

外籍学者讲学材料之二十六

大豆遗传与育种

美国依阿华州立大学农学院 R·G·帕尔默教授

(1981年9月8日—9月27日)

农业部教育局
沈阳农学院

1981年12月

根据沈阳农学院与美国依阿华州立大学农学院校际协作计划，并应中央农业部教育局的邀请，依阿华州立大学农学院大豆细胞遗传学家帕尔默 (Reid G. Palmer) 教授于1981年9月8日至9月27日在沈阳农学院讲述大豆细胞遗传、大豆种质资源的研究与利用以及大豆育种等问题。为了扩大两国大豆科技工作者之间的学术交流，农业部教育局委托沈阳农学院为全国高等农业院校及有关科学研究机关的大豆科技工作者举办了讲习班，参加讲习班的学员有我国大豆科研与教学工作20人。

帕尔默教授在大豆细胞遗传学方面做了不少工作。他把利用非整倍体作为改良大豆的重要途径。目前他们已得到了二十个初级三体，但只对其中三个初级三体作过鉴定。他们预期所有20个三体都会得到鉴定。在基因定位方面他首创了在大豆上利用易位染色体的先例，并证明有些野生材料具有纯合的易位染色体。在大豆雄性不育材料的研究方面也做过比较细致的工作。

细胞遗传学研究是一种基础研究，他对未来的大豆农艺改良是一种投资。而过去国内在大豆细胞遗传方面的工作又几乎没有开展。因此，帕尔默教授的讲学是对我国大豆科研工作的一种促进。

本讲学材料是根据帕尔默教授课堂讲授的录音逐字逐句翻译整

理而成。担任课堂口译的有余建章、毛士田、杜鸣銮，负责整理资料的有余建章、杜鸣銮、荐立。课堂讲演中所用的幻灯片和图表，课后由孙寰、王育民、顾和平、陈恒鹤、荐立翻译，整理资料时大部分图表均已包括进去。全部资料未经帕尔默教授审阅，如有录误之处，由校译者和整理者负责。

由于筹备办班的时间匆促，加之讲课前只有标题式的提纲，所以学习班上未能事先印发讲学材料。由于办班时间短，这次讲学内容和所发讲学材料只能是对大豆细胞遗传与育种工作的概括了解。为了弥补这方面的不足，我们翻译了帕尔默教授的部分论文，以供参考。

余建章

一九八一年十二月

目 次

讲授内容

- 第一讲 大豆改良的细胞遗传学
- 第二讲 大豆种质资源的研究与利用
- 第三讲 野生大豆与栽培大豆的细胞学和形态学的关系
- 第四讲 *G. max* 和 *G. soja* 群体间等位基因的频率与分布
- 第五讲 大豆连锁遗传
- 第六讲 大豆雄性不育突变的遗传
- 第七讲 雄性不育性在大豆育种中的应用
- 第八讲 关于缩短育种年限问题

论 文

- 1、栽培大豆 *Glycine max* 中非整倍体的研究
- 2、由大豆不联会突变体获得的非整倍体
- 3、大豆的一种联会消失突变体
- 4、大豆的一个部份雄性不育突变系: *msp* 表型变异的特性(摘要)
- 5、大豆的一个部分雄性不育突变系: 遗传 (摘要)

第一讲 大豆改良的细胞遗传学

我们从事大豆遗传和细胞遗传研究的目的是使这项技术对从事大豆改良的植物育种家有所帮助。

今天早上我要做的报告题目是大豆改良的细胞遗传学。我首先讲个简短的引言，引言之后讲染色体畸变，这个部分包括二个内容，一个是非整倍体，另一个是易位。第三个题目讲雄性不育，第四个题目讲种质。今天对第三个题目不准备多讲，因为以后有三讲专门论述它。关于种质我也要专门讲三讲。

引言：在研究方面我们建立了大豆遗传委员会，第一项任务是保存遗传资源，具体又分为四个部分，*a*) 遗传类型收集；*b*) 等位基因系的收集；*c*) 连锁收集；*d*) 细胞遗传收集。在遗传类型收集方面，我们已收集了大约180个突变体，在细胞学收集方面我们有非整倍体，易位和80条染色体的植株。*a*、*b*、*c*三部份由 Illinois 的 Bernard 负责、*d* 由我本人负责。第二项任务是审查原稿，同时也审定基因符号，我们对遗传符号有统一的规定。第三项任务是出版大豆遗传通讯。

细胞遗传学是研究细胞、特别是染色体的结构和功能的科学。染色体是一种在显微镜下可看见的细胞核里染色较深的物体，上面载有遗传因子。

非整倍体是指染色体数不是基数的倍数。例如在大豆中染色体数有38、39、41、42条等等。图1说明了非整倍体($2n+1$)，第四染色体有三条染色体。

图1 非整倍体 ($2n + 1$)

染色体对数

染色体排列

1. 1



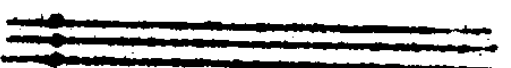
2. 2



3. 3



4. 4. 4



5. 5

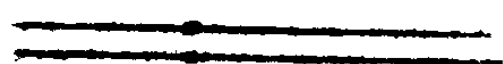


6. 6



⋮

20. 20



非整倍体的用途是：1) 在特定的染色体上搞基因定位和确定连锁群，这在植物育种中是很重要的；2) 研究个别染色体的表现型和生化效应。下面我就谈一下分离非整倍体的方法。a) 通过在二倍体与同源四倍体杂交的三倍体后代中进行选择，例如，

$\begin{array}{c} \uparrow \\ \div 40 \times 80 \bigcirc \end{array}$
或
 $\begin{array}{c} \uparrow \\ \div 80 \times \bigcirc 40 \end{array}$
, 这种方法在大豆上不太成功;

 $\begin{array}{c} \downarrow \\ 60 \end{array}$
 $\begin{array}{c} \downarrow \\ 60 \end{array}$

b) 在辐射的 M_2 代中筛选非整倍体，这种方法在大豆上较为成功；
c) 利用不联会和联会消失突变体产生三体；d) 初级三体彼此间进行杂交，从细胞学上鉴定它们的附加染色体是否相同；e) 用不连锁的标记基因与三体进行杂交，以鉴定连锁群中有特定染色体的三体。对于c—e项我们进行了很多的研究工作，我们花了很多时

间在显微镜下进行检查，同时也花费了很多时间在田间做杂交。

获得联会消失突变体和三体的一个方法是在高度不育的后代中进行检查。我们在温室种植可育株和不育株，偶而会从高度不育的植株上得到几粒种子，这几粒种子的育性基因是杂合的， F_1 杂合体 $Stst$ 是可育的。如果我们把 F_1 植株进行自交，后代就会分离出 3 种类型， $1 StSt:2 Stst:1 stst$ 。 $StSt$ $Stst$ 基因型与亲本相同，它们是完全雄性可育，雌性可育的，隐性纯合的 $stst$ 是高度雄性不育，雌性不育，很少结种子。那么 $stst$ 会产生什么样类型的配子呢？由于是减数分裂期间出现的问题，它肯定是不育的。我们可以得到有 20 条染色体的配子，多于 20 条染色体的配子和少于 20 条染色体的配子，有时偶然也会得到有 40 条染色体的配子。我们希望得到天然杂交，但正和你们所知道的天然杂交在大豆中很少发生，一般来说，最好的天然杂交百分率还不到 1%。可育株产生的配子或姊妹株产生的配子比例如下：

4个显性 St ，2 隐性 st

可育株有二种类型，一种是纯合显性 $StSt$ ，另一种是杂合的 $Stst$ ，显性纯合株提供 2 个 St 配子，杂合子提供 2 个 St 配子（因为二株），因此就得到了上述比例。我这里指的是配子的比例。

我想强调一下有 20 条染色体类型的配子。20 条染色体以 $4St, 2st$ 的比例或是含有 St ，或是含有 st ，（见图 2）如果 20 条有显性基因 St 的配子与带有隐性基因 st 结合，我们就得到有 40 条染色体的后代，它是可育的，因为它含有显性基因。另一种可能是含有隐性基因的 20 条染色体与含有隐性基因的 st 配子相遇，产生了有 40 条染色体的后代，因为它是双隐性，所以是不育的。

$Stst \otimes$

↑
0 配子—如果是姊妹交

1 $StSt$

可育

4 St , 2 st

2 $Stst$

1 $stst$

不育、很少结种子

20 条染色体

↓

配子 (♀)

↓

F₁ 后代

a) 20 st

b) > 20 st

c) < 20 st

d) ~ 40 $stst$

1) 40 $Stst$

2) 40 $stst$

3) > 40 $stst$

4) > 40 $Stst$

5) < 40 $Stst$

6) < 40 $stst$

7) ~ 80 自交 (核重组)

还有一种可能是具有显性基因的20条染色体与b配子>20染色体 st 结合, 产生了多于40条染色体的合子, 而且是可育的。这正是我们所期望的类型。还有一种可能是>20 st 与20 st 结合, 产生了>40 $stst$, 这是不育类型。3) 4)是很重要的, 但它们结实很少。后两种5) 6)少于40条染色体的类型我们还从来没有发现过。我们认为这可能是在胚胎时期就出现了败育, 也许利用胚胎培养手段, 我们就可以看见这种植物。最后一种类型是80条染色体植株, 它们是真正的自交授粉, 通过有40条染色体的卵子本

身与40条染色体的花粉自花授粉得到的。

在进行根尖有丝分裂细胞检查时，事先不用药物处理细胞是无法对染色体进行查数的。大豆细胞中唯一能被辨认的染色体是有随体的染色体。我们花了9个月的时间摸索出了大豆根尖制片技术，并使之完善起来。通过对细胞有丝分裂和减数分裂的观察，我们发现从突变株上获得的花粉粒有大有小，具有40条染色体的花粉粒似乎是方形的。

我们利用的二个不联会突变体是遗传类型T241和T242。我们从高度不育的植株上采收种子，进行发芽，检查根尖细胞的染色体数目（见表1）。T241后代有73—79株是80条染色体，这不是我们所期望的类型。T242后代有130—138棵植株有80条染色体，同样这也不是我们所期望的类型。T241和T242突变体不是非整倍体的良好来源，我们对T241，T242研究了5年。1970年，我们发现362株不结种子，14棵有1粒种

表1 不联会材料T241和T242植株后代的染色体数目

基因型	染色体数	株数
T241	42	2
	44	1
	~80	76
T242	41	3
	42	1
	43	1
	44	3
	~80	130

子的植株，4棵有2粒种子的植株，我们将这三粒种子种下，发现分离后代中有88%的不育株不结种子，我们对这些种子进行了染色体数目检查。

遗传类型T258 是一个非常好的非整倍体来源，对T258 植株后代的染色体数（1972年资料）检查结果如下，

染 色 体 数	株 数
40	4
41	16
42	26
43	5
44	12
45	2
46	1
80	8

有4株含有40条染色体，16株有41条染色体，只有8株含有80条染色体。我们认为上述结果与前二个突变不同可以这样的解释，前二个突变是不联会，而后一个突变是联会消失。另一个有趣的现象是我们发现了下列情况，我们有许多有偶数染色体的植株，26棵有42条染色体，12棵有44条染色体，而只有16棵有41条染色体，5棵有43条染色体。对此现象的一种解释是，在这个突变体中三个染色体广泛地配对，但它们不分离，最后进入同一个配子里去，这些配对的染色体进入到同一个配子里去后，在一块产生了偶数染色体。我们还有许多有趣的40条染色体植株，有

的是这对多了一条，另一对却少了一条，但总数仍为40条染色体，即 $2n + 1 - 1$ 。40条染色体 ($2n + 1 - 1$)

19 II + 2 I

18 II + 1 III + 1 I

32% 可育花粉

101粒种子

我们已经观察了这种类型染色体的亲本，有的是19对染色体加上2个单个染色体，或18对染色体加上1个三条染色体和1个单个染色体，这种特殊的植株有较少的可育花粉（32%），结了一些种子（101粒）。这种类型植株是非常重要的我们将进一步地进行研究。

下面我将讲一下有关基因在附加染色体上的三体遗传情况。植株的基因型可能是 AAa ，首先让这种类型植株自交，分离比例如下：

1) 附加染色体不传递

♀ 雌配子

$2A1a$

* 雌雄配子只有 n 配子可育

♂ 雄配子

$2A1a$

$4AA$

$4Aa$

$8A \rightarrow 1aaa$

$1aaa$

1) 是附加染色体不传递的情况，让我们来分别看看 ♀ 配子和 ♂ 配子。对于 ♀ 配子我们有 $2A1a$ ，♂ 配子则和 ♀ 配子相同，也是

2 A / a。在自交后代中我们得到的基因型比例是4 A A, 4 A a, 1 a a, 表型比例是3 A → 1 a a。

下面我们有同样的例子，但是基因是通过♀♂配子等量传递的。

2, A A, A a, A和a通过雌配子和雄配子等量传递

雄配子 2A 1a

*雌配子只n配子可育

雌配子 1 A A 2 A a 2 A 1 a

2 A A A

5 A A a

~

后代出现的表型比例是35A~1aa。

下一个例子是三体Aaa自交后，基因AA、Aa、A和a通过雌雄配子传递的情况。第一种情况是基因A和a都通过雌雄配子传递，但附加染色体不遗传。

① 附加染色体不传递

♀配子 2a 1A

♂配子 2a 1A

*雌雄配子只有a配子可育

5AA

表型比例 5A~4aa

4aa

第二种情况是AA、aa、a、A通过雌雄配子等量传递。

(2) 雌配子 1aa 2Aa 2a 1A

雄配子 1aa 2Aa 2a 1A

♀	♂	1aa	2Aa	2a	1A
1aa		1aaaa	2Aaaa	2aaaa	1Aaa
2Aa		2Aaaaa	4AAaaa	4Aaaa	2AAa
2a		2aaaa	4Aaaa	4aaa	2Aa
1A		1Aaaa	2AAa	2Aa	1AA

表型比例 27A~9aa

我总结一下前面6张表，如果基因不在附加染色体上，AAa的分离是没有差别的，即使我们有附加染色体，但我们所研究的基因（假如花色）不在附加染色体上，我们就会得到花色分离典型的孟

德尔比例 3:1。如果我们所研究的基因在附加染色体上，这就要看我们的试材是 AAa 还是 Aaa 。上述的分离比例都是理论值。象 3:5, 1 和 2:7, 9 这样的比例在自然界是不存在的，在我们的三体遗传研究中从来没发现过这样的比例。如果基因在附加染色体上，基因型是 AAa ，那么称得到的分离比例是 8:1—17:1，如果基因型是 Aaa ，分离比例则是 5:4—2:1。当然在你研究分离比例的同时，你应该与群体的标准比例 3:1 做比较，但这是很困难的，因为你得拥有较大的群体，才能正确地确定其中的差异。

我再谈谈大豆的附加染色体的传递情况。让我们先从三体 A、B、O 开始。如果让三体自交，得到的分离理论值是 140 条 241 条, 142 条 41 条染色体自交

	20	21
20	40	41
21	41	42

通过雌雄配子传递百分率

附加染色体通过雄配子传递的机率很小，事实上许多植株的附加染色体通过雌配子传递的机率也是很低的。请看 附加染色体通

初级三体	三体		
A S	A	B	O
♀母本	34	45	39
♂父本	27	22	43

在大豆中我们已获得了三体 A、B、O，但期望的附加染色体表型植株是很少的。对于 40 条染色体植株和 41 条染色体植株，从表

型上根本看不出它们的差异，因此不得不检查植株的染色体数目，实际检查结果如下，

自 交	已知染色体数的植株数		
	40	41	42
<i>TriA</i>	26	23	1
<i>TriB</i>	24	24	2
<i>TriO</i>	24	25	1
合 计	74	72	4

但大豆的染色体非常小，唯一能被辨别的染色体是一条有随体的染色体。我们所要做的工作是用我们的三体配制所有可能的组合来获得42条染色体植株，检查结果如下

杂 交	已知染色体数的植株数		
	40	41	42
<i>TriA</i> × <i>TriB</i>	16	12	4
<i>TriB</i> × <i>TriA</i>	14	22	6
<i>TriA</i> × <i>TriO</i>	5	11	4
<i>TriB</i> × <i>TriO</i>	8	10	2
<i>TriO</i> × <i>TriB</i>	3	3	0
合 计	46	58	16

我们正在研究所有这些植株的细胞减数分裂形为。有趣的是，在杂交授粉中出现42条染色体的百分率高于自花授粉。我们认为这可

能是由于杂种优势造成的。我们最近又发现一棵真正有42条染色体的植株。

具有42条染色体的植株在遗传上有两种类型，所谓双三体就是二条附加染色体是相同的，如果这二条附加染色体不同，它们就叫做四体。在研究42条染色体植株的减数分裂染色体配对形为时，我们观察到有下列几种情形。

双 三 体

18II+2III

19II+1III+1I

20II+2I

四 体

21II

19II+1III+1I

20II+2II

其中有21对染色体类型和19对染色体再加上1组4条染色体类型的植株具有明显的性状。但在我们的三体A、B、C中还从未发现过这二种类型。

四体植株在开花和结荚性状上比二体，三体或双三体植株都繁茂。但是区别双体（40条）和三体（41条）是很困难的。我们对双体和三体在形态上进行了比较，调查了如下项目：7月1日到开第一朵花的日数；开第一朵花的总节数；7月1日的总节数；8月19日的总节数；7月1日的株高；8月19日的株高；成熟期的株高；7月1日小叶的长宽比；8月19日小叶的长宽比；百粒重（克/100粒）；染色良好花粉的百分数，（结果见表2）我们发现二倍体姊妹系与三体在形态特征上的差异在统计学上不显著。

表2 大豆三个初级三体和二倍体姊妹系的形态特征

	TriA	二倍体	TriB	二倍体	TriD	二倍体
7月1日到开第一朵花的日数	+4.5±3.08	+3.8±3.73	+6.3±5.04	+2.0±6.33	-6.0±0	+4.5±6.68
开第一朵花时的总节数	11.0±1.41	10.8±0.96	11.3±1.53	10.2±0.83	8.7±1.53	9.5±1.60
7月1日的总节数	10.0±0	9.96±0.55	9.3±0.59	9.6±1.14	11.0±1.00	8.4±1.06
8月19日的总节数	23.5±0.71	27.1±1.14	26.0±1.00	26.4±1.67	25.5±2.12	22.3±0.95
7月1日的株高	19.5±2.3	17.8±3.47	18.9±2.20	19.1±2.75	24.4±3.80	17.6±4.03
8月19日的株高	79.3±1.63	75.0±4.00	71.9±0.97	76.3±3.86	70.1±1.31	65.6±7.09
成熟期的株高	87.7±5.02	81.6±3.82	77.2±5.02	81.5±5.07		79.0±10.37
7月1日小叶长/宽	1.6±0	1.5±0.06	1.6±0.20	1.5±0.14	1.9±0.10	1.5±0.17
8月19日小叶长/宽	1.5±0	1.5±0.05	1.5±0.10	1.6±0.14	2.2±0.14	1.7±0.14
百粒重(克/100粒)	16.2±0.48	15.4±1.15	15.9±1.29	15.4±1.18	14.8±0.36	16.9±1.29
染色良好花粉的百分数	91.6±5.21	91.8±5.06	93.0±0.07	94.4±0.14	87.7±5.00	91.1±4.67

* 8月5日