



大豆株型与高光效育种的理论与实践

——我 50 年大豆育种科学生涯(第一部分)

杜维广^{1,2}

(1. 黑龙江省农业科学院 大豆研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院 牡丹江分院, 黑龙江 牡丹江 157041)

摘要:文章总结了杜维广从 1975 年到 2024 年从事大豆育种 50 年的研究经历,包括常规育种、高光效育种、理想株型育种、践行分子模块设计育种和全基因组 QTL-allele 设计育种(组合设计和基因型设计)新方法。本文系统总结了大豆株型与高光效育种的理论与实践,阐述了大豆植株是光能吸收的载体,从而株型与高光效关联;提出理想株型和理想型设计方案及其育种瓶颈,并对耐密大豆株型进行了探讨;提出高光效育种理念和技术路线及其高光效光合生理基础和高光效育种瓶颈。通过对 30 年高光效育种历程的总结,为从事大豆育种研究的科技人员作进一步研究提供参考。

关键词:大豆;株型与高光效;理想株型和理想型;高光效育种

The Theory and Practice of Soybean Breeding by Ideal Plant Type and High Photosynthetic Efficiency – My 50 Years Experience in Soybean Breeding (Part I)

DU Weiguang^{1,2}

(1. Soybean Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China; 2. Mudanjiang Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Mudanjiang 157041, China)

Abstract: This paper summarizes Du Weiguang's 50 years of research experience in soybean breeding from 1975 to 2024, including conventional breeding, high-light efficiency breeding, ideal plant type breeding, practicing molecular module design breeding, and genome-wide QTL-allele design breeding (combination design and genotype design) new methods. In this paper, we systematically summarized the theory and practice of soybean plant type and high light efficiency breeding, and expounded that soybean plants were the carriers of light energy absorption, so that plant type was related to high light efficiency. The ideal plant type and ideal design scheme and its breeding bottleneck were proposed, and the dense-tolerant soybean plant type was discussed. The concept and technical route of high-light-efficiency breeding, the physiological basis of high-light-efficiency photosynthesis and the bottleneck of high-light-efficiency breeding were proposed. By summarizing the 30 years of high-efficiency breeding, it provides a reference for scientists and technicians engaged in soybean breeding research for further research.

Keywords: soybean; plant type and high light efficiency; ideal plant type and ideal type; high light efficiency breeding

我 1973 年从黑龙江省北安农业科学研究所调到黑龙江省农业科学院大豆研究室,从事大豆栽培生理研究。1975 年黑龙江省农业科学院成立我国第一个大豆研究所后,我又调到该所育种一室从事大豆遗传育种工作直到 2008 年。我和陈怡继承和发扬了王彬如、王连铮和翁秀英等前辈开启的大豆育种学科之研究。1976 年以来,在陈洪文所长引见下,黑龙江省农业科学院大豆研究所与中国科学院植物研究所谭克辉研究员合作组成课题组,由我主持在国内率先开展大豆高光效育种研究。

2009 年受聘于黑龙江省农业科学院牡丹江分院担任大豆学科导师至 2025 年。期间 2011 年又受

聘于中国科学院东北地理与农业生态研究所任客座研究员,参与刘宝辉研究员团队开展的大豆分子模块设计育种等研究工作。2011 年盖钧镒院士在牡丹江分院建立国家大豆改良中心牡丹江试验站,后由南京农业大学、牡丹江市政府、黑龙江省农业科学院共同建立牡丹江大豆研发中心,以牡丹江分院为依托单位。我们共同开展了东北栽培大豆资源群体生态遗传研究和全基因组 QTL-allele 设计育种(组合设计和基因型设计)新方法等研究工作。2017 年受聘于飞龙种业,作为大豆首席科学家和牡丹江分院一起协助飞龙种业开展大豆商业化育种。现对大豆株型与高光效育种有关问题作一探讨,供大豆育种工作者参考。

收稿日期:2024-03-07

基金项目:“七五”“八五”“九五”期间“大豆新品种选育技术”攻关课题,第三层次“大豆育种应用基础和技术研究”;国家 973 计划:光合作用高效转能机理及其在农业中的应用(G1998010100)。

第一作者:杜维广(1943—),男,研究员,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:weiguangdu@126.com。

1 大豆的株型与高光效

自20世纪60年代以来,矮秆、半矮秆株型的绿色革命基因 *sd1* 在水稻矮化育种中得到广泛的应用,然而直到2002年 *sd1* 才被克隆。水稻矮秆、半矮秆株型的培育主要解决了由于倒伏问题而带来的减产,从此矮化育种悄然兴起。矮秆、半矮秆株型可构建种植密度较大的群体,提高群体的叶面积指数,进而提高光能的吸收,导致产量的提高。盖钧镒等^[1]认为,理想株型和理想型是有区别的,理想株型主要指植株高效受光态势的茎叶构成,它应该是均匀—主茎型及均匀—并重型,有限或亚有限结荚习性。而理想型除理想株型的外貌,还包括内在光合特性、物质积累与分配“源、流、库”等相应的生理过程。大豆株型结构不同于水稻,具有光能截获和光合产物“局部利用”等特征特性,故需要开展

理想株型和理想型育种,培育理想株型和理想型品种。

植物干重90%~95%来自光合作用,光合产物是作物产量形成的重要基础,提高大豆单产关键在于提高光能利用率和协调碳氮代谢。目前我国农作物的光能利用率很低,高产的稻麦品种的光能利用率也仅为1%~1.5%,而理想的光能利用率应是3%~5%^[2]。其主要原因是47%太阳光(小于400 nm,大于700 nm)不能被植物光合利用,而仅53%能被植物利用。并且,其中还有16%被植株吸收的太阳光能不能被植株叶片充分吸收;约9%的光能吸收后在植株体内不能有效传递,通过光抑制、光破坏等耗散激发能;约19%光能不能有效地转化为稳定化学能;约4%的光能被植株代谢所消耗掉;而真正用在光合作用的光能只有5%^[3](图1)。故而提高光能利用率尚有很大潜力。

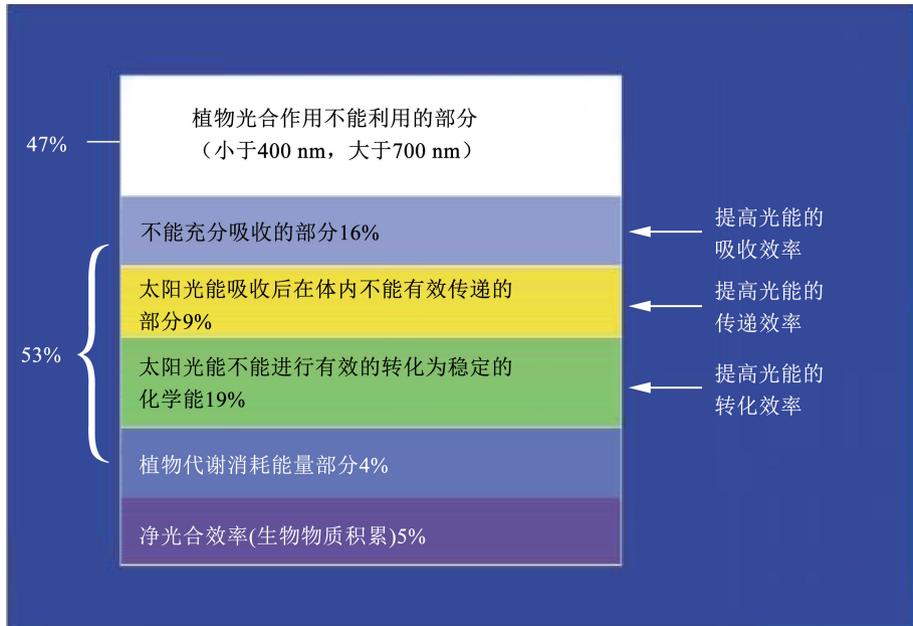


图1 太阳光能被植物利用情况

Fig. 1 Utilization of sunlight by plants

由理想株型构建的理想株型群体结构仅提高光能的吸收效率,但高光效的根本点在于光能的充分利用,而提高作物光能利用的核心是提高作物的光能吸收、传递和转化效率(图1)。从宏观上看,光能的截获首先发生在作物个体和群体中,因此,作物株型的受光态势直接影响着作物能否把所截获的光能均匀地分配到全部叶片中。而理想型不仅能有效截获光能,还能较好地将截获的光能传递到叶片和非叶器官,并提高了转化效率。这在某种程度上与高光效育种的培育理想光合生态型品种的功能很相似。

在长期的大豆育种实践中,我发现不同熟期组

的品种或相同熟期组的不同品种,其株高、主茎节数和有效节数及每节结荚数存在明显差异,凡是主茎节数和有效节数多及每节结荚数多的品种产量便高。大豆主茎节数、有效节数及每节结荚数的增加实质上使生物产量提高。生物产量是植物基因型、碳和氮积累能力、栽培措施、环境因素的综合结果,与后期籽粒产量紧密相关。代表生物产量的株高、主茎节数和有效节数及每节结荚数的遗传率较高,且很容易目测鉴别又易在早世代选择。因此,本人提出以增加主茎节数(适当增加株高,主要缩短节间长度)和有效节数、增加每节结荚数为主要生态性状进行遗传改良,同时考虑植株叶片分布和

叶片光合活性等性状,设计理想株型和理想型的理念。应该指出的是,无论是理想株型还是理想型都是多模式的,这里设计的只是其中一种,而且是易于精准表型鉴定,分子机理清晰^[4],易调控操作的一种重要设计模式。由于理想型首先具有理想株型的外貌,然后在此基础上进行植株自身光合生理的改良,所以将理想株型和理想型设计一起研究。通过在表型和分子水平上的研究结果及实践验证了这个理念的正确性和可行性。

东北春大豆理想株型设计育种的实质是按植物生理生态学原理,将理想株型生态性状纳入大豆常规育种的目标,培育具有理想株型特征特性的突破性新品种(产量、品质、某个生态性状和生态适应性的突破等)。依据理想株型和理想型设计理念,本人设计了东北春大豆区 MG000 ~ MG III 熟期组小群体、中群体和大群体理想株型和理想型^[5]。

应该指出,20 世纪 60 年代后期,提倡“理想型”的育种概念,并未像株型育种那样立即得到广泛的认可和应用,大豆理想株型和理想型研究仍处在深入研究阶段,有待在高产理想株型设计的基础上,利用于理想株型有关性状的合理组配来创制高产理想型。这项研究需组织育种、栽培、生理等多方面科技人员协同攻关,才能加快培育高产理想株型和理想型突出品种。

综上所述,从矮秆、半矮秆的矮化育种;到矮秆、半矮秆等品种的表型和光合生理研究的理想株型和理想型育种,培育理想株型和理想型品种;再到理想光合生态型的高光效育种,均是围绕株型带动光合利用效率而展开的育种。它们是不同的历史时期为提高大豆产量而应用的有效育种途径和方法,可见株型与高光效相关联。应该指出,突破携带矮秆、半矮秆“绿色革命”基因小麦和水稻中抑制植物生长的 DELLA 蛋白高水平积累,是导致其对氮素响应减弱和氮肥利用效率下降的瓶颈。

大豆理想株型和理想型育种瓶颈即:正确认识和理解株型与高光效关系、理想株型和理想型;高通量精准鉴定理想株型和理想型;如何实现理想株型和理想型设计与培育;理想株型和理想型功能基因克隆与验证等。

2 耐密大豆理想株型的探讨

耐密大豆理想株型设计是在东北春大豆区 MG000 ~ MG III 熟期组理想株型设计的基础上提出的。

2.1 光合作用特点

耐密大豆理想株型光合作用特点是光饱和点

高而 CO₂ 补偿点低、叶绿素总含量高、叶绿素 b 含量高、叶绿素 a/叶绿素 b 的比值小、表观光合速率高。

2.2 表型特点

2.2.1 矮秆和半矮秆大豆品种(系) 矮秆和半矮秆大豆品种(系)是克服密植倒伏的重要种质资源,由它能够成功构建保苗 40 万株·hm⁻²以上的密植“大群体”种植方式。例如:以矮秆耐密理想型品种东生 89 构建的“大群体”百亩示范田曾创造平均亩产 255.9 kg 产量。

矮秆和半矮秆大豆品种(系)特征特性:株高 50 ~ 65 cm、主茎节数 15 ~ 17 节,有效节数 13 ~ 15 节;以主茎结荚为主,有 2 ~ 3 个一级短分枝或 3 ~ 4 个枝梗(大豆主茎腋芽仅继续长出 1 ~ 2 个节间短的节,并不再生长而且着生豆荚,暂定为枝梗),封垄前复叶下坡,封垄后复叶上挺。株型收敛呈近塔型。叶片以长叶为主,小圆叶也可。

2.2.2 中秆大豆品种(系)构建“大群体” 大豆产量是由单位面积产量构成因素的乘积构成的,但是产量构成因素间会相互制约。由于大豆是多生长中心的作物,光合产物有“局部供应性”和“同侧运输性”^[6]。所以矮秆和半矮秆品种构建“大群体”理想株型结构仍具有一定的局限性。主要表现主茎节数增加的空间受到限制,即矮秆和半矮秆品种的生物量提高受到限制,同时矮秆品种对肥料利用率偏低,影响到大豆产量的提高。因此本人提出利用秆强抗倒中秆大豆品种(系)构建密植种植方式。

中秆大豆品种(系)特征特性:株高 80 ~ 95 cm,主茎节数 18 ~ 20 节,有效节数 16 ~ 18 节;以主茎结荚为主,有 2 ~ 3 个一级短分枝或 3 ~ 4 个枝梗。秆强抗倒,封垄前复叶下坡,封垄后复叶上挺。株型收敛呈近塔型。叶片以长叶为主,小圆叶也可。

2.3 养分利用率

“大群体”(保苗 40 万株·hm⁻²以上)种植方式施肥量要高于“中群体”(保苗 30 万株·hm⁻²)。所以适应“大群体”的理想株型若具有对氮、磷、钾其中 1 种高效利用的特征特性,则可适当减少施肥量,是最佳选择。

2.4 大豆理想株型与群体结构

具有矮秆耐密理想株型的大豆品种东生 89 在 30 万株·hm⁻²群体结构时株高为 53 cm,但由它构建的 45 万株·hm⁻²“大群体”百亩示范田,创造平均亩产 255.9 kg,其株高变为 73 cm。证明东生 89 构建 45 万株·hm⁻²大群体的同时,大群体理想株型结构又影响了东生 89 的株型。

大豆产量形成是通过两个生理过程完成的,一是光合作用,二是吸收作用。而这两个生理过程是

在田间群体株型结构中完成的,群体株型结构是产量形成的基础。株型是大豆和环境统一的结果,那么产量—群体—株型三者之间就存在制约关系,而它们还要适应所生长的田间生态条件的影响,所以产量—群体—株型—环境四者是相互制约关系。株型制约了产量,群体株型结构是大豆产量形成的限制因素,群体理想株型结构适应作物育种理念的进展。

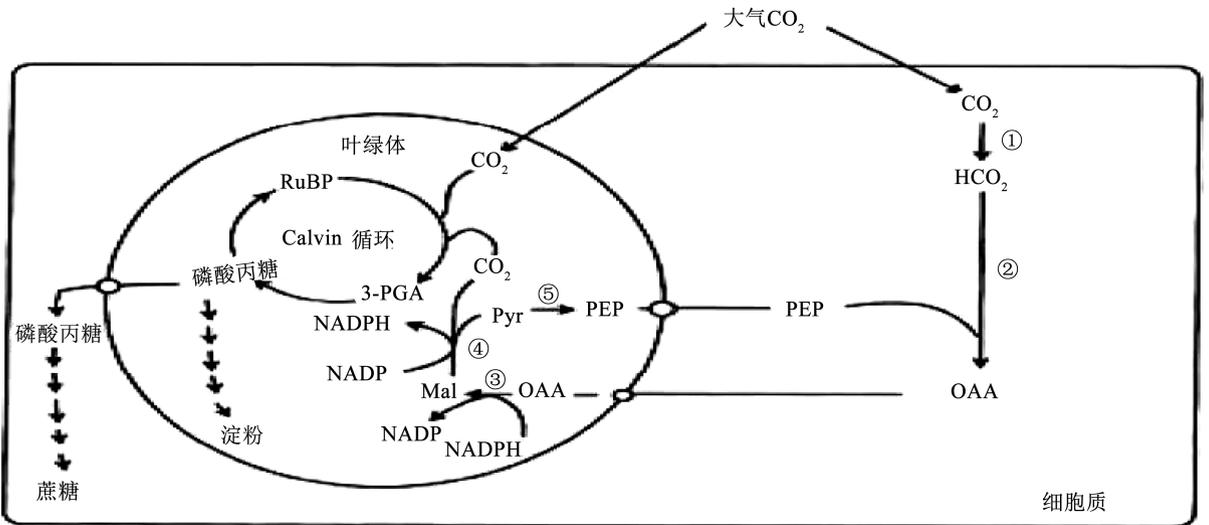
作物生物产量与产量密切相关,袁隆平团队试图通过培育高秆水稻来提高生物量进一步提高水稻产量的构思。大豆品种更是如此,大豆不像禾本科作物籽实在茎顶端,而是在植株每个节上,同化产物具有局部分配的现象。在“小群体”和“中群体”的群体结构中因生物量少于“大群体”成为限制产量提高的因子,所以为适应提高产量的需求,增加大豆品种的生物量早已提上育种的日程,这就需较大群体结构来实现群体生物量的增加。但目前“大群体”的“卡脖子”问题是缺少适应密植的品种,所以要探讨耐密植的大豆理想株型结构。

3 大豆高光效育种相关理论与技术问题探讨

3.1 东北大豆高光效育种的总体思路

作物遗传改良的实质是提高作物的产量。大豆产量的90%~95%来自光合作用,因此提高光能吸收、传递、转化的效率是提高单产的根本。大豆高光效育种总体思路是:早在1984年我们开始研究C₃植物的C₄途径酶,提出在C₃作物小麦和大豆叶片中,虽然不具有C₄植物的Kranz解剖结构,但可能具有一个完整的C₄途径循环系统^[3]。

根据C₄途径酶在C₃植物细胞内的定位和CO₂浓缩位点,提出C₃作物自身的C₄途径循环系统设想图^[3](图2)。C₄植物具有较高的光合效率,是因为它具有1个浓缩CO₂的C₄途径,该途径使植物更有效地吸收CO₂并保持较高的CO₂同化效率。如果C₃作物也具有类似的C₄途径,我们就有可能调动C₃作物内的C₄途径来提高光合效率。



注:①CA(碳酸酐酶);②PEPCase(碳酸烯醇式丙酮羧化酶);③NADP-NDH(NADP-苹果酸脱氢酶);④NADP-ME(NADP-苹果酸酶);⑤PPDK(丙酮酸磷酸双激酶)。

Note: ①CA(carbonic anhydrase); ②PEPCase(phosphoenolpyruvate carboxylase); ③NADP-NDH(NADP-Malate dehydrogenase); ④NADP-ME(NADP-malatedehydrogenase); ⑤PPDK(pyruvate orthophosphate dikinase)。

图2 C₃植物类似C₄途径微循环的设想示意图

Fig.2 Conceptual diagram of C₃ plant microcirculation similar to C₄ pathway

在谭克辉和匡廷云的指导下,我们根据植物生理学原理、作物遗传育种学和光合作用理论,用还原论和整体论相结合理念,研究C₃作物大豆的C₄途径,进行C₃作物大豆遗传改良。在某一地区生态类型基础上,启动和改良C₃作物大豆自身C₄途径酶系基因来提高光合速率,并将多项高光效高产优质抗逆基因聚合,与高光效分子(分子模块)设计育种及其常规育种相结合,进行高光效突破性新品种培

育,从而解决大豆常规育种难以大幅度提高C₃作物大豆光合效率进而提高单产的科学问题。其次,以高光效品种为核心技术,开展高产栽培生理研究,建立高光效品种生产技术规程,推进高光效品种扩大种植面积。最终形成了高光效育种的总体思路(图3)。在生态育种的基础上,通过对大豆高光效生理指标的筛选,提高大豆光能利用效率,充分发挥大豆C₃作物体内类似C₄途径的活力,进一步提高

碳素同化效率。

这与另一途径,通过将 C_4 植物的 C_4 途径基因导入到 C_3 植物中,以提高 C_3 植物的光合效率,所获得的高光效和高产等优良性状可能会取得异曲同

工、殊途同归的效应。但另一途径 C_4 光合酶系基因是否整合到 C_3 植物中,尚在研究的路上。本人建议当前主要采用第一条途径培育高光效高产大豆品种。

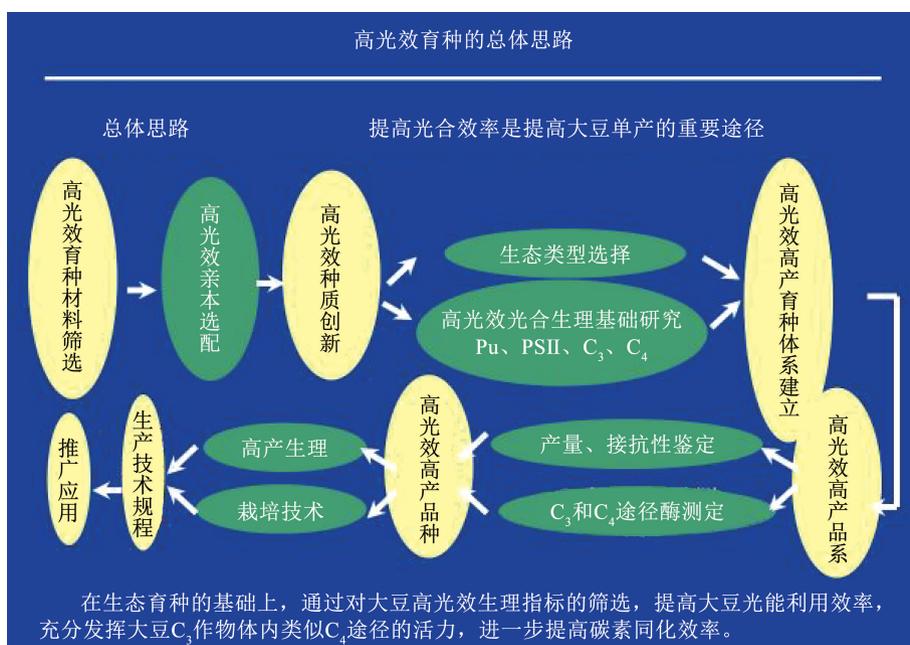


图3 大豆高光效育种总体思路

Fig. 3 General idea of soybean high light efficiency breeding

大豆品种(系)间光合速率存在明显差异,并具有遗传相对稳定性,且和产量呈正相关^[7]。高效受光态势的理想株型是大面积截获光能的基础。通过对叶绿体超微结构的研究表明,高光效大豆叶绿体的基粒片层结构明显增多,而且光合膜的结构稳定,因此有利于对光能的吸收、传递和转化^[3]。提高大豆品种叶片和非叶器官光合速率、

光合系统 II (PS II) 反应中心的综合活力和光合作用暗反应的 C_3 与 C_4 途径酶活性,能够有效地提高光能吸收、传递和转化效率。对大豆叶片的荧光参数与光合速率及光合碳同化酶活性之间的相关分析发现,光合速率、光合碳同化酶活性和 PS II 综合活力之间表现出明显的连锁关系和拉动效应^[8] (表 1)。

表 1 大豆光合速率、光合碳同化及荧光动力学参数的相关性

Table 1 Correlation between soybean photosynthetic rate, photosynthetic carbon assimilation, and fluorescence kinetics indexes

参数 Index	P_n	F_v/F_o	q_p	q_N	$\Phi_{PS II}$	RuBPC	PEPC	NADP-MDH	NADP-ME	PPDK
P_n	1.00	0.70	0.99 **	-0.93 *	0.96 *	0.94 *	0.75	0.81 *	0.78	0.54
F_v/F_o		1.00	0.93 *	-0.42	0.83 *	0.85 *	0.84 *	0.82 *	0.95 **	0.66
q_p			1.00	-0.93 *	0.96 **	0.90 *	0.83 *	0.85 *	0.82 *	0.58
q_N				1.00	-0.82 *	-0.75	-0.66	-0.67	-0.56	-0.44
$\Phi_{PS II}$					1.00	0.91 *	0.85 *	0.78	0.83 *	0.74
RuBPC						1.00	0.99 **	0.86 *	0.88 *	0.76
PEPC							1.00	0.81 *	0.84 *	0.80
NADP-MDH								1.00	0.96 **	0.34
NADP-ME									1.00	0.48
PPDK										1.00

注: P_n . 净光合速率; F_v/F_o . PS II (光系统 II) 活性; q_p . 光化学淬灭; q_N . 非光化学淬灭; $\Phi_{PS II}$. PS II 的实际光化学效率; * . $P < 0.05$; ** . $P < 0.01$ 。

Note: P_n . Photosynthetic rate; F_v/F_o . PS II (Photosystem II) activity; q_p . Photochemical quenching; q_N . Non-photochemical quenching; $\Phi_{PS II}$. Actual photochemical efficiency of PS II; * . $P < 0.05$; ** . $P < 0.01$ 。

当 PS II 综合活力提高时,可以为暗反应提供充足的能量(ATP)和还原力(NADPH),导致 C₃和 C₄途径的高效运转,而反过来当 C₃和 C₄途径的高效运转时就需要更多的能量,必然又拉动了光化学反应的加速,促进了光能的吸收、传递和转化,不仅提高了光合效率,同时也减少了光抑制。启动 C₃作物大豆自身的 CO₂浓缩机制(如类似 C₄途径)会提高

CO₂同化效率,同时也会拉动光反应速度,避免因光能过剩而导致的光抑制和光氧化对光合器的破坏^[3]。

高光效的光合生理的基础主要是指其光反应主要表现在光化学反应能量利用的增加和非光化学反应能量耗散的减少,从而使 PS II 反应中心能把捕获的光能更有效地用于光合作用中(表 2)。

表 2 高光效品种黑农 40、黑农 41 和高产品种黑农 37 初荚期的光合和光饱和点及荧光动力学参数

Table 2 Photosynthesis and light saturation points and fluorescence dynamics parameters of high light efficiency varieties Heinong 40, Heinong 41, and high yield variety Heinong 37 at early podding stage

品种 Variety	$P_n/$ ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	PPFD/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	F_v/F_o	F_v/F_m	q_p	q_N	$\Phi_{PS II}$
黑农 40 Heinong 40	17.76 ± 1.05	1360	5.2 ± 0.15	0.84 ± 0.04	0.65 ± 0.07	0.65 ± 0.06	0.51 ± 0.03
黑农 41 Heinong 41	17.27 ± 1.20	1188	5.2 ± 0.10	0.84 ± 0.00	0.64 ± 0.05	0.65 ± 0.04	0.53 ± 0.02
黑农 3 号 Heinong 3 (CK)	13.59 ± 1.02	1146	4.5 ± 0.31	0.82 ± 0.01	0.61 ± 0.09	0.71 ± 0.05	0.50 ± 0.03

注: F_v/F_m . PS II 最大量子效率;PPFD. 光量子通量密度。

Note: F_v/F_m . Maximal photochemical efficiency of PS II; PPFD. Photosynthesis photon flux density.

我们的研究结果还表明,黑农 37、黑农 40 和黑农 41 品种均存在 C₃途径和 C₄途径酶,其活性均表现为黑农 40 和黑农 41 高于黑农 37。高光效的光合生理基础为:其暗反应主要表现在 C₃和 C₄酶系活性高效表达,更有效地固定 CO₂,从而提高了光能高效转化。综上,高光效的光合生理基础是其光反应和暗反应过程都明显改善^[5,9]。

基于大豆高光效育种研究,本人认为在某一生态类型基础上,将具有较大光能截获能力(靠理想株型实现)、光能高速传递能力、高光能转化能力、高光合速率和高 RuBP 羧化酶及 C₄途径酶活性,并具有光合产物在籽粒中高比例分配、光合时间持续较长(靠理想株型实现)等综合水平,定义为理想光合生态型(丰富了理想型)。

综上,构建理想光合生态型必须将提高大豆品种叶片和非叶器官光合速率、PS II 反应中心的综合活力和光合作用暗反应的 C₃与 C₄途径酶活性,作为设计理想光合生态型、培育理想光合生态型品种指标。

作物科学家们深知作物产品最终来自根部吸收的养分通过叶绿体光合作用形成的光合产物。光能是地球上食物能源的终极来源。实现超高产

有赖于单位面积光能利用效率的提高,包括光能截获的提高和光合效率的提高。因此,作物科学家提出了株型和群体结构最优化的问题。20 世纪的绿色革命便是围绕株型带动光合利用效率而展开的^[3]。

3.2 大豆高光效高产育种技术路线

3.2.1 确定正确的大豆高光效育种目标 在制定某一生态区域作物育种目标时,要考虑适应 10 年左右以后该生态区域生态条件的变化和生及加工企业的需要。大豆高光效育种目标是培育大豆高光效高产突破性品种,目前突破性品种的概念是大豆产量或品质(含蛋白质组分,尤其是含硫氨基酸等;含脂肪组分,脂肪氧化酶的同功酶缺失、油酸或亚油酸等)或高抗(耐)逆性或广适应性的突破,实现高产、优质、多抗、广适应性—少投入、多产出、保护环境的育种理念。本人提出“理想光合生态型”(即丰富理想株型内涵)的构思,认为大豆高光效育种应在某生态区域生态类型基础上育成理想光合生态型的品种^[3]。

3.2.2 构建大豆高光效高产育种体系 依据高光效育种的总体思路、东北大豆育种目标和育种体系的内涵,构建了大豆高光效高产育种体系^[3](图 4)。

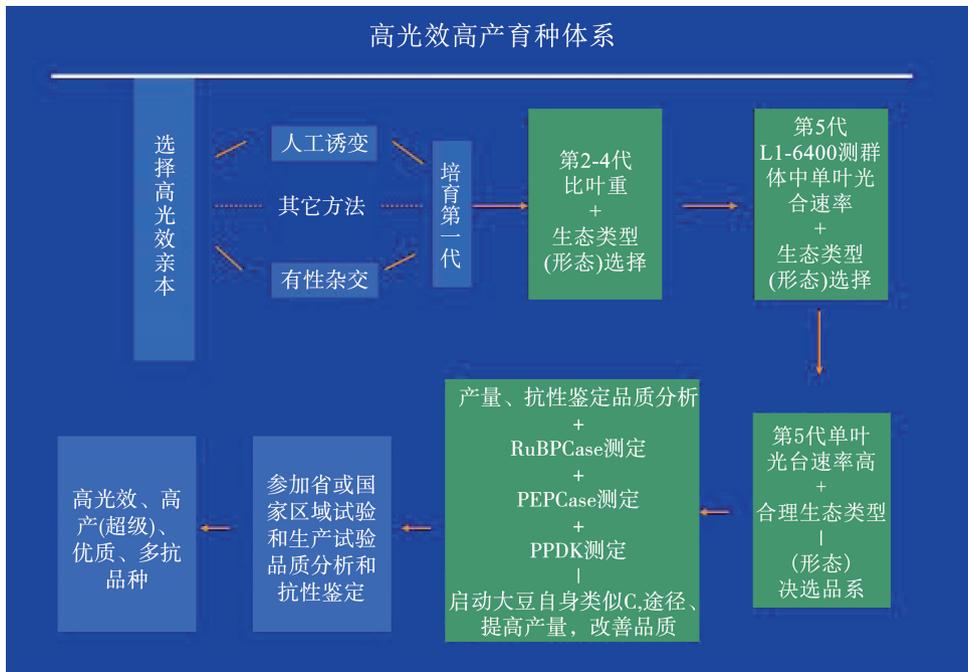


图4 大豆高光效育种体系

Fig.4 Soybean breeding system of high light efficiency

3.2.3 高产基因/分子模块发掘与种质创制, 建立研究型基因库 作物育种在优×优的概念下相近遗传基础的材料反复使用, 使遗传基础日趋贫乏, 已成为限制育种成败的瓶颈, 故遗传多样性在育种中的应用备受关注。应用生物育种技术发掘新的基因资源, 并探明其遗传基础, 加强种质创制研究是高产(超高产)育种研究的重要科学命题之一; 建立含量大的、生态性状广泛的东北大豆高光效品种(品系)中长期研究型基因库, 是进行东北大豆品种改良的基础。

3.2.4 高光效育种亲本选择和组配原则 首先, 从整体论出发, 根据表型分析和系谱追溯和形成过程及宝贵育种经验等来发掘优异亲本, 并提出限制高光效高产(超高产)育种瓶颈的主要生态性状。首先发掘高光效高产(超高产)育种受体亲本, 在解析育成品种、各生态区新育成并有很好配合力的主栽品种遗传背景的基础上, 发掘受体亲本(底盘品种)。

其次, 发掘供体亲本, 注重选择产量和产量的主要相关生态性状: 生育期、产量性状、理想株型性状、高光效性状、花萼脱落性状、主茎节数、主茎有效节数、每节结荚性状、主茎短分枝性状、中秆曲茎短分枝性状、成熟期、生物量、收获指数、R6~R8时期、高异交率及抗病虫、耐旱、耐盐碱等生态性状。

再次, 从还原论出发, 解析和发掘上述各生态性状分子模块、功能验证、作用机理及互作效应, 获得能为育种应用的分子模块, 并开发鉴定高产(超高产)分子模块(等位基因群)的特异分子标记。以整体论和还原论相结合的理念, 将分子模块导入受

体亲本, 并通过高光效高产育种体系等技术路线培育突破性品种。在发掘现有种质资源高产(超高产)分子模块的同时, 更重要的是利用生物育种技术创新种质和突破性新品种研究, 不断地提供高光效高产(超高产)育种的供体亲本。

在亲本组配时, 首要关键是明确受体亲本的特征特性, 应只有1~2项短板; 其次发掘能弥补受体短板的含高光效血缘的供体亲本。可以通过回交(生态回交)转育技术路线, 以受体亲本(或含高光效血缘不同供体)为轮回亲本进行1~2次回交, 将弥补受体短板的供体亲本的基因导入受体亲本中; 也可以直接通过诱变途径培育高光效品种。

在亲本组配上建议采用多个供体亲本改造受体亲本的“巢式组配方式”, 可以通过回交(生态回交)转育技术路线。采用春夏大豆杂交; 春大豆株型与黄淮春夏大豆和南方夏大豆株型杂交; 新育成主栽品种和地方品种(含上述生态性状分子模块)杂交; 新育成主栽品种和国外品种杂交; 新育成主栽品种和野生(半野生)品种杂交; 利用具有弥补受体亲本生态性状短板的稳定优良单株($F_1 \sim F_5$ 代)为供体亲本, 向受体亲本导入其特定生态性状, 用受体亲本为轮回亲本回交1次等方法创制供体亲本, 也有可能育成高光效突破性品种; 用不育系构建含东北春大豆、黄淮海春夏大豆、南方多季作大豆和国外大豆品种(系)的育种群体培育供体亲本或直接培育高光效突破性品种。

3.2.5 高光效育种后代选择和培育 在杂交后代选择和培育上, 除光合生理指标分为选择指标和鉴

定指标外,其它与常规育种基本相同。目前,对杂交第二代育种群体的选择及在淘汰不良组合基础上(注意保留遗传多样性),可通过高光效高产育种体系+常规育种+育种经验来选择符合目标要求的组合,在这些组合中采用系谱法或混合个体选择方法,选择符合要求的第二代单株,并用摘荚法保留其他的遗传变异。第三代南育(繁)加代,采用摘荚法收获,保留遗传变异群体。第四代进行光合速率(或分子模块)+表型+育种经验鉴定,选择符合要求的单株,构建第五代品系。对第五代品系进行高光效高产育种体系(或分子模块)+常规育种+育种经验进行选择。对决选品系进行 RuPB 羧化酶、PEP 羧化酶、PPDK 羧化酶鉴定,并进行抗性鉴定和品质分析。最终确定选择符合育种目标的品系(即为决选品系)。

也可参考常规育种混合摘荚法选择,即 F_1 代去伪杂种按组合单株摘荚法(单株全收); $F_2 \sim F_3$ 代按组合单株摘荚法; F_4 代进行光合速率(或分子模块)+表型+育种经验鉴定,选择符合要求的单株,构建第五代品系。对 F_5 代品系采用高光效高产育种体系(或分子模块)+常规育种+育种经验进行选择。对决选品系进行 RuPB 羧化酶、PEP 羧化酶、PPDK 羧化酶鉴定,并进行抗性鉴定和品质分析。最终确定选择符合育种目标的品系(即为决选品系)。

随着测定光合作用系统仪器的研究和高通量光合作用分子模块研究的开展,将有可能在 F_2 代育种群体采用高光效高产育种体系+表观光合速率(或分子模块)+常规育种+育种经验来选择符合目标要求的组合,选择符合要求的 F_2 代单株。其它世代同以上所述。对决选品系进行产量多点鉴定并选择符合育种目标的优良品系参加省(国家)各级试验。

3.2.6 C_4 植物 C_4 途径酶系基因转化至大豆,提高光合效率 张方等^[8]指出,利用转基因技术使 C_4 光合途径中的一些酶具有在 C_3 植物叶内高水平表达成为可能。应该指出,向 C_3 作物转化 C_4 植物的 C_4 光合途径酶系基因是很复杂的问题,它涉及到与 C_3 作物自身 C_4 光合途径酶系进行协调融合和互作等问题,还涉及到是否能改变 C_3 作物自身的代谢类型,进而转化为 C_4 植物的 C_4 光合途径生化代谢类型。但是可以肯定的是向 C_3 作物转 C_4 植物的 C_4 光合途径酶系基因,确实提高了 C_3 作物的光合效率,是提高 C_3 作物产量的新突破点。我们试图在生态类型基础上,通过启动和改造 C_3 作物大豆自身的 C_4 酶系基因来提高光合效率,并将多项高光效功能整合聚集,并和分子设计育种及常规育种相结合,期望培育出高光效、高产大豆新品种,实现大幅度提

高 C_3 作物大豆单产水平的目标。

3.2.7 学科交叉和建立科研平台开展大豆高光效育种 大豆高光效育种的实践表明了学科交叉和建立科研平台的必要性和重要性,它是现代科学研究的基础。黑龙江省农业科学院大豆研究与中国科学院植物研究所合作开展大豆高光效育种,实现优势互补及遗传育种和植物生理生化密切结合,30年来,在大豆高光效育种领域取得的成绩证明学科交叉和建立科研平台是开展大豆高光效育种的成功经验。

3.2.8 实现科企结合共同发展 随着大豆种业的发展,种子企业迫切需要科研单位育成急需的大豆优良品种;随着商业化育种的发展,种子企业需要科研单位的指导和应用基础研究结果;而科研单位育成的品种提供给种子企业,可促进品种的推广并转化为生产力。正是在双方互求的基础上,实现科企联合的共同发展,促进大豆产业的发展。

4 大豆高光效育种的展望

大豆高光效育种的瓶颈是如何有效且具有可操作性地选择和鉴定生理生化指标;在大量育种群体中如何准确快速鉴定高光效的个体技术;以及发掘能为高光效育种利用的高光效基因/分子模块。并且这些指标和技术必须与高光效分子(分子模块)设计育种和常规育种理论、途径方法形成统一整体。

4.1 大豆高光效育种的生理生化指标

大豆高光效育种生理生化指标,分为选择和鉴定指标两种。生理生化选择指标:(1)大豆生长率、生物产量及收获指数。大豆生长率、生物产量及收获指数是大豆的综合生态性状的表现,是由品种基因型决定的,并受环境的影响。因而通过这些指标可以了解大豆的生长和产量情况。这3项指标与株高、主茎节数、叶面积、叶面积指数、源、流、库的协调及其根系的形态和生理有关;(2)叶片光合速率及其相关指标。光合速率、光反应和暗反应三者之间互为连锁关系和拉动效应,所以叶片光合速率可作为有效选择生理指标。关键是研制在田间快速准确测定育种群体表观光合速率的仪器和高通量田间测试系统。此外还有叶绿素含量,它是衡量叶片衰老和光合功能的重要参数;以及光合功能期,它是衡量叶片一生中较高光合功能持续的天数。这两项也可作为备选生理指标;(3)根系活力,以根系伤流量表示根系活力。

生理生化鉴定指标:在大豆 R3 期测定 PSII 反应中心的综合活力及 C_3 光合途径关键酶 RuBP 羧化酶、 C_4 光合途径关键酶 PEPP 羧化酶、PPDK 羧化酶活性。

4.2 发掘高光效育种可利用的高光效基因/分子模型

理想株型构建的理想株型群体结构仅能最大限度提高光能的截获,进而提高光能吸收效率和光能利用效率。但高光效在于光能的充分利用,而提高作物光能利用率的核心是提高作物的光能吸收、传递和转化效率。利用转基因技术将 C_4 植物的 C_4 途径酶系基因导入 C_3 植物中,以期在 C_3 植物中建立类似 C_4 植物的 C_4 循环系统,以提高 C_3 植物的光合效率,这是作物高光效育种的另一个新突破点。通过启动和改造 C_3 作物大豆自身的 C_4 酶系基因来提高光合效率,并将多项高光效功能整合聚集,并和分子(分子模块)设计育种及常规育种相结合,以期培育出高光效、高产大豆新品种,实现使 C_3 作物大豆单产水平大幅提高的目标。目前在高光效基因/分子模块的发掘和利用上大豆已滞后于水稻,真正能为高光效育种利用的高光效基因/分子模块尚少,应加快研发以解决大豆高光效育种的瓶颈。

4.3 建立能为高光效育种利用的各种系统模型

系统模型对于高光效育种来说非常重要,通过这些系统模型有可能解析光合作用的分过程和总过程的关联;有可能高通量精准检测高光效基因/分子模块等,有利于在育种群体中快速精准检测高光效个体。

5 结语

黑龙江省农业科学院大豆研究所与中国科学院植物研究所合作,于 1976 年在国内首先开展大豆高光效育种研究。至 2006 年该课题组在大豆高光效育种研究领域辛勤耕耘 30 年,先后取得“大豆光合特性研究和高光效种质哈 79-9440 发现”(1982 年黑龙江省农业厅科技进步一等奖)和“大豆高光效育种的生理遗传基础及其种质遗传改进”(1982 年获黑龙江省科技进步三等奖);“高光效大豆品种选育及高光效的光合生理基础”原始创新成果(2005 年获黑龙江省科技进步一等奖)。本人组织编著《大豆高光效育种》一书,是中华农业科教基金资助图书,2007 年由中国农业出版社出版,2008 年入选新闻出版总署第二届三个一百原创图书出版工程。

杜维广带领的研究团队采用大豆高光效高产育种体系,先后育成高光效高产品种黑农 39、黑农 40、黑农 41 和黑农 51;高油高光效高产品种黑农 44、黑农 64 和黑农 68;高蛋白高光效高产品种黑农 48 和黑农 54 等。其中由本人主持育成的代表性高光效高产品种有黑农 39、黑农 40、黑农 41 和黑农 48。这些高光效品种成为当时在黑龙江省适应生态区的主栽品种,有的品种扩展到吉林省、内蒙古自

治区和新疆适应生态区域种植,产生较好经济效益、社会效益和生态效益。

王金陵对我们的大豆高光效育种研究工作给予很高评价,指出黑龙江省农业科学院大豆研究所育种一室在大豆高光效方面的研究与育种是久有声誉的,并提出一些有影响的研究报告,及育出了哈 79-9440 等高光效的珍贵材料。在国际大豆学术会议上,还宣读交流多篇大豆高光效研究方面的论文。

致谢:王彬如研究员、翁秀英研究员、王连铮研究员、王金陵教授、苗以农教授、谭克辉研究员、崔继林教授、陈洪文研究员。

匡廷云院士、盖钧镒院士、郝迺斌研究员、董钻教授、陈受宜研究员、林建兴研究员、王书锦研究员、邹琦教授、刘宝辉教授、柴永山研究员、张太忠研究员、董清山研究员、L. E. Schrader 教授及满为群、栾晓燕和王燕平等团队所有成员。

感谢曾帮助和支持我的所有单位和同仁。

参考文献

- [1] 盖钧镒. 大豆育种应用基础和技术研究进展[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1990. (GAI J Y. Advance of basic and technological aspects in breeding for soybeans [M]. Nanjing: Phoenix Science Press, 1990.)
- [2] 余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1992. (YU S W. Plant physiology and molecular biology [M]. Beijing: Science Press, 1992.)
- [3] 杜维广, 郝迺斌, 满为群. 大豆高光效育种[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007. (DU W G, HAO N B, MAN W Q. Soybean breeding for high photosynthetic efficiency [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2007.)
- [4] 盖钧镒. 中国东北栽培大豆种质资源群体的生态遗传与育种贡献[M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2022. (GAI J Y. Eco-genetic bases and breeding impacts of the cultivated soybean germplasm in Northeast China [M]. Harbin: Heilongjiang Science and Technology Press, 2022.)
- [5] 杜维广, 盖钧镒. 大豆超高产育种研究进展的讨论[J]. 土壤与作物, 2014, 3(3): 81-92. (DU W G, GAI J Y. A discussion on advances in breeding for super high-yielding soybean cultivars [J]. Soil and Crop, 2014, 3(3): 81-92.)
- [6] 王连铮, 郭庆元. 现代中国大豆[M]. 北京: 金盾出版社, 2007. (WANG L Z, GUO Q Y. Modern China soybean [M]. Beijing: Jindun Publishing House, 2007.)
- [7] 杜维广, 王育民, 谭克辉. 大豆品种(系)间光合活性的差异及其与产量的关系[J]. 作物学报, 1982, 8(2): 131-135. (DU W G, WANG Y M, TAN K H. Varietal difference in photosynthetic activity of soybean and its relation to yield [J]. Acta Agronomica Sinica, 1982, 8(2): 131-135.)
- [8] 匡廷云. 作物光能利用效率与调控[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 2004. (KUANG T Y. Utilization efficiency and regulation of crop light energy [M]. Ji'nan: Shandong Science & Technology Press, 2004.)
- [9] 李卫华, 卢庆陶, 郝乃斌, 等. 大豆叶片 C_4 循环途径酶[J]. 植物学报, 2001, 43(8): 805-808. (LI W H, LU Q T, HAO N B, et al. C_4 pathway enzymes in soybean leaves [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2001, 43(8): 805-808.)