輪回選擇

# 目 录

|                                                                            |               |
|----------------------------------------------------------------------------|---------------|
| 作物群体改良.....                                                                | 秦泰辰 编译 (1)    |
| 玉米品种全姊妹内和半姊妹间家系的杂种优势<br>(J'ose Luis de Le'on等) .....                       | 秦泰辰译 (8)      |
| 全姊妹交互选择(A.R.Hallauer等) .....                                               | 宫玉麟 姜长鉴译 (13) |
| 玉米轮回选择三种方法的比较(E.S.Horner等) .....                                           | 秦泰辰译 (14)     |
| 模拟群体的交互轮回选择及其变型(C.E.Cress) .....                                           | 姜长鉴译 (21)     |
| 在两个玉米综合品种中分离出的Opaque-2和Sugary-2 Opaque-2<br>田间出苗的比较(P.J.Loeseh Jr.等) ..... | 秦泰辰译 (24)     |
| 对两个自由授粉玉米栽培品种轮回选择的特殊配合力的评价<br>(R.N.Walejko等) .....                         | 龚 荐译 (30)     |
| 在一个自由授粉玉米品种中进行配合力两轮轮回选择的效应<br>(D.P.Mcguill等) .....                         | 黄志仁译 (37)     |
| 玉米单交组合F <sub>2</sub> 产量的轮回选择(C.F.Geter) .....                              | 黄志仁译 (44)     |
| 轮回选择对玉米茎秆不同结构的组份抗压强度的效应<br>(M.S.Zuber等) .....                              | 秦泰辰译 (48)     |
| 玉米耐塞性的轮回选择(J.J.Mock等) .....                                                | 黄志仁译 (56)     |
| 轮回选择对五个玉米群体植株籽粒产量和果穗特性的影响<br>(Theodore M.Crosbie等) .....                   | 秦泰辰译 (60)     |
| 在不完全适应的玉米群体中适应性混合选择的进展<br>(W.A.Compton等) .....                             | 叶信璋译 (66)     |
| 玉米改良穗行选择的十轮进展(W.A.Compton等) .....                                          | 龚 荐译 (70)     |
| 玉米混合选择的反映以及选择后群体的稳定性(J.H.Mareck等)<br>.....                                 | 秦泰辰译 (74)     |
| 玉米对欧洲玉米螟抗性的轮回选择(L.H.Penny等) .....                                          | 姜长鉴译 (79)     |
| 玉米穗虫抗性的轮回选择(S.W.Widstrom等) .....                                           | 宫玉麟 姜长鉴译 (81) |
| 大豆的轮回选择——I种子产量(W.J.Kenworthy等)<br>.....                                    | 秦泰辰译 (85)     |

|                                                |            |
|------------------------------------------------|------------|
| 大豆的轮回选择——Ⅱ增加种子蛋白质含量的选择(C. A. Brim等)            | 秦泰辰译 (90)  |
| 大豆的轮回选择——Ⅲ增加种子含油量百分率的选择<br>(J. W. Burton等)     | 秦泰辰译 (97)  |
| 细胞核雄性不育性在大豆轮回选择程序中的应用 (C. A. Brim等)            | 秦泰辰译 (103) |
| 轮回种子照射对陆地棉的遗传变异和重组的效应<br>(N. A. Fotiadis等)     | 莫惠栋译 (105) |
| 轮回选择和相互轮回选择在甜菜中的应用 (R. J. Hecker等)             | 秦泰辰译 (112) |
| 用赤霉酸诱发雄性不育性在向日葵育种中应用全姊妹轮回选择<br>(J. F. Miller等) | 秦泰辰译 (118) |
| 向日葵群体育种 (G. Harinarayana等)                     | 秦泰辰译 (121) |
| 小麦的群体改良 (S. L. Dwivedi等)                       | 秦泰辰译 (124) |
| 四种轮回选择程序对两个苜蓿群体的影响 (R. R. Hill等)               | 龚荐译 (127)  |
| 在草木樨中作为一般配合力的轮回选择的进一步发展 (I. J. Johnson)        | 龚荐译 (131)  |

## 文 摘

在BSSS和BSCB<sub>1</sub>玉米群体中进行相互轮回选择以及在BSSS群体中进行半姊妹选择 (132) 在两个玉米群体中对高和低的光合作用进行表型选择 (133) 在玉米两个群体中对产量特殊配合力的轮回选择 (133) 在肯尼亚两个玉米杂交种经过三轮相互轮回选择对氮素和植物群体的反应 (134) 混合选择对玉米穗长的分化 (134) 应用改良的双列杂交分析法对玉米籽粒产量轮回选择的评价 (134) 在大豆中轮回选择抗缺铁性失绿病 (135) 在栽培棉花中对皮棉百分率的轮回选择 (135) 在高粱群体中进行轮回选择 (136) 高粱的轮回选择 (136) 轮回选择应用于小米转变了种子重量的基因频率 (137) 表型轮回选择能使细叶烟草增加叶重和降低烟碱的含量 (137)

# 作物群体改良

秦泰辰 编译

## 群体改良的意义

多基因性状的遗传变异是作物育种工作取得成就的基础，也是育种群体应具备的主要条件。但是育种工作者选择的性状是属表型，表型能准确地反应基因型，可用一个直线函数表示：

$$P = u + g + e^*$$

这就是讲表型是由综合均数、遗传效应和环境作用的总和。Simmonds (1973) 曾指出基因型——环境——表型呈现出一个复杂的三角关系。基因型与环境的互作将影响到对基因型的精确性。那么，上式若包括基因型与环境的互作，应改写为：

$$P = u + g + e + ge$$

即指表型是一个综合均数、遗传效应、环境作用以及遗传和环境相互作用影响的直线总和。Cockerham (1950) 指出，在群体中基因型和全部表型的均数对一个特殊基因型的效应，表现在全部表型均数中的差异。所以，基因型的效应是关系到其他的基因型。采用适当的试验程序，一个群体总的变异表示为：

$$Vp = Vg + Ve + Vge$$

由这个公式看出，在育种的基本群体中要保持多样的变异，使种质丰富、多变。同时，为了选择符合育种需求的优良基因型，采用周期性的系统选择，以增强入选率的机会。因此，采用轮回选择的程序，为广大育种工作者采用。

轮回选择的概念，最早是由Hays (1919) 等提出的<sup>[1]</sup>，并在玉米育种工作中应用。Jenkins (1940) 早期报道玉米自交系一般配合力的试验结果<sup>[2]</sup>，以了解加性遗传的效应。1945年Hull<sup>[3]</sup>叙述了玉米自交系特殊配合力的轮回选择方案。目的是了解非加性的遗传效应。继之，Comstock等<sup>[4]</sup>在1949年又提出相互轮回选择的程序，以两个基本群体为基础进行相互轮回选择。这样把加性和非加性的遗传效应都包括在内了。1970年Hallauer等<sup>[5]</sup>以双穗玉米群体为材料，采用相互全姊妹轮回选择的程序，同时改变两个群体。1977年Pateriniani等<sup>[16]</sup>又提出改良的相互轮回选择。

轮回选择概念的提出，至今已有六十年的历史。但把轮回选择作为一种有效的育种手段，还是近10多年才引起关注。不仅在玉米育种工作中进行了大量的群体改良工作，且已扩大到授粉类型不同的作物中。异花授粉作物甜菜<sup>[6]</sup>，采用了相互轮回选择的程序，在向日葵<sup>[7]</sup>，用赤霉酸诱发雄性不育，采用全姊妹轮回选择。在自花授粉作物中，利用雄性不育性，采用轮回选择对群体的改良的作物有小麦<sup>[8]</sup>、大豆<sup>[9, 10, 11]</sup>、小米<sup>[12]</sup>、苜蓿<sup>[13]</sup>

\*  $P$ 代表表型， $u$ 代表综合均数， $g$ 代表遗传效应， $e$ 代表环境作用。

等。常异花授粉作物棉花<sup>[14]</sup>、高粱<sup>[15]</sup>也相继采用轮回选择的方法。可以予示,随着对轮回选择方法的研究,对各类作物群体的改良将取得显著的效果,把作物育种工作推向一个新的领域。

## 群体改良的方法与原理

轮回选择是作物群体改良工作中的一个重要环节。也是一种新的育种程序。轮回选择包括三个阶段:①产生后代系;②在设置重复的小区内试验,以评价这些后代系;③选出最优后代系进行杂交,重组下一轮群体,以便循环选择(图1)<sup>[16]</sup>。这种周而复始的选择方法,是一种理想的育种方案。

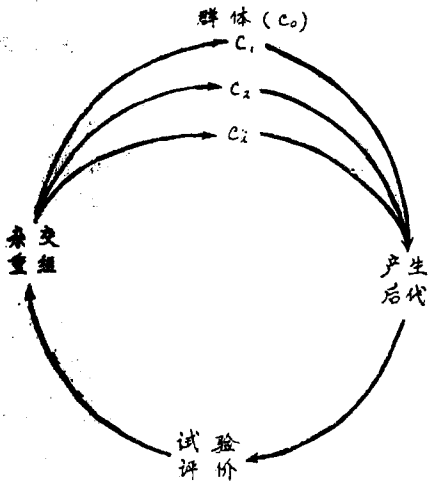


图1 循环上升式选择包括三个阶段的改进育种群体

### 一、群体改良的方法

群体改良目前主要采用轮回选择法。按群体内和群体间的类别,可以概括为11种(表1)<sup>[16]</sup>。现以较常用的几种方法介绍如下。

#### 1. 半姊妹轮回选择

第一代: 自交和测交。组合基本群体作父本,选择百余植株至数百株自交,同时以单株自交的花粉与测验种组对应应的百余个至数百个测交种。第二代,测交种比较。将测交种(已得对应自交株的测交种),经过综合鉴定(包括异地鉴定),当选10%最优组合。并保存与测交种对应的自交穗。第三代: 组配杂交种。把当选10%左右的自交株,种成穗行,按  $\frac{n(n-1)}{2}$  公式,配成单交种或用等量种子在隔离区内繁育合成改良群体( $XC_1$ )。即完成第一轮的

表1 群体内和群体间的轮回选择方法的类别

| I 群体内的轮回选择                |                                |
|---------------------------|--------------------------------|
| 1、表型或混合选择                 | (Gardner, 1961)                |
| 2、改良的穗行选择                 | (Lonnquist, 1964)              |
| 3、半姊妹选择(一般配合力的选择)         | (Jenkins, 1940)                |
| 4、半姊妹选择(特殊配合力的选择)         | (Hull, 1945)                   |
| 5、全姊妹选择                   | (Hull, 1945)                   |
| 6、自交系选择( $S_1$ 、 $S_2$ 等) | (Hull, 1945)                   |
| II 群体间的轮回选择               |                                |
| 7、相互轮回选择                  | (Comstock 等, 1949)             |
| 8、用自交系作测验种的相互轮回选择         | (Russell 和 Eberhart, 1975)     |
| 9、改良的相互轮回选择 I             | (Paterniani 和 Vencovsky, 1977) |
| 10、改良的相互轮回选择 II           | (Paterniani 和 Vencovsky, 1977) |
| 11、相互的全姊妹选择               | (Hallauer 和 Eberhart, 1970)    |

选择（图2），以后还可进行多轮。在每轮中对当选的自交系可择优继续自交、育成新系。

半姊妹轮回选择法，选用的测验种（杂交种或综合品种）是杂合的群体，可以显示出加性遗传的效应，故在轮回过程仅能反应自交系的一般配合力。若选用的测验种为纯合的自交系，则能表现基因作用主要是超显性效应，则可反应自交系的特殊配合力。即有可能直接选出优良的单交种。

## 2. 全姊妹轮回选择

第一代：成对杂交。在基本群体中，择株成对杂交百余组合（ $S_0 \times S_0$ ）。第二代：杂交种比较。将杂交种（每组合种植一半种子）经过综合鉴定，当选10%左右最优组合，同时贮存剩余 $S_0 \times S_0$ 的组合。第三代：合成改良群体。把当选10%左右的组合的贮存种子，按组合等量播于隔离区内，合成第一轮改良群体（ $MC_1$ ）。参见图3。在各轮合成的改良群体中，都可选择优株自交，育成新的自交系。

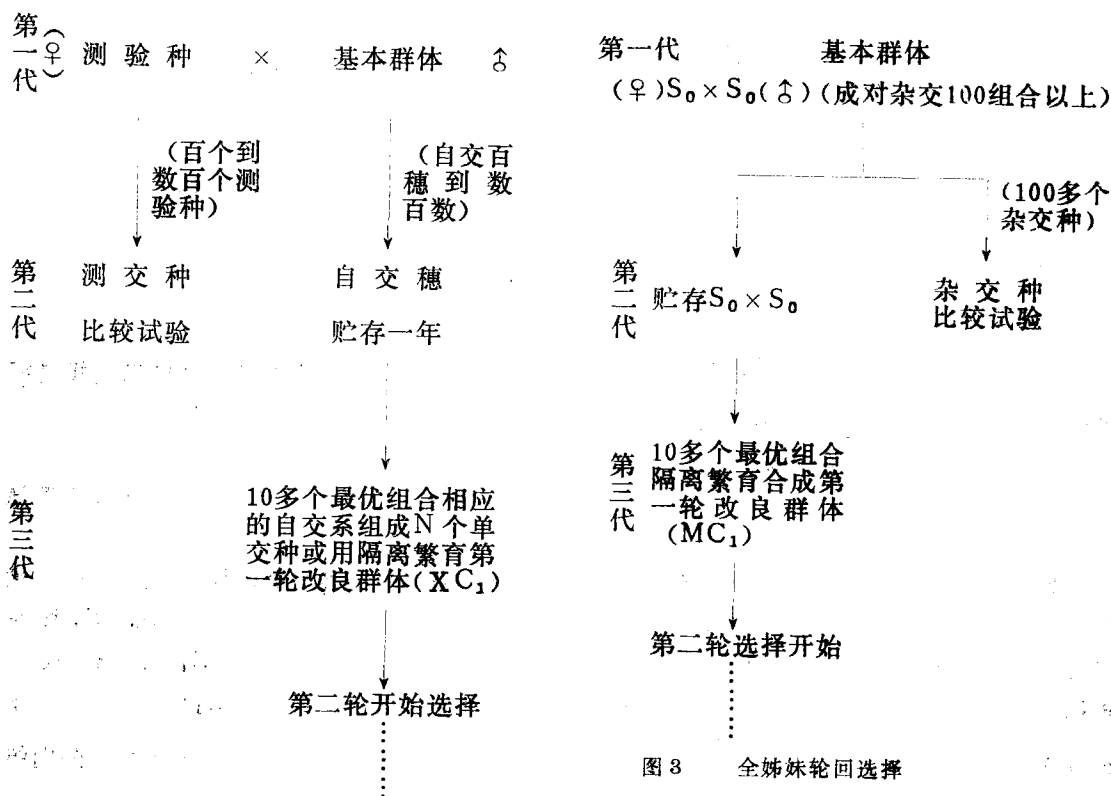


图2 半姊妹轮回选择的方法

## 3. 相互轮回选择（半姊妹）

第一代：相互杂交并自交。用A、B两个群体（综合品种或品种）互为父、母本。就B群体而言，选择优株3—5棵作母本与A群体 $A_1$ 、 $A_2$ …… $A_n$ 的优株杂交，得百余杂交种， $A_1$ 、 $A_2$ …… $A_n$ 同时自交，得百余自交穗。与此同时，以A群体为母本得百余杂交种和B群体的百余自交穗。第二代：杂交种比较。由A、B两群体组成的两群杂交种，分别经过综合鉴定（包括异地鉴定），各当选10%左右最优组合，同时贮存A、B两群的自交穗。第三代：合成改良群体。用当选10%左右最优组合相应的自交穗，按 $\frac{n(n-1)}{2}$ 公式配成单交种或

用等量种子在隔离区内繁育，分别合成两个改良群体（ $AC_1$ 和 $BC_1$ ），以后开始第二轮选择（图4）。同时可在合成的两个群体中分别选株自交，选育自交系。

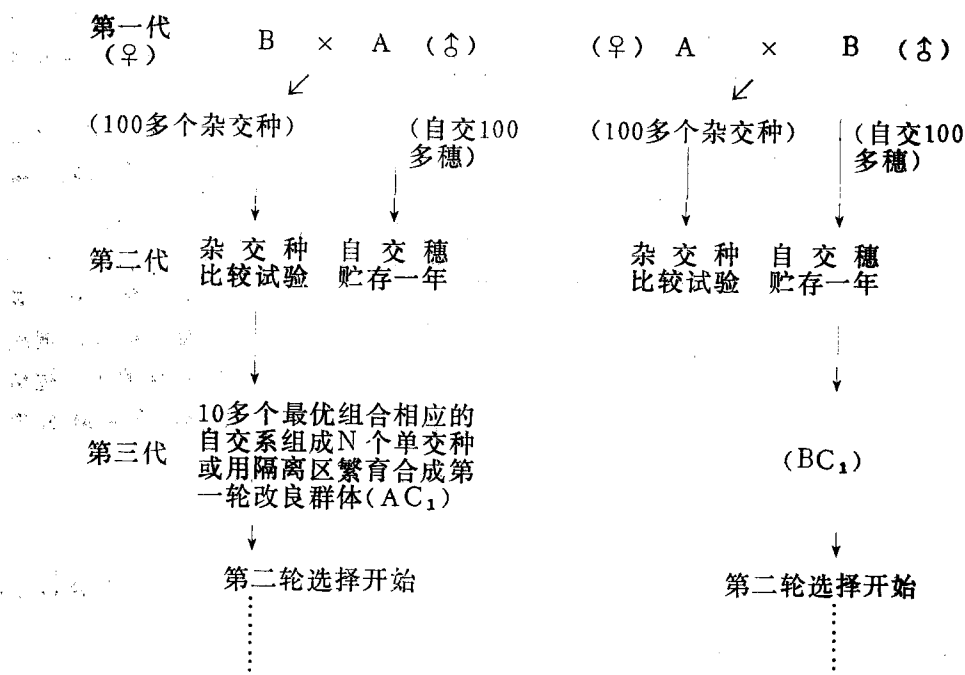


图4 相互轮回选择（半姊妹）

这个方法可以改良两个群体，并在改良群体的同时，选育优良自交系，在轮回选择过程中所选自交系能够反应该系的一般配合力和特殊配合力。

#### 4. 相互轮回选择（全姊妹）

哈勒尔(Hallauer, A.R) (1972)提出这种轮回选择的程序。要求所用的群体属双果穗类型。方法简述如下：

第一代：选株自交和杂交。用群体A某优株一穗自交，另一穗与群体B优株杂交（该优株另一穗同时自交）配成全姊妹系的 $S_0 \times S_0$ 百余组合。第二代：杂交种比较。 $S_0 \times S_0$ 杂交组合经过综合鉴定，选优组合10%左右，同时贮存A、B两群体的自交穗（ $S_1$ ）。第三代：组配单交种和综合品种。按当选10%最优单交组合相应的自交穗（贮存的 $S_1$ 种子），一半配成 $A \times B$ 的单交种，按 $\frac{n(n-1)}{2}$ 公式配成单交种或用等量种子在隔离区内繁育，分别组成第一轮群体A和B（ $C_1$ ）。如此进行第二轮、第三轮……的选择（图5）。

全姊妹相互轮回选择法的优点是：第一，同时改良两个群体；第二，可在改良群体的任何阶段，选出优良自交系配制单交种。

#### 5. 综合群体轮回选择

第一代：选择优良单株。在基本群体中，按育种工作要求，目测选择优良单株数百个。第二代：评选穗行。把选得的数百穗，分在三个地点种植。一地设隔离区，母本约种400穗行，并在这400个穗上剥下数十粒种子混合作为父本。父、母本行比可用1:2或2:4。另外再设两个异地鉴定点，不需隔离，仅播400穗行，进行目测评选。最后综合三地穗行的表现，在隔离田块中决选20%的高产、性状良好的穗行。每行选择5株，则又可得400穗。第

三代：合成下代穗行。用上代当选的400个穗作为第二轮的材料。如此轮回数次可以合成综合群体，经产量鉴定以后，可直接投入生产。同时，在轮回选择的过程中，也可以选株自交，培育新的自交系。这种选择方式仍属半姊妹轮回选择，也是一种改良的穗行选择法。

## 二、群体改良的原理

群体改良以优良种质为对象，采用轮回选择的方法，依照育种目标，经过选择自交（或杂交）、测交鉴定，再选优系互交等步骤合成改良群体。照此程序轮回若干次，打破基因连锁和增加基因重组的机会，以提高选择效果。由此看来，轮回选择可以避免混合选择所带来不利基因的干扰；也可以克服近亲繁殖促使基因迅速纯合，限制基因分离和重组，造成遗传基础贫乏的缺点。

数量遗传学是群体改良的依据，数量性状遗传的特点，一为数量性状受多基因控制，二为数量性状易受环境影响，即环境对数量性状有遮盖作用。作物产量是受多基因控制的，欲从多基因控制的产量性状中，挑选出纯合优良的个体，其概率很低。那就应该以提高群体内优良基因频率的方法，来增加选出优良基因型个体的频率。采用轮回选择，可以增加群体内优良基因频率。克服环境对数量性状的遮盖作用。一般多设重复、多设试验点，把环境的影响降低到最低限度，以利把优良基因型个体挑选出来。

这里，以两对等位基因所组成的9种基因型为例，用4种模式说明群体改良的效用。

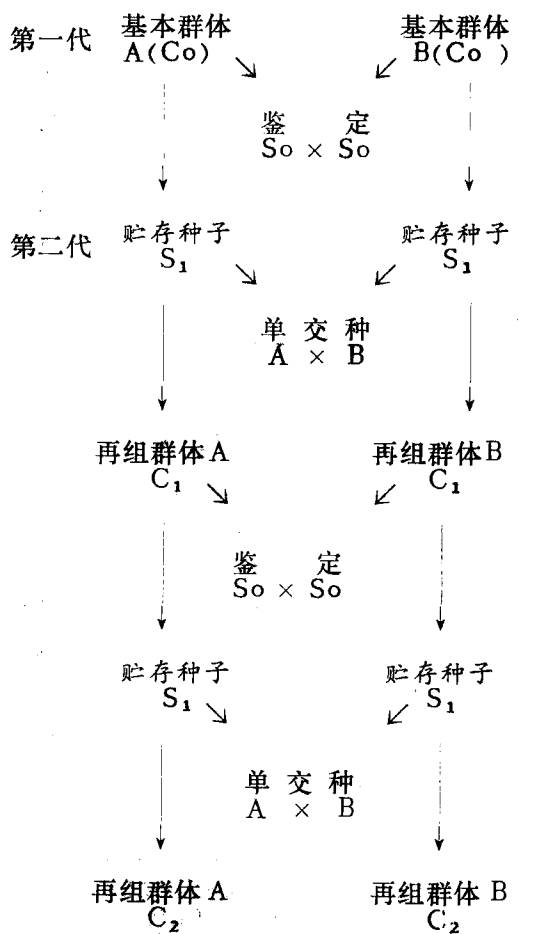


图5 相互轮回选择（全姊妹）Co未经选择的基本群体 C<sub>1</sub>第一轮群体 C<sub>2</sub>第二轮群体

第一，加性效应 指基因累加效用对杂种优势起着主要作用。图6所列的数字表示每一个基因位点上，某一等位基因被另一等位基因取代时，在某种性状尺度上产生的数值效应。以产量来讲，假设每增加一个A基因能增加产量2斤，而增加一个B基因只能增产1斤，双稳性基因型的基础产量为1斤。在加性基因效应主宰下，不存在显性。同时，一个位点的替代效应也不受另一位点的影响，所以又不存在上位性。按加性基因效应来计算，纯合体AABB产量可达7斤，余类推。图6中的右边及底线下所列数字是三种基因型的平均值。

第二，显性效应 在完全显性不具有上位性的情况下，同一位点上的显性基因掩盖着相应的隐性基因，在每一位点上杂合基因型的数值等于最优的纯显性基因型。在纯隐性aa基因型中，A代替了a时产生的效应不同于在Aa基因型中的作用（图7）。

第三，互补（上位性的一种）效应 指非等位基因间发生互补效应，即A和B基因同时存在时才起作用（图8）。

第四, 复杂效应 指A位点三种基因型与BB、Bb和bb互相作用时, 分别产生全显性, 超显性和全隐性的效应; 而B位点三种基因型与AA、Aa和aa互相作用时, 分别显示下显性, 部分显性及无显性的效应(图9)。

|      |      |      |      |
|------|------|------|------|
| AABB | AABb | AAbb | AA-- |
| 7    | 6    | 5    | 6    |
| AaBB | AaBb | Aabb | Aa-- |
| 5    | 4    | 3    | 4    |
| aaBB | aaBb | aabb | aa-- |
| 3    | 2    | 1    | 2    |
| --BB | --Bb | --bb |      |
| 5    | 4    | 3    |      |

图6 两对等位基因的遗传效应(模式I, 加性)

|                |                |      |                |
|----------------|----------------|------|----------------|
| AABB           | AABb           | AAbb | AA--           |
| 3              | 3              | 1    | $2\frac{1}{3}$ |
| AaBB           | AaBb           | Aabb | Aa--           |
| 3              | 3              | 1    | $2\frac{1}{3}$ |
| aaBB           | aaBb           | aabb | aa--           |
| 1              | 1              | 1    | 1              |
| --BB           | --Bb           | --bb |                |
| $2\frac{1}{3}$ | $2\frac{1}{3}$ | 1    |                |

图8 两对等位基因的遗传效应  
(模式III, 互补)

|                |                |                |                |
|----------------|----------------|----------------|----------------|
| AABB           | AABb           | AAbb           | AA--           |
| 4              | 4              | 2              | $3\frac{1}{3}$ |
| AaBB           | AaBb           | Aabb           | Aa--           |
| 4              | 4              | 2              | $3\frac{1}{3}$ |
| aaBB           | aaBb           | aabb           | aa--           |
| 3              | 3              | 1              | $2\frac{1}{3}$ |
| --BB           | --Bb           | --bb           |                |
| $3\frac{2}{3}$ | $3\frac{2}{3}$ | $1\frac{2}{3}$ |                |

图7 两对等位基因的遗传效应(模式II, 显性)

|                |                |                |                |
|----------------|----------------|----------------|----------------|
| AABB           | AABb           | AAbb           | AA--           |
| 4              | 2              | 3              | 3              |
| AaBB           | AaBb           | Aabb           | Aa--           |
| 4              | 3              | 1              | $2\frac{2}{3}$ |
| aaBB           | aaBb           | aabb           | aa--           |
| 3              | 2              | 1              | 2              |
| --BB           | --Bb           | --bb           |                |
| $3\frac{2}{3}$ | $2\frac{1}{3}$ | $1\frac{2}{3}$ |                |

图9 两对等位基因的遗传效应  
(模式IV 复杂效应)

以上四类基因模式表明, 不同基因的作用对杂种优势的显现有明显的影晌。同时, 由于基因作用的差异表现出不同的遗传效应。从群体改良来看, 通过多次的轮回选择, 在基因的相互作用下, 有希望把优良的基因累加起来, 挑选出具有优良基因型的个体, 从而达到改良群体的目的。

## 群体改良的效果

六十余年前, 对作物群体改良就开始探讨了, 但是大量的工作, 还是近十多年来开展的。异花授粉作物, 尤以在玉米方面, 多年来进行了一些有益的研究, 欲想进一步提高玉米杂种优势, 应走群体改良的路子。

早期的轮回选择工作, Sprague<sup>[17]</sup>报道, 一个玉米综合品种, 原始群体含油量为4.2%, 通过两次轮回选择含油量上升到7%, 而对自交系系统选择, 经过自交5代, 含油量由原始的4.97%上升到5.62%。Russell<sup>[18]</sup>报道, 以品种Alph作为原始群体, 测验种用自交系B<sub>14</sub>, 经过5轮特殊配合力的选择, B<sub>14</sub> × Alph (Cn) 每轮增产3.09公斤/公顷

(4.5%)。Eberhart等<sup>[19]</sup>在玉米BSSS (R)和BSCB<sub>1</sub> (R) 群体中,进行了5轮相互轮回选择,每轮收益每公顷为2.73公担(4.6%)。以Iowa<sub>13</sub>双交种为测验种,用半姊妹轮回选择法改良群体BSSS (HT),每轮增益每公顷1.65公担(2.6%)。在组配的杂交组合中,Co×Co优势的效应为15%,而在BSSS (R) C<sub>5</sub>×BSCB<sub>1</sub>(R)C<sub>5</sub>组合增长达37%,BSSS (R) C<sub>7</sub>×BSCB (R) C<sub>5</sub>组合增长达34%。Eberhart等又指出,杂交群体在产量上得到改进,但在穗重、成熟期未曾变化,抗倒伏性反而降低了。同时认为,在改良群体的工作中可以选得优良的自交系。新自交系B<sub>73</sub>和B<sub>78</sub>分别由BSSS (HT) 的C<sub>5</sub>和C<sub>6</sub>群体选育的;而B<sub>14</sub>和B<sub>37</sub>是在BSSS (R) 原始群体中得到的。据Theodore M.Crosbie<sup>[20]</sup>报道,在BS<sub>10</sub> (FR) × BS<sub>11</sub> (FR) 和BSSS (R) × BSCB<sub>1</sub> (R) 的测交组合或杂交群体中轮回选择一般不能改变株高、穗长或抽穗日期。Fakorede等<sup>[20]</sup>也报道,对BSSS (R) 等群体改良表明,未改良的C<sub>0</sub>与改良的C<sub>7</sub>相比,大多数在籽粒产量的结构上、植株特性和叶面积未发生变化。P.J.Loesch, Jr等<sup>[21]</sup>报道,在带有Opaque-2基因的玉米综合品种中,对分离和选择的S<sub>2</sub>进行观察,在寒冷的条件下,O<sub>2</sub>籽粒在出苗的百分率显著优于突变体Su<sub>2</sub>、O<sub>2</sub>。O<sub>2</sub>比Su<sub>2</sub>、O<sub>2</sub>籽粒大且重,比重也低。这就有希望解决含赖氨酸高的Opaque-2杂交种在田间出苗不良的性状。Hernan Cortez-Medozza等报道<sup>[22]</sup>,以“Iowa长果穗综合品种”为材料,进行10个世代混合选择研究。结果表明,选择对果穗长度的增加,并非伴随着单株籽粒产量的增高,对产量的增加是无效的;对其他性状的影响是,植株增高,抽丝期较迟和穗粗变细了。在其他异花授粉作物方面,甜菜<sup>[6]</sup>和向日葵<sup>[7,23]</sup>的群体改良工作也取得一些效果。

群体改良在自花授粉作物中也开展了工作。据Burton<sup>[11]</sup>报道,由28个大豆杂交种选系合成的混合群体和半姊妹内选择的群体,经3轮选择,在倒伏性、开花期和成熟期方面未得显著变异;而含油量由18.8%增长到19.9%。用统计方法预示,应用轮回选择对大豆群体含油量的增进是迅速的。混合选择的遗传力为 $0.28 \pm 0.03$ ,半姊妹家系的选择遗传力是 $0.20 \pm 0.04$ 。作者最后指出,利用雄性不育株为大豆群体改良提供了适宜和廉价的途径,可使选择的个体进行随机自然交配并能实现半姊妹家系选择的程序。又据Kenworthy和Brim等<sup>[9,10]</sup>研究,轮回选择对大豆群体产量和蛋白质的提高都有效果。Wright<sup>[12]</sup>报道,轮回选择可以改变小米种子重量的基因频率,轻的种子百粒重为38毫克,重的种子百粒重可达135毫克。Dwivedi<sup>[8]</sup>等报道,对小麦群体的改良,采用“NC II”设计,进行了有关遗传参数的研究。结果说明,在4个群体中,多数性状间有显著差异,可为群体改良提供选择的基础。

常异花授粉作物,并相应开展了群体改良的工作。棉花<sup>[14]</sup>的群体改良,效果很明显。选择的4个群体,其纤维长度分别高于原始品种岱字523为10.5%、10.8%、11.2%和9.2%。皮棉产量有3个选择的群体高于岱字523。据Doggett<sup>[15]</sup>报道,由158个品种,用核不育系(ms<sub>3</sub>)分别合成了8个独立的高粱群体,以这8个高粱群体为基础,组成4个选择的系统。轮回选择对全部系统的产量都具有效应,超高产的干穗重可达6980~6465公斤/公顷。

### 参 考 文 献

- (1) Hays, H.K., and R.J.Garber, 1919, *Agron. Jour.* 11: 309-318.
- (2) Jenkins, M.T., 1940, *Agron. Jour.* 32: 55-63.
- (3) Hull, F.H., 1945, *Agron. Jour.* 37: 134-145.
- (4) Comstock, E.R., et al, 1949, *Agron. Jour.* 41: 360-367.

- (5) Hallauer, A.R., 1970, *Crop Science*, 10 (3) : 315-316.
- (6) Hecker, R.J., 1978, *Crop Science*, 18 (5) : 805-809.
- (7) Miller, J.F., and G.N.Fick, 1978, *Crop Science*, 18 (1) : 161-162.
- (8) Dwivedi, S.L., and R.B.Singh, 1980, *The Indian Journal of Genetics and plant Breeding*, 40 (3) : 585-592.
- (9) Kenworthy, W.J., and C.A.Brim, 1979, *Crop Science*, 19 (3) : 315-318.
- (10) Brim, C.A., and J.W.Burton, 1979, *Crop Science*, 19 (4) : 494-498.
- (11) Burton, J.W., and C.A.Brim, 1981, *Crop Science*, 21 (1) : 31-34.
- (12) Wright, L.N., 1976, *Crop Science*, 16 (3) : 647-649.
- (13) Hill, R.R.et.al., 1969, *Crop Science*, 9 (3) : 363-365.
- (14) William R.Meredith, Jr.and R.R.Bridge, 1973, *Crop Science*, 13 (6) : 698-701.
- (15) Doggett, H., 1972, *Heredity*, 28 (1) : 9-29.
- (16) Hallauer, A.R., and Fo.J.B.Miranda, 1981, *Quantitative Genetics in maize Breeding*, Iowa State University Press, Ames.
- (17) Sprague, G.F.et.al.1952, *Agron.Jour.*, 44: 329-331
- (18) Russell, W.A.et.al.1973, *Crop Science*, 13 (2) : 257-261.
- (19) Eberhart, S.A.et.al.1973, *Crop Science*, 13 (4) : 451-456.
- (20) Theodore M.Crosbie et.al.1980, *Euphytica*, 29 (1) : 57-64.
- (21) P.J.Loesch, Jr.et.al.1980, *Crop Science*, 20(4) : 459-462.
- (22) Herlman Cortez-Mendoza et al.1979, *Crop Science* 19 (2) : 175-178.
- (23) Harinarayana, G.et.al.1980, *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*.40 (1) : 213-215.

## 玉米品种全姊妹内和半姊妹间 家系的杂种优势

J'ose Luis de Le'on等

### 摘 要

当相互全姊妹轮回选择(RRS(F))方案应用在异花授粉玉米群体中, 每个随机的全姊妹(FS)家系是由(a)过去的半姊妹(HS)家系内或(b)来自以前不同的半姊妹家系植株杂交而来的。对这两种家系的研究表明, 其近亲繁殖后的杂种优势有着不同的效应。在两个玉米群体中, 每个类型的样本都有其发展的过程与利用价值。收获时, 对籽粒产量、穗长和水份都作了测定。结果表明: 在“西北马齿品种”(NWD)和“早熟硬粒合成种”之中, 由半姊妹家系之间组成的全姊妹系比半姊妹家系之内组成的全姊妹系产量分别高出8.5%和11.7%。假使在近亲繁殖的血统每增长1%, 则在产量上损失1%。以这两个指标, 计算全姊妹内的半姊妹家系的

近亲繁殖系数，接近12.5%。

在玉米群体中，假使全姊妹系是随机的话，则很象由不同半姊妹家系植株之间所组成的全姊妹系。但某些群体并非是这样的。在一个群体内开始进行相互轮回选择，增益是存在的，这里所指的半姊妹家系，是与所假设的，全部全姊妹系由不同的半姊妹亲本而来的有所不同。由半姊妹家系内杂交所组成的全姊妹家系，低产是避免的，但在试验中未能计算。当相互轮回选择方案应用于玉米育种工作中，加强对全姊妹系杂交的优系选择，则可增加遗传进度。

对玉米 (*Zea mays* L.) 群体及其杂交种改良的有效育种程序业已建立。1949年<sup>[1]</sup>已明确相互轮回选择对一般配合力和特殊配合力是一种最好的选择方法。这个程序有两个重要特征：其一，通过半姊妹子代的估算可以测定亲本的遗传潜力；其二，两个不同群体相互可为测验者。

当玉米群体改良为高产的情况下，相互轮回选择的程度可加修饰，因此，全姊妹家系较半姊妹家系易为估算<sup>[9,13]</sup>。对全姊妹家系的非加性遗传效应（显性和上位性）易于选择估算<sup>[9,13]</sup>，但全姊妹家系估算亲本贡献的育种价值比半姊妹家系正确性要小些。全姊妹相互轮回选择的价值与半姊妹相互轮回选择相比，要依靠二者的平衡，在前者的方案中，应可能有较高的选择强度，而后者，估测正确的育种值要增加<sup>[12]</sup>。Jones<sup>[12]</sup>应用电子计算机测算发现，当环境方差大于总遗传方差时，在较低的选择强度下，全姊妹相互轮回选择比半姊妹相互轮回选择优越。Hallauer<sup>[9]</sup>和 Lonquist 等<sup>[13]</sup>提出，用极端的程序，全姊妹相互轮回选择，在其他方面的重要增益是产生高产的家系。育种工作者采用全姊妹相互轮回选择，结合新的杂种在发展中的效应来改良群体。

在开始进行全姊妹相互轮回选择计划以前，尽量建立具有特异性的大群体。玉米早期工作表明，当杂交时，亲本亲缘关系较远则可反映出较强的杂种优势<sup>[5,11]</sup>。若是亲缘关系极端差异，结果导致优势降低<sup>[14]</sup>。另一些研究者指出<sup>[2,3,8,5]</sup>，在一个长的周期全姊妹相互轮回选择的方案中，亲本群体间没有必要具备最高的生产潜力和最大遗传的分化，一般来讲，假使包含下面的这种遗传的分化，应该是避免的，即指一个或多个等位基因在一个亲本群体中，而另一个亲本的这种等位基因频率应为零。Cress<sup>[3]</sup>建议，进行子代测验的长期选择方案所用的全部种质材料，首先应该结合具有单一的广泛基础的群体。

当在单一的玉米群体中，应用全姊妹相互轮回选择，在第一轮群体内杂交和选择以后，选择家系的亲本  $S_1$  系可分两个亚群（A和B）。对每个未选择的全姊妹亲本的  $S_1$  可置入A亚群，另一个列入B亚群。采用这种途径，两个群体间产生优势的反映（假定的），也必将在选择的轮次中继续增高优势。在随机交配群体中，第一轮应用全姊妹相互轮回选择的方案，假使可能的话，应该避免在产生全姊妹家系中包括有相同的半姊妹家系的亲本。

本研究的主要目的是估价在两个玉米群体中，各个全姊妹家系的半姊妹子代（ $F \approx 0.0\%$ ）间与半姊妹子代（ $F = 12.5\%$ ）内的籽粒产量优势的不同反映。

## 材料与方 法

本试验采用“西北马齿品种”（NWD）和“早熟硬粒合成种”（EFC）两个群体，二者的选择程序是相同的。

1972年,由每个自然授粉群体中,选取10穗(一穗等于一个半姊妹家系)。每个半姊妹家系种植4行,行长3.6公尺,行距0.75公尺,每行穴距0.6米,每穴种植2粒种子,当5叶期每穴间苗留一株。

开始时,以第2行到第8行用第一个半姊妹家系(I)进行配对,而全姊妹是在半姊妹(I)内进行杂交的;第4到第5行是在半姊妹(I)和半姊妹(II)之间进行全姊妹配对;第6到第7行是在半姊妹(II)内进行全姊妹配对,等等。第40行和第1行是在半姊妹(10)和半姊妹(I)之间进行全姊妹配对。每一个亲本植株,用高产株进行自交。同时进行配对杂交。这样使每个群体的20组中,有10个是半姊妹内和10个是半姊妹间的子代。每个全姊妹家系用一行内的一个单株与相应配对行的单株进行杂交。每株在杂交时仅用一次。收获时,在20组中。各组都利用了2~6个配成的全姊妹家系。大多数组中都有5个全姊妹的家系。

1973年,用修改的完全随机区组进行排列,重复3次,对20个全姊妹组的试验作了评价。在每个重复中都使每组中的全姊妹杂交组合集中在一起。在每组中这种全姊妹类群为组内进行杂交组合比较提供了较高的精确性。

由“西北马齿品种”(NWD)得到的全姊妹家系的试验在威斯康星的Madison进行的,而“早熟硬粒合成种”(EFC)在威斯康星的Hancock种植。该地距Madison以北90英里。采用1×8穴区,距离0.75米,每穴手播4粒种子,最后每穴留上3株(约53333株/每公顷)。

测定了籽粒产量和穗长,“西北马齿品种”的杂交组合,收获后籽粒的水份是用电动测水仪测定的。产量的基本水份接近15.5%。为了避免严重的鸟害,“早熟硬粒合成种”的杂交组合收获期早于生理成熟的时候。对每小区收获的果穗进行干燥,使籽粒中的含水量接近产量的基本水份,为15.5%。

## 结 果 与 讨 论

在两个异花授粉群体中,由半姊妹间杂交所得的全姊妹家系产量比由半姊妹内杂交所得的全姊妹家系要高( $P<0.01$ )。无亲缘关系的全姊妹家系杂交产量进展均为10%。如表1所示。

表 1 西北马齿品种(NWD)和早熟硬粒合成种(EFC)半姊妹间和半姊妹内的平均产量

| 品 种 | 半 姊 妹 间     |                | 半 姊 妹 内     |                | 差 异     |      |
|-----|-------------|----------------|-------------|----------------|---------|------|
|     | 家 系<br>(数目) | 产 量<br>(公斤/公顷) | 家 系<br>(数目) | 产 量<br>(公斤/公顷) | (公斤/公顷) | %    |
| NWD | 48          | 6705           | 47          | 6136           | 569     | 8.5  |
| EFD | 45          | 5393           | 50          | 4764           | 629     | 11.7 |

半姊妹家系之间和半姊妹家系之内的全姊妹组合的平均产量,其显著度( $P<0.01$ )是不同的。半姊妹家系之间和半姊妹家系之内的全姊妹组合之间的产量,显著度也有差异。

半姊妹家系之间的全姊妹杂交组合,在收获时籽粒水份平均比半姊妹家系之内的全姊妹杂交组合略低(“西北马齿品种”为20.1%对20.5%);而株高平均较高(穗位高“西北马

齿品种”为106.8厘米对104.6厘米；“早熟硬粒合成”种为44.2对42.2厘米）。

平均籽粒产量和优势值见表2。对全姊妹间的半姊妹家系的优势值的计算，涉及到全姊妹家系内的两个有关的半姊妹组。就两个群体来讲，全姊妹间的半姊妹家系平均产量每公顷600公斤，高于全姊妹家系的杂种优势，如同半姊妹家系内的全姊妹家系一样，优势要衰退的。最好的全姊妹间的半姊妹子代的产量，“西北马齿品种”和“早熟硬粒合成种”分别平均高于全姊妹内的半姊妹家系的5.5%和13.3%。全姊妹间的半姊妹子代的 优势平均接近11%（“西北马齿品种”为9%；“早熟硬粒合成种”为12.4%）。全姊妹家系在10组中，每组表现的最高优势，“西北马齿品种”和早熟硬粒合成种”分别平均为22.4%和29.7%。某些全姊妹家系极端的优势值，“西北马齿品种”为42.2%，“早熟硬粒合成种”为54.2%。大多数优势家系一般产生最高的产量，是在较好的杂交方案中得到高的优势值，而在差的中值亲本中是得不到的。

表2 两个玉米群体全姊妹家系之内(W)和家系之间(B)组合的籽粒产量和杂种优势 1973

| 材 料    | 籽 粒 产 量    |            |      | 杂 种 优 势* |        |      |
|--------|------------|------------|------|----------|--------|------|
|        | 最高的<br>全姊妹 | 最低的<br>全姊妹 | 组的平均 | 最高的      | 最低的    | 组的平均 |
|        | (公斤/公顷)    |            |      | (%)      |        |      |
| NWD(W) | 7097       | 5036       | 6136 |          |        |      |
| NWD(B) | 7490       | 5506       | 6705 | 22.4     | - 10.1 | 9.0  |
| EFC(W) | 5417       | 3996       | 4764 |          |        |      |
| EFC(B) | 6137       | 5393       | 5393 | 29.7     | - 6.6  | 12.4 |

\* 杂种优势 =  $100 (FS - MP) / MP$ ，这里  $FS = FS (BHSi \times HGj)$ ； $MP = [FS (WHSi) - FS (WHSu)] / 2$ （就i和j家系来讲）

Wright<sup>[17]</sup>对近亲繁殖系数(F)所下的定义是指配子间统一的关系。这个系数是度量近亲繁殖降低了杂合性的比率。在本研究中全姊妹内的半姊妹系与全姊妹间的半姊妹系的产量相比，其基础如同计算近亲繁殖的期望值一样。由于近亲繁殖导致产量下降（“西北马齿品种”和“早熟硬粒合成种”分别为8.5%和11.7%），这就反映出近亲繁殖血统每增长1%，则产量就接近下降1%。在全姊妹间的半姊妹家系的情况下， $F \approx 0$ ，这里指的是无共同祖先，至少说在过去的世代中无母原的血统。在全姊妹内的半姊妹家系的情况下，母体植株的子代是具有共同祖先的，可应用公式： $F = (\frac{1}{2})^n (1 + F_A)$ ，由于在 $n = 3$ ， $F_A = 0$ 的情况下，我们可以得到， $F = 0.125$ （或者为12.5%）。在其他研究报导中<sup>[7, 10]</sup>认为，由于近亲繁殖增加了同质结合性而产量下降。Crow's<sup>[4]</sup>得到的正确的结论指出，玉米单交种、三交种和双交种随着世代的增加同样都使产量下降。Falconer's<sup>[6]</sup>论及近亲繁殖会倾向降低适应性。适应的因素对每个植株产生种子的数量是很重要的。虽然由于近亲繁殖增加了同质结合基因位点的频率，但是自然选择可以提高适应性或者由于人工选择增加籽粒产量，所以在自然界杂交形成的群体，其同质结合的程度很低，将使近亲繁殖的过程转向有利于个体的适应。

个别全姊妹家系的周期产量，其较高产量的全姊妹家系包括有不同亲本半姊妹家系者，要比半姊妹内家系的子代为优。这种增加优势与提高遗传分化相关连的原理是受到支持的。

在一个玉米群体内进行株间全姊妹杂交，当用混合种子播种时，在同一半姊妹子代植株

内的杂交概率，是可以计算出来的。假定用250个半姊妹家系，每个家系共有30株（即等于7500株），种植在一个隔离区内，任其随机交配，这个样本半姊妹内交配的概率（P）如下：

$$P = \frac{250 \times \left(\frac{36}{2}\right)}{\left(\frac{7500}{2}\right)} \approx 0.00387$$

此值（0.00387）甚低。因此，在这样一个玉米群体中，全姊妹家系要进行随机交配，几乎常常是全姊妹间的不同半姊妹的子代。然而，目的是促使杂种的进展或者是开始进行相互轮回选择，那么以半姊妹家系进行配对来进行全姊妹杂交，这对植株之间增加随机交配是有利的。其优点：（1）、开花前，可得在半姊妹家系间有效选择的机会；（2）、由不需要组成全姊妹内的半姊妹家系，则在开始进行相互轮回选择方案时，可避免近亲繁殖的机会；（3）、在群体内经过全姊妹间配制广泛的半姊妹家系而得到一个比较平衡的样本。因此，增强了相互轮回选择方案的潜力。

半姊妹家系的组间，以及这些组内的个别全姊妹家系之间，在产量方面显著的变异，是检验一个群体的重要依据。对组内和组间子代的选择，将能获得可靠的全姊妹杂交组合的育种值，并使相互轮回选择按计划的遗传进度增强。

### 参 考 文 献

- [1] Comstock, R.E., H.F. Robinson and P.H. Harvey. 1949. *Agron. J.* 41 : 360-367.
- [2] Cress, C.E., 1966, *Genetics*. 54 : 1371-1379.
- [3] Cress, C.E., 1967, *Crop Sci.* 7 : 561-567.
- [4] Crow, J.F., 1966, Inbreeding. P.157-165. *In Genetics notes*.
- [5] East, E.M., 1936, *Genetics* 21 : 375-397.
- [6] Falconer, D.S., 1960, *Introduction to quantitative genetics*. New York, N.Y.
- [7] Genter, C.F., 1971, *Crop Sci.* 11 : 821-824.
- [8] Griffing, B., 1963, *Aust. J. Biol. Sci.* 16 : 838-862.
- [9] Hallauer, A.R., 1967, *Crop Sci.* 7 : 192-195.
- [10] Hallauer, A.R. and J.H. Sears., 1973, *Crop Sci.* 13 : 327-330.
- [11] Johnson, I.J., and H. K. Hayes. 1940. *J. Amer. Soc. Agron.* 32 : 479-485.
- [12] Jones, L.P., W.A. Compton, and C.O. Gardner. 1971, *Theoret. Appl. Genet.* 41 : 36-39.
- [13] Lonnquist, J.H., and N.E. Williams. 1967. *Crop Sci.* 7 : 369-370.
- [14] Moll, R.H., J.H. Lonnquist, J. Velez Fortuno, and E.C. Johnson. 1965, *Genetics*. 52 : 139-144.
- [15] Moll, R.H., H.F. Robinson, and C.C. Cockerham. 1960, *Agron. J.* 52 : 171-173.
- [16] Moll, R.H., W.S. Salhauna, and H.F. Robinson. 1962, *Crop Sci.* 2 : 197-198.
- [17] Wright, S. 1969, Inbreeding. *In the theory of gene frequencies*.  
(秦泰辰译自 *Crop Science*. 1978, 18 (1) : 26-28. 有删节)。

# 全姊妹交互选择

A. R. Hallauer等

## 摘 要

全姊妹交互选择是可以同时用于群体改良和发展杂交种的一种育种方法。对于加性和非加性遗传效应都是利用杂种优势的重要因素，所以，全姊妹交互选择是一种有效的方法。全姊妹后代经产量试验进行选择，可改良两个亲本群体。在这些产量试验同时，也是对每一轮选择的单交种的评价和发展最重要的时机。在一个综合育种方案里，全姊妹交互选择提供了一个灵活的植物育种方法。

在玉米育种方案里，对改良群体的发展越来越重要了。由随机近亲繁殖育成新杂交种并评价大量可能的杂交组合，其效率极低。在育种方案里，如果缺少作为进一步改良群体的原始材料的补充，则更是如此。我们相信群体改良应该是任何育种方案的主体部分。综合育种体系的若干建议，为群体改良提出一种有效的育种体系。在每轮选择中可为进一步近亲繁殖和评价提供精选的后代。

如果单交种的发展是一个育种方案的主要目的，Hallauer概括的方法中，已证明可用于鉴定新的单交种。在这个方法中，加性遗传效应和非加性遗传效应（超显性和上位性）均可得到选择。这种方法易于纳入综合育种体系中，不仅可改良群体，而且可结合应用Hallauer推荐的单交种的各种方法。

当改良中的两个群体单株都产生两个或两个以上的果穗时，交互轮回选择为两个基础群体的系统改良，可以用来评价全姊妹而不是半姊妹的后代。我们提议为了群体改良用作全姊妹后代评价的改进方法称为全姊妹交互选择。在同一植株上产生杂种（全姊妹后代）和自交种子的技术，Hallauer、Lanngquist和Williams均有叙述。这育种体系同时进行的有两个不同的方面：为群体改良 $So \times So^*$ 与植株杂交组合的产量试验和单交组合的早期试验。Hallauer建议将 $So \times So$ 较优组合的亲本和自交种子种成穗行，以便继续自交和杂交，而利于新单交种的迅速发展。 $So \times So$ 高产组合的亲本自交种子也可用于重组新的组合，如在交互轮回选择中用作继续选择的两个改良群体。

在商品产品中，综合育种体系可以有相当大的灵活性。在商品作物的一致性不重要和资金设备限制了产量试验的地区，可以不发展单交杂种，而用品种杂交作商品生产。另一方面是应用由 $S_2$ 或 $S_3$ 自交系产生的单交组合。利用早代自交系杂交种的难题之一，是保持自交系的纯度。但在每隔3~4年便可产生遗传上得到改进杂种的有效育种体系中，早代自交系的保纯就成为次要问题；因为，人们可预期用新的选择代替原有的杂种，除了育种家的种子，商品种子的生产决不能超过几代。

\* $So$ ：群体中所选的单株，用作姊妹交。

# 玉米轮回选择三种方法的比较

E. S. Horner 等

## 摘 要

经过 5 轮的轮回选择试验, 对玉米籽粒产量进行了三种方法的比较: (1) 用自交系的配合力 (“自交系测验种的方法”); (2) 用具有广泛基础亲本群体的配合力 (“亲本测验种的方法”); (3) 各个  $S_2$  自交系的产量 (“ $S_2$  子代的方法”)。经过选择的 15 个群体与亲本群体杂交, 并以其他具有广泛基础的综合者估算一般配合力的变异, 同时也用各个随机交配和自交的群体进行测交。

在全部方法中, 关于轮次的一般配合力显著呈直线增长, “自交系测验种的方法”比其他两种方法显著有效 (每轮增值 4.4%, 分别比 “亲本测验种的方法” 和 “ $S_2$  子代测验的方法” 增长 2.4% 和 2.0%)。随机交配选择群体的产量, 在方法间无显著差异, 但近亲繁殖的速度是不同的。

结果指出, 用自交系作测验种在很多重要基因位点是隐性同质结合的。这个结果促使测交组合的方差较大, 同时, 用具有广泛基础的测验种有可能比较成功地选择到显性有利的等位基因。这就表明, 在大多数位点上可能具有中等频率的基因。用 “ $S_2$  子代法” 对改良一般配合力的进程较慢, 可以这样认为, 此法对固定显性有利基因没有什么效果。

从基本群体中选育新的玉米 (*Zea mays* L.) 杂交种, 一般进程有三个有效的步骤: 在基本自交系的表型中选择; 用持有广泛基础的测交种来测定自交系的配合力以及在优良自交系组成特殊的杂种  $F_1$  中选择, 存留的自交系再行以上两个步骤。选出好的三交种和双交种是寓于最后的一个步骤。通常, 在第一、第二个步骤中自交系能保存最高频率有利的加性效应基因, 而最后一步包括有初始的非加性效应。

赫尔 (Hull) 指出, 这三种过程的要点是分别在应用轮回试验的同时, 了解其在优良

---

在实用的育种方案中, 农艺性状的改良联系产量的选择是合乎需要的。轮回选择对高度遗传的性状改良已证明很有效果, 例如对大斑病的抗性, 一代欧洲玉米螟的叶饲抗性以及对秆腐病。当全姊妹后代 ( $So \times So$  植株杂交) 评定产量时, 同时种植  $S_1$  的后代, 可在  $S_1$  的后代中对农艺性状进行选择。在选出的全姊妹家系中, 农艺性状优良植株的  $S_2$  种子应该用于重新组合每个群体。在选株作  $So \times So$  杂交时, 每一轮均应对其它农艺性状作出选择。如果育种家为加速其它特性的改良愿意牺牲产量因素的收获, 指数选择法可以在后代评价中对产量和各种农艺性状作出选择。(宫玉麟、姜长鉴译自 *Crop Science*, 1970, 10 (3): 315—316, 参考文献 9 篇略)。