

美国大豆品种改良过程中生理特性变化的研究进展*

金 剑^{1,2} 刘晓冰¹ 王光华¹ 潘相文¹ 周克琴¹

(1. 东北地理与农业生态研究所, 哈尔滨 150040; 2. 东北农业大学, 哈尔滨 150030)

摘要 育种者通过遗传改良大幅度提高了大豆的产量, 同时生理特性也发生较大的变化, 鼓粒期(seed filling period, SFP)干物质积累、N 积累、光合效率及叶面积持续期明显增加; 子粒蛋白质相对含量呈下降趋势, 而油份含量有所增加; 耐密、抗倒伏特性增强, 但抗旱特性有所减弱。在中国不同区域内开展大豆基因改良过程中生理变化的研究将对未来新品种的研发产生重要影响。各种专用化的大豆品种的培育将是大豆育种的发展方向。

关键词 大豆; 遗传改良; 生理特性; 产量

中图分类号 S 565. 101 文献标识码 A 文章编号 1000-9841(2003)02-0137-05

对作物基因型进行遗传改良是提高作物产量的重要途径。大豆育种者在提高大豆产量的同时也提高了植株的抗倒伏性及蛋白质、油份含量, 美国在近 60 年的大豆平均产量从 $1350\text{kg}/\text{hm}^2$ 增加到 $2250\text{kg}/\text{hm}^2$, 在加拿大的安大略省(Ontario), 1941 年至 1998 年间的大豆产量从 $1200\text{kg}/\text{hm}^2$ 增加到 $2600\text{kg}/\text{hm}^2$, 当然这不全是遗传改良的结果, 肥料的应用及农田管理措施的改进也起了很大作用(Ustun 等, 2001)^[1]。也就是说, 作物的产量增加有两方面因素: 遗传改良和生产栽培技术的改进。分析探讨一段时期内品种的遗传改良的性状变化对于制定未来的育种策略极为重要。

准确评价基因型改良过程中的生理特性变化是复杂的, 试验所选用的品种及数量都会影响评价的结果。所以, Cox 等(1988)^[2]指出, 要针对品种进化过程中的性状改良作最直接有效的估计必须在同一环境下进行。Slafer 等(1993, 1994)^[3,4]也提出, 作类似的研究应具备以下条件: (1) 试验必须在大田条件下进行; (2) 指标的测定必须有一定的面积, 不可单株计算; (3) 不同时期的品种必须同时进行比较。

1 产量及产量性状变化

产量是主要的育种目标, 育种者通过基因改良已显著提高大豆的产量。Voldeng 等(1997)^[5]对加拿大 58 年内(1934 年—1992 年)已推广的熟期为 MG(maturity group)0、MG00 和 MG000 的大豆品种进行种遗传改良分析指出, 1976 年以前产量以每年 0.5% ($9.3\text{kg}/\text{hm}^2$) 的速度增长, 而 1976 年以后, 以每年 0.7% ($13\text{kg}/\text{hm}^2$) 的速度增长。从 1924 年到 1998 年美国大豆的产量平均每年以 $22.6+0.7\text{kg}/\text{hm}^2$ 的速度递增, 而从 1975 年到 1998 年, 大豆产量的增加要比这一速度高 40% , 即以每年 $31.2+4.8\text{kg}/\text{hm}^2$ 的速度递增(Specht, 1999)^[6]。在美国的中北部 1902 年至 1977 年, 熟期从 MG00 到 MGIV 的大豆因遗传改良而使产量每年以 $10-21\text{kg}/\text{hm}^2$ 的速度递增(Specht 和 Williams, 1984)^[7], 79% 的产量增加是由于基因改良的结果(Williams 和 Specht, 1979)^[8]。Boerma(1979)^[9]对在 1942—1973 年间推广的 18 个熟期为 MGVI、MGVII、MGVIII 的美国南部品种进行对比发现, 产量每年以 0.7% ($13.7\text{kg}/\text{hm}^2$) 的速度增长, 与产量的增加密切相关的是英数的增多或单位面积内的子粒数量, 而与子粒大小、每英粒数关系不大, VII 熟期的株高有下降的趋势, 但 VI 和 VIII 无明显变化。Ustun 等(2001)^[1]对美国中南部大豆(MG V—MGVII)的产量变化研究也得

* 收稿日期: 2002-12-15

基金项目: 黑龙江省杰出青年科学基金项目(JT01-02); 中国科学院农业项目办应用开发项目(1730910200003)。

作者简介: 金剑(1974—), 男, 助研, 在读东北农业大学硕士研究生, 主要从事作物生理生态研究。

到了相似的结论。美国南北部有相似的产量遗传贡献。所以遗传改良对大豆产量增加的贡献是巨大的。

2 生理特性变化

2.1 干物质积累

提高植株子实的产量主要有两个途径: 提高收获指数(harvest index, HI)和增加干物质积累。有研究表明, 大豆收获指数在遗传改良中没有显著变化, 即收获指数与增产潜力关系不大(Frederick 和 Hesketh, 1994; Schapaugh 和 Wilcox, 1980; Cregan 和 Yaklich, 1986)。^[40-42] Kumudini 等(2001)在加拿大对两个熟期的新老大豆品种进行比较指出, 产量的增加 22% 是由于 HI 的提高, 而 78% 要归功于干物质积累的增加。^[13] 有关探讨决定大豆产量关键时期的研究表明, 大豆产量与营养生长期的长短和干物质积累的多少关系不大, 而与鼓粒期(seed filling period, SFP)长短及干物质积累量关系密切(Egli, 1984, 1993; Hanway 和 Weber, 1971; Gay 等, 1980; Smith 和 Nelson, 1986; Weber 等, 1996)。^[14-19] Hayati 等(1995)。^[20] 的试验也表明, 增加 R₅ 期后的同化物供应可有效提高产量。Kumudini 和 Hume(2001)将新老品种进行对比发现, 在 SFP 之前, 干物质积累无差异, 而进入鼓粒期后, 新品种的干物质积累明显高于老品种, 鼓粒期的干物质积累与产量增加密切相关。这也与 Shiraiwa 和 Hashikawa(1995)。^[21] 的研究结果相一致。

2.2 叶面指数的变化

Board 等(1996)。^[22] 发现, R₅ 期的叶面积指数(Leaf area index, LAI)与产量呈正相关。新老品种的 LAI 均在 R₄/R₅ 期达到最大, 然后逐渐下降, 而老品种的 LAI 比新品种下降快, 到 R₆/R_{6.5} 期新品种已明显高于老品种(Kumudini 等, 2001)。^[13] 可见, 新品种在 SFP 维持较多的光合活性叶片增加了冠层光截获, 这与其较高的干物质积累相一致。老品种在生育后期有更短的叶面积持续期, 这也正是其在 SFP 有较少的同化物积累的原因, 若进行去荚处理, 则可获得较长的叶面积持续期, 而影响产量的子粒干物质积累速度及持续时间决定于向子粒分配的干物质质量, 所以老品种的产量是受源限制的(Kumudini 和 Hume, 2001)。^[13] 在将来的研究中若能增加 SFP 内的 LAI 的调查次数将可提供叶面持续期的准确估计。

2.3 光合特性的变化

育种者和生理学家都致力于通过增加光合速率来增加产量, Jeffer 和 Shibles(1969)。^[23] 及 Wells 等(1982)。^[24] 发现冠层光合速率存在品种间差异, 并且产量与冠层光合速率正相关(Harrison 等, 1981; Ashley 等, 1989)。^[25, 26] Buttery 等(1981)。^[27] 指出, 产量与 SFP 的表观光合速率相关, 但与花期的光合速率无关。Morrison 等(1999)。^[28] 对 14 个不同年代的大豆品种进行连续 4 年的试验, 分别于 V₅, R₁ 和 R₄ 期测定植株倒数第二片展开叶的光合速率, 结果发现, 光合速率与产量的变化相同步, 以每年 0.52% 的速度递增, 气孔导度也随光合速率不断增加, 但叶面积指数和比叶面积随光合速率的增加而下降, 对产量及其它农艺性状的长期定向选择可能导致光合效率的提高(表 1)。这与 Buttery 等(1972)。^[29] 的研究结果一致。新品种 SFP 更多的干物质积累是由于光合速率和光能截获率的提高。

2.4 子粒油份和蛋白质

油份和蛋白质是大豆两个重要的特性, 两者呈负相关关系(Burton, 1984)。^[30] 有研究表明, 每增加 1 个单位油含量将引起 1 或 1.5 个单位蛋白质含量的下降(Voldeng 等 1997; Wilcox 等, 1979)。^[5, 31] 或每增加 1 个单位油含量将引起 1 个单位蛋白质含量的下降, 并且两者均与产量呈弱负相关关系。Wilcox(2001)对不同熟期(MG000—MGIV)近 60 年内的大豆品种研究表明, 在长期的育种进程中子粒含油量及蛋白质含量的变化都不大, 蛋白质仅在 MG000 和 MGIII 成熟组内有较为明显的降低, 在 MGI 和 MGII 成熟组内有所降低, 但不显著^[32]。油份含量有增加的趋势(Ustun 等, 2001)。^[1] Voldeng 等(1997)。^[5] 研究指出, 虽然蛋白质含量在过去的 60 年下降了 24g kg⁻¹, 但因产量的不断提高而使得蛋白质绝对量增加 36kg。不容忽视的是油份和蛋白质的这种负相关关系及基因型间较小变异空间限制了遗传改良, 但培育出高油、高蛋白的品种也是有可能的。

2.5 氮素积累

Sinclair 和 Horie(1989)。^[33] 研究指出, 单位叶面积 N 含量与植株生物量呈正相关, SFP 高叶 N 含量可能有较长叶面积持续期, 从而获得高产, 但也有证据表明, 产量与叶 N 含量关系不大, SFP 较长叶面积持续期是由于有充足的同化物供应(Tollenaar 和 Daynard, 1982; Rajcan 和 Tollenaar, 1999)。^[34, 35]。

子粒中的 N 含量是 SFP 的 N 吸收积累量与从

表 1 不同年代(1934—1992 年)推广的大豆品种光合特性及农艺性状的变化(数据来自 Morrison 等, 1999)^[28]

Table 1 Effect of year of release on photosynthetic and agronomic traits for soybean cultivars released between 1934 and 1992. (Data are from Morrison et al, 1999)

性状 Trait	单位 Units	回归方程 Regression equation	R ²
叶片光合速率 Leaflet photosynthetic rate	umol m ⁻² s ⁻¹	12.5+0.08x	0.71 * *
气孔导度 Stomatal conductance	cm s ⁻¹	1.06+0.006x	0.45 * *
叶绿素 a+bChlorophyll a+b	nm g ⁻¹	7.05+0.015x	0.20 ns
叶面指数 Leaf area index	m ² m ⁻²	6.32-0.021x	0.34 *
比叶面积 Leaf area ratio	cm ² g ⁻¹	120-0.33x	0.27 *
比叶重 Special leaf weight	cm ² g ⁻¹	231-0.26x	0.19 ns
净同化率 Net assimilation rate	g m ⁻² d ⁻¹	3.41-0.005x	0.04 ns
熟期 Date to maturity	d	117-0.05x	0.02 ns
产量 Yield	g m ⁻²	219+1.31x	0.61 * *
地上部干重 Shoot dry weight	g m ⁻²	1080-0.026x	0.00 ns

注: *, **, ns 分别代表 P≤0.05, P≤0.01 和不显著。
*, **, ns Significant at P≤0.05, P≤0.01, or not significant, respectively.

营养器官向子粒再分配 N 总和。研究表明,新老品种间再分配 N 量差异不大,而 SFP 大豆 N 积累量差异显著,即与干物质积累变化相似,新品种在 SFP 积累更多的 N (Shiraiwa 和 Hashikawa, 1995)^[21]。Kumudini 等(2001)^[13] 摘除 50% 的豆荚,使老品种根部的氮含量显著增加,即从 0.51g N m⁻² 增加到 0.62 g N m⁻²,而新品种则没有明显的变化,从 0.60 g N m⁻² 增加到 0.63 g N m⁻²,说明新品种能更有效地从根部转运氮素。Kumudini 等(2002)^[36] 探讨新品种种子粒 N 含量的增加是由于对土壤 N 吸收的增加,或是由于更多的 N 固定,还是由于两者的共同作用? 结果表明, N 含量的增加是由于更多的 N 固定,这与新品种在 SFP 积累更多的同化产物,并可向根系及根瘤供应充足的营养的结论相一致。所以 SFP 内 N 积累量的多少与产量的增减密切相关。有关于子粒 N 变化动态与蛋白质含量、单株子粒数及产量的关系应做进一步探讨。

2.6 抗胁迫差异

相对老品种而言,新品种对高种植密度有较好的耐性。随密度的增加(33、50 和 100 株/m²)新品种产量增加,而老品种在低产年没有表现出增产趋

势,在丰产年最高密度获得的产量却最低。

在对过去 50 年美国中南部大豆品种遗传改良的分析发现,在不同环境条件下新品种产量均比老品种高,即在灌溉及干旱条件下新品种较老品种分别增产 31%—9%,可见老品种有更强的环境适应性及抗旱特性,新品种在优越的生存条件下更容易获得高产(Frederick 等, 1991a, b)^[37, 38]。但也有环境试验表明,在过去 50 年内的大豆产量的稳定性没有显著变化(Wilcox 等, 1979; Voldeng 等, 1997)^[5, 31]。

株高与抗倒伏有一定的相关性,也是影响收获损失的两个重要因子。一般地早熟品种株高较低,其与倒伏关系不大,且早熟新品种需有一定的株高以保证有较高的产量潜力,晚熟新品种较老品种有更低的株高,但不论熟期早晚,大豆品种的抗倒伏能力都随推广年代呈线性增强趋势(Boerma, 1979; Voldeng 等, 1997)^[5, 36]。且美国南部的无限结荚大豆株高不变的情况下,抗倒伏能力有明显的增强(Luedder, 1977; Wilcox 等, 1979; Specht 和 Williams, 1984)^[7, 31, 39]。Voldeng 等(1997)^[5] 发现,近 58 年内推广的大豆品种倒伏值(lodging score)呈明显下降的趋势,平均每年下降 0.0014(倒伏值 1=直立;倒伏值 5=完全倒伏)。抗倒伏能力的增强有利于冠层对光的截获及气体交换,从而提高冠层光合速率。另外,叶部病害也呈下降趋势,叶片健康状况的改善也有利于光合速率的提高。

3 存在问题及品种改良的发展方向

3.1 在对长期大豆遗传改良和定向选择过程中的生理特性及农艺性状变化进行分析时,应注意供试品种的代表性,品种不仅是不同年代、不同时期的代表品种,而且是该区域内有一定面积的推广品种,还要保证有一定的品种数量,以避免在做相关的分析时使评价结果出现偏差,甚至得出错误的结论。

3.2 中国的大豆种质资源丰富,从 1923 年至 1995 年中国已育成 651 个大豆品种, Cui 等(2000a, b)^[40, 41] 通过亲缘关系分析指出,与美国和加拿大相比,中国大豆品种的育成是基于更加丰富的原始品种或基因库,且亲缘关系相差较大。然而在中国,有关于大豆基因改良过程中生理变化的研究不多,在不同的区域内开展此方面的研究将对未来新品种的研发产生重要影响。

3.3 由于现在的许多品种是在高肥力环境选育的,

其某些抗逆特性有所减弱。但为适应现代节水农业、绿色农业发展的要求,根据大豆生理适应性培育抗旱品种、抗病性品种、高油或高蛋白等品种各种专用化的大豆品种将是大豆育种的发展方向。对于在不同环境条件下有效提高产量也是必不可少的。

参 考 文 献

- 1 Ustun A., F. L. Allen, B. C. English. Genetic progress in soybean of the U. S. mid-south[J]. Crop Sci. 2001, 41: 993—998.
- 2 Cox T. S., J. P. Shroyer, Liu Ben-Hui, et al. Martin. Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987[J]. Crop Sci. 1988, 28: 756—760.
- 3 Slafer G. A., E. H. Satorre, F. H. Andrade. Increase in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes [M]. 1994. p. 1—68. In G. A. Slater (ed.) Genetic improvement of field crops. Marcel Dekker, Inc., New York.
- 4 Slafer G. A. Genetic improvement of field crops[M]. Marcel Dekker, Inc., New York. 1993.
- 5 Voldeng H. D., E. R. Cober, D. J. Hume, et al. Fifty-eight years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada[J]. Crop Sci. 1997, 37: 428—431.
- 6 Specht J. E., D. J. Hume, S. V. Kumudini. Soybean yield potential—a genetic and physiological perspective[J]. Crop Sci. 1999, 39: 1560—1570.
- 7 Specht J. E., J. H. Williams. Chapter 3. Contribution of genetic technology to soybean productivity—Retrospect and prospect [M]. 1984. p. 49—74. In W. R. Fehr (ed.) Genetic contribution to yield gains of five major crop plants. CSSA Special Publ. 7. CSSA and ASA, Madison, WI.
- 8 Williams J. H., J. E. Specht. A perspective on yield advances attributable to soybean variety development [M]. 1979. p. 81. In Agronomy abstracts. ASA, Madison, WI.
- 9 Boerma, H. R. Comparison of past and recently developed soybean cultivars in maturity groups VI, VII, and VIII[J]. Crop Sci. 1979, 19: 611—613.
- 10 Cregan P. B., R. W. Yaklich. Dry matter and nitrogen accumulation and partitioning in selected soybean genotypes of different derivation [J]. Theor. Appl. Genet. 1986, 72: 782—786.
- 11 Frederick, J. R., J. D. Hesketh. Genetic improvement in soybean: Physiological attributes[M]. 1994. p. 237—286. In G. A. Slater (ed.) Genetic improvement of field crops. Marcel Dekker, Inc., New York.
- 12 Schapaugh W. T., Jr., J. R. Wilcox. Relationship between harvest indices and other plant characteristics in soybeans[J]. Crop Sci. 1980, 20: 529—533.
- 13 Kumudini S., D. J. Hume, G. Chu. Genetic improvement in short season soybeans. I. Dry matter accumulation, partitioning, and leaf area duration[J]. Crop Sci. 2001, 41: 391—398.
- 14 Egli D. B., J. H. Orf, T. W. Pfeiffer. Genotypic variation for duration of seed fill in soybean[J]. Crop Sci. 1984, 24: 587—592.
- 15 Egli D. B. Cultivar maturity and potential yield of soybean[J]. Field Crops Res. 1993, 32: 147—158.
- 16 Hanway, J. J., C. R. Weber. Dry matter accumulation in eight soybean (*Glycine max* [L.] Merrill) varieties[J]. Agron. J. 1971, 63: 227—230.
- 17 Gay S., D. B. Egli, D. A. Reicosky. Physiological aspects of yield improvement in soybeans[J]. Agron. J. 1980, 72: 387—391.
- 18 Smith, J. R., R. L. Nelson. Relationship between seed-filling period and yield among soybean breeding lines[J]. Crop Sci. 1986, 26: 469—472.
- 19 Weber, C. R., R. M. Shibles, D. E. Byth. Effect of plant population and row spacing on soybean development and production[J]. Agron. J. 1996, 58: 99—102.
- 20 Hartwig, E. E. Varietal Development[M]. 1973. p. 187—210. In B. E. Caldwell (ed.) Soybeans: improvement, production, and uses. Agron. Monogr. 16. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.
- 21 Shiraiwa T., U. Hashikawa. Accumulation and partitioning of nitrogen during seed filling old and modern soybean cultivars in relation to seed production[J]. Jpn. J. Crop Sci. 1995, 64: 754—759.
- 22 Board, J. E., W. Zhang, B. G. Harville. Yield rankings for soybean cultivars grown in narrow and wide rows with late planting dates[J]. Agron. J. 1996, 88: 240—245.
- 23 Jeffers, D. S., R. M. Shibles. Some effects of leaf area, solar radiation, air temperature, and variety on net photosynthesis in field-growth soybean[J]. Crop Sci. 1969, 9: 762—764.
- 24 Wells, R., L. L. Schuize, D. A. Ashley, et al. Cultivar differences in canopy apparent photosynthesis and their relationship to seed yield in soybeans[J]. Crop Sci. 1982, 22: 886—890.
- 25 Harrison, S. A., H. R. Boerma, D. A. Ashley. Heritability of canopy apparent photosynthesis and its relationship to seed yield in soybeans[J]. Crop Sci. 1981, 21: 222—226.
- 26 Ashley, D. A., H. R. Boerma. Canopy photosynthesis and its association with seed yield in advanced generations of a soybean cross [J]. Crop Sci. 1989, 29: 1042—1045.
- 27 Buttery, B. R., R. I. Buzzell, W. I. Findlay. Relationships among photosynthetic rate, bean yield and other characters in field-grown cultivars of soybean[J]. Can. J. Plant Sci. 1981, 61: 191—198.
- 28 Morrison, M. J., H. D. Voldeng, E. R. Cober. Physiological changes from fifty-eight years of genetic improvement of short-season cultivars in Canada[J]. Agron. J. 1999, 91: 685—689.
- 29 Buttery, B. R., R. I. Buzzell. Some differences between soybean cultivars observed by growth analysis[J]. Can. J. Plant Sci. 1972, 52: 13—20.
- 30 Burton, J. W. Breeding soybeans for improved protein quantity and quality[M]. 1984. p. 361—367. In R. Shibles (ed.) Proc. of the World Soybean Res. Conf., 3rd. Ames, IA. 12—17 Aug. 1984. Westview Press, Boulder, CO.
- 31 Wilcox, J. R., W. T. Schapaugh, Jr., R. L. Bernard, et al. Genetic improvement of soybeans in the Midwest[J]. Crop Sci. 1979, 19: 803—805.
- 32 Wilcox, J. R. Sixty years of improvement in publicly developed elite

- soybean lines[J]. Crop Sci. 2001, 41: 1711—1716.
33. Sinclair T. R., T. Horie. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency: A review[J]. Crop Sci. 1989, 29: 90—98.
 34. Tollenaar, M., T. B. Daynard. Effect of Source: sink ratio on dry matter accumulation and leaf senescence of maize Can[J]. J. Plant. Sci. 1982, 62: 855—860.
 35. Rajcan, I., M. Tollenaar. Source: sink ratio and leaf senescence in maize: I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling[J]. Field Crops Res. 1999, 60: 245—253.
 36. Kumudini, S., D. J. Hume, G. Chu. Genetic improvement in short season soybeans: II. Nitrogen accumulation, remobilization and partitioning[J]. Crop Sci. 2002, 42: 141—145.
 37. Frederick, J. R., J. T. Woolley, J. D. Hesketh, et al. Seed yield and agronomic traits of old and modern soybean cultivars under irrigation and soil water—deficit[J]. Field Crops Res. 1991, 27: 71—82.
 38. Frederick J. R., J. T. Woolley, J. D. Hesketh, et al. Water deficit development in old and new soybean cultivars[J]. Agron. J. 1991, 82: 76—81.
 39. Luedders V. D. Genetic improvement of yield in soybeans[J]. Crop Sci. 1977, 17: 971—972.
 40. Cui Z., T. E. Carter, Jr., J. W. Burton. Genetic base of 651 Chinese soybean cultivars released during 1923 to 1995[J]. Crop Sci. 2000a, 40: 1470—1481.
 41. Cui Z., T. E. Carter, Jr., J. W. Burton. Genetic diversity patterns in Chinese soybean cultivars based on coefficient of parentage [J]. Crop Sci. 2000b, 40: 1780—1793

RESRARCH ADVANCE ON PHYSIOLOGICAL CHANGES FROM GENETIC IMPROVEMENT OF AMERICAN SOYBEAN CULTIVARS

Jin Jian^{1,2} Wang Guanghua¹ Liu Xiaobing¹ Pan Xiangwen¹ Zhou Keqin¹

(1. *North East Institute of Geography and Ecological Agriculture, Harbin 150040;*

2. North — East Agriculture University, Harbin 150030)

Abstract Physiological traits of soybean had been changed with genetic improvement. The dry matter and N accumulation, photosynthetic efficiency and leaf duration were increased in seed filling period. Seed protein levels had been reduced with an increase in seed oil. Density toleration and lodging resistance had been improved also, but resistance to drought reduced. It is very important to conduct the study on physiological changes during improving soybean genes indifferent ecological regions of China for developing new soybean varieties in future. Developing new soybean varieties for special use will be direction in soybean breeding in future.

Key words Soybean; Genetic improvement; Physiological traits; Yield