



大豆高光效育种的遗传基础及源库均衡与产量相关分析研究

——我 50 年大豆育种科学生涯 (第三部分)

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: 在本人 50 年的大豆育种科研生涯中, 从 1997 年起, 运用作物生理学与遗传学研究方法, 围绕大豆高光效育种的遗传基础及“源”“库”均衡与产量关联性等领域展开系统研究。结果表明, 大豆品种间光合速率存在明显差异, 且该性状具有相对遗传稳定性, 其遗传模式属于数量性状遗传, 主要受细胞核控制, 同时受叶绿体基因组影响。具体而言, 大豆 F₂ 代光合速率的广义遗传力为 43% ~ 61%, F₃ 代则大于 55%。大豆叶绿体希尔反应活性呈现较强的母性遗传倾向, 但基于亲本对比优势指数分析, 亦不排除它受细胞核的作用。3 个不同杂交组合的双亲叶绿体希尔反应活性均有不同程度提升, 表现出明显的互补作用。对大豆 F₁ 代光合酶活性研究表明, 各组合 F₁ 代光合酶活性与亲本存在显著差异, 且均高于双亲中值, 表明光合碳同化酶活性具有杂种优势, 这正是目标选择的核心方向。“源”“库”均衡与产量的相关分析是高光效育种的重要内容。结果表明, 经济系数、实际收获指数、表观收获指数及粒茎比之间的遗传相关系数较高, 且均与经济产量呈正相关, 说明对其中某一转化系数的选择可协同提升其他转化系数, 从而提高产量。在高光效种质与高产品种“源”“库”均衡研究中发现, 通过去除不同层次的叶荚以改变原有的“源”“库”比例后, 存留叶片的光合作用及干物质积累均表现出强烈的补偿效应。上述有关高光效育种的遗传基础剖析, 以及源库均衡与产量关系的深入分析结果, 为大豆研究领域带来了启示。基于此, 结合当前大豆分子生物学与分子遗传学的发展态势, 对未来 10 年内该研究领域的发展提出如下建议: 在大豆分子育种研究领域, 关注光合作用和“源”“流”“库”的均衡协调发展, 并作为分子育种的目标之一, 将“源”“流”“库”理论运用于分子育种, 逐步实现对光合速率、C3 和 C4 途径酶系 (主要是 RuBPCase、PEPCase 和 PPDCase) 的高通量检测技术; 在大豆功能基因研究领域, 将对调控以上酶系的功能基因的挖掘和调控网络研究作为目标之一; 在大豆多维组学研究领域, 把光合作用遗传控制研究推进至分子遗传水平, 解析分子机理和基因调控网络; 在重要性状基因挖掘研究领域, 应首要关注生态性状, 并系统解析其生理特性。我国大豆种质资源丰富, 但其光合活性潜力尚未充分挖掘。质体 (线粒体和叶绿体) 遗传信息解析及功能基因挖掘是大豆研究的重要方向, 这不仅是突破大豆单产瓶颈的关键科学问题, 亦是推动农业低碳发展的重要研究领域。

关键词: 大豆; 光合活性; 遗传控制; 源库均衡; 产量

Genetic Basis of High Photosynthetic Efficiency Breeding in Soybeans and Correlation Analysis of Source-Sink Balance with Yield—My 50-Year Scientific Career in Soybean Breeding (Part III)

DU Weiguang^{1,2}

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

Abstract: Over the course of my 50-year career in soybean breeding research, since 1997, I have employed crop physiology and genetics research methods to conduct systematic studies on the genetic basis of high photosynthetic efficiency breeding in soybeans and the correlation between “source-sink” balance and yield. The results indicate that there are significant differences in photosynthetic rates among soybean varieties, and this trait exhibits relative genetic stability. Its genetic pattern belongs to quantitative trait inheritance, mainly controlled by the cell nucleus, while also being influenced by the chloroplast genome. Specifically, the broad-sense heritability of photosynthetic rate in the F₂ generation of soybeans ranges from 43% to 61%, and that in the F₃ generation exceeds 55%. The Hill reaction activity of soybean chloroplasts shows a strong tendency of maternal inheritance; however, based on the analysis of parental comparative advantage indices, the role of nuclear inheritance cannot be ruled out. The chloroplast Hill reaction activities of the parents in three different hybrid combinations all increased to varying degrees, showing significant complementary effects. Studies on the photosynthetic enzyme activity of the F₁ generation of soybeans reveal that the photosynthetic enzyme activity of the F₁ generation in each combination differs significantly from that of the parents and is higher than the mid-parent value, indicating that the activity of photosynthetic

收稿日期: 2025-02-15

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, 男, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: weiguangdu@126.com。

carbon assimilation enzymes has heterosis, which is the core direction of target selection. The correlation analysis between “source-sink” balance and yield is an important part of high photosynthetic efficiency breeding research. The results show that the genetic correlation coefficients among economic coefficient, actual harvest index, apparent harvest index, and grain-stem ratio are relatively high, and all are positively correlated with economic yield. This suggests that selecting any one of these conversion coefficients can synergistically improve other conversion coefficients, thereby increasing yield. In the study on “source-sink” balance between high photosynthetic efficiency germplasm and high-yield varieties, it was found that after removing leaf pods at different levels to change the original “source-sink” ratio, the photosynthesis and dry matter accumulation of the remaining leaves showed a strong compensatory effect. The above analysis results on the genetic basis of high photosynthetic efficiency breeding and the in-depth analysis of the relationship between source-sink balance and yield have brought enlightenment to the field of soybean research. Based on this, combined with the current development trend of soybean molecular biology and molecular genetics, the following suggestions are put forward for the development of this research field in the next 10 years; In the field of soybean molecular breeding research, attention should be paid to photosynthesis and the balanced and coordinated development of “source-flow-sink”, and this should be regarded as one of the goals of molecular breeding. The “source-flow-sink” theory should be applied to molecular breeding, and gradually realize high-throughput detection technologies for photosynthetic rate and C_3 and C_4 pathway enzyme systems (mainly RuBPCase, PEPCase, and PPDCase). In the field of soybean functional gene research, the mining of functional genes regulating the above enzyme systems and the study of their regulatory networks should be taken as one of the goals. In the field of soybean multi-omics research, the research on the genetic control of photosynthesis should be advanced to the molecular genetic level to decode the molecular mechanisms and gene regulatory networks. In the field of important trait gene mining research, priority should be given to ecological traits, and their physiological characteristics should be systematically analyzed. China is rich in soybean germplasm resources, but the potential of their photosynthetic activity has not been fully exploited. The analysis of plastid (mitochondrial and chloroplast) genetic information and the mining of functional genes are important directions in soybean research, which is not only a key scientific issue for breaking through the bottleneck of soybean yield per unit area but also an important research field for promoting low-carbon agricultural development.

Keywords: soybean; photosynthetic activity; genetic control; source-sink balance; yield

早在1977年我们采用作物生理和遗传学研究方法,开始研究大豆高光效育种遗传控制及大豆“源”“库”均衡与产量相关。光合作用的遗传是一个复杂而又有生物学(包含分子生物学)意义的重要课题,它的解析需要植物生理学和遗传学相结合,这个问题包括两个基本的生物学过程:光合作用的生理生化过程及其调控;光合作用遗传信息的表达。

因此,本人团队和谭克辉团队试图以光合生理为基础,对光合器官进行遗传改造,这是提高光能利用率,获得高产的重要手段。我们首先从大豆品种(系)间光合速率的差异及其稳定性,光合速率的遗传控制,叶绿素含量的遗传控制,希尔反应活性的遗传控制, C_3 和 C_4 途径光合酶活性 F_1 代优势表现等方面研究大豆高光效育种遗传控制,从而揭示大豆高光效育种的遗传基础。

大豆的产量形成与同化产物的“源”“库”关系十分密切。自从Mason和Maskil于1928年提出作物生产的“源”“库”理论以来,作物“源”“流”“库”关系成为作物高产生理中的热点问题之一。学者们对其进行了大量研究,研究手段多为人为改变“源”“库”比例,如剪叶、遮阴或移除“库”器官等,研究对象以水稻、小麦和大豆居多。董钻^[1]指出:从大豆干物质同化积累的“源”和“库”来看,根系吸收水分和矿物质,叶片通过光合作用合成有机物

质,这两个器官可看作是同化物的两个“源”,籽粒是同化物的“库”。叶柄、茎秆和荚皮在保持绿色的时候,也能合成极少量的有机质;当籽粒灌浆的时候,它们所储备的部分同化物又被“征调”出来,输送到籽粒之中。因此,这3个器官即是“次要源”又是“过渡库”。我认为调节“源”“流”“库”,使“源”大、“库”足、“流”畅平衡发展是育成突破性品种的关键之一,应该深入研究。在探究大豆产量与“源”“库”关系及光合同化物在“源”“库”如何分配时,往往通过改变“源”“库”关系来研究。董钻^[1]研究发现,改变大豆“源”“库”比之后,不可避免地打破了“源”“库”平衡,光合产物的分配方向有所改变。而作物生产率往往反映“源”“流”“库”的关系,作物生产率与作物产量存在相关性,作物生产率通常用作物的转化系数来反映。作物生产率的高低往往与“源”“流”“库”三者的协同关系密切相关,作为衡量作物将资源转化为生物量能力的关键指标,它与作物产量存在显著的相关性,通常通过转化系数来体现。而作物转化系数,正是表示作物生物产量转化为经济产量的指标。

本文详细阐述本人50年科研中大豆高光效育种的遗传基础及源库均衡与产量关系的研究成果,以期为大豆高光效育种遗传解析提供基础,明确源库均衡是大豆增产的重要基础,并对未来10年相关研究领域的发展提出建议,为科研人员提供参考。

1 大豆光合活性遗传控制

1.1 大豆品种(系)间光合速率的差异及其稳定性

在 1977 年和 1980 年分别测定 30 和 24 个大豆品种(系)在结荚鼓粒期主茎由上向下 3~4 片复叶的中间小叶(功能叶片)的光合速率,发现大豆品种

(系)间光合速率差异显著(表 1)^[2],说明大豆是品种间光合速率差异明显的作物。

在 1977 年、1979 年和 1980 年共测定 9 个大豆品种(系)的光合速率,显示同一品种(系)在不同年份光合速率虽有些变化,但总体来看,各品种(系)间的比例关系没有变化(表 2)^[2]。表明大豆品种(系)的光合作用活性具有相对遗传稳定性。

表 1 两年不同品种(系)间光合速率差异

Table 1 Differences in photosynthetic rates among different varieties (lines) over two years

年份 Year	品种(系) Cultivar (line)	光合速率变化范围(平均值) Range of photosynthetic rate (average value)/($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation/%	全距 Range
1977	30	8.88 ~ 20.51 (14.07)	4.81	21	11.74
1980	24	6.94 ~ 25.24 (15.39)	7.93	32	18.30
1977-1980	54	6.94 ~ 25.24 (14.58)	6.50	28	18.30

表 2 不同大豆品种(系)光合速率年度间变化

Table 2 Variations in photosynthetic rates of different soybean varieties (lines) across years

品种(系) Cultivar (line)	光合速率 Photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)		
	1977	1979#	1980
哈 74-4031 Ha 74-4031	9.44	7.45	9.09
黑农 5 号 Heinong 5	9.15	8.65	9.80
特拉维斯 Travis	10.90	9.47	11.61
哈 76-6043 Ha 76-6043	13.20	10.73	15.02
哈 76-6296 Ha 76-6296	17.35	11.86	20.70
黑农 16 Heinong 16	18.50	12.24	16.53
东农 72-806 Dongnong 72-806	17.42	13.13	17.04
哈罗索伊 Harosoy	17.79	11.87	20.70
维尔金 Wilkin	20.76	11.04	21.14

注:#为离体测定,其余为田间测定。

Note: # indicates in vitro measurements, the rest are field measurements.

1.2 大豆表观光合速率的遗传控制

在 1977—1980 年对南繁加代获得各组合的 F_1 和 F_2 代进行大豆表观光合速率的遗传控制研究,目的是探究大豆叶片光合作用的遗传控制规律,叶片光合速率与生态性状的关系,为大豆高光效育种提供理论依据和某些具体指标^[3]。

1.2.1 大豆有性杂交 F_1 代表观光合速率优势表现

总体来看, F_1 代表观光合速率 [F_1 APR: F_1 表观光合速率(Apparent Photosynthetic Rate, APR)] 与亲本平均对比优势指数为 101.7% ~ 106.8%,说明 F_1 APR 比双亲中值高。仅就与亲本平均对比优势指数平均值来看, F_1 APR 无杂种优势。如果把亲本平均对比优势指数值为 110% 以上的组合作为有“正向优势 + +”,100% ~ 110% 的组合作为有“正向部分显性 +”,90% ~ 100% 的组合作为有“负向部分显性 -”,90% 以下组合作为有“负向优势 - -”^[4],则表明各组间 F_1 APR 存在明显差异(表 3 ~ 表 5)。例如:与亲本平均对比优势指数为 75.2% ~ 121.7%,则“正向优势”明显高于“负向优势”(表 4 和表 5)。

1980 年的研究分析了 F_2 代 APR 的分布情况,发现其分布率近似正态分布。以双亲中值为界统计可知,3 个组合的 F_2 代中高 APR 与低 APR 的比例均不符合 1:3。这一结果表明,APR 的遗传本质属于数量遗传,受微效多基因控制^[5]。

互交组合表观光合速率详见表 6^[6]、表 7^[5] 和表 8^[5]。其中,于 1985 和 1986 年配制 5 对互交组合,作为研究光合速率、叶绿素和希尔反应活性的试验材料,有两对组合的 F_1 代 APR 与亲本平均对比优势指数相近(表 7)。

表3 各组合 F₁代表观光合速率优势指数Table 3 Expression of apparent photosynthetic rate advantage in the F₁ generation of different combinations

单位:%

指数 Index	盛花期 Full flowering period				结荚期 Pod-setting stage										
	哈原 7614	哈原 7612	哈原 7610	平均	哈 7623	哈 7639	哈 7635	哈原 7601	哈 7601	哈 7609	哈原 7614	哈原 7612	哈原 7610	哈原 7605	平均
	1	113.7	109.5	97.1	106.8	113.0	103.2	107.0	116.2	102.1	91.9	97.5	118.7	69.1	91.7
2	13.7	9.5	-3.0	6.7	13.0	3.2	7.0	16.2	2.1	-8.1	-2.5	18.7	-3.9	-8.3	3.7
3	-1.3	2.5	-15.2	-4.7	6.0	-2.8	0.8	15.2	1.6	-8.8	-5.0	10.3	-6.6	-9.1	-1.4
4	0.9	1.4	-0.2	0.7	2.0	0.5	1.1	18.6	4.4	-10.1	-1.0	2.5	-0.6	-9.3	0.8

注:指数1为与亲本平均对比优势指数;指数2为优势率;指数3为真正杂种优势;指数4为显性程度。

Note: Index 1 is the advantage index relative to the parental average; Index 2 is the advantage ratio; Index 3 is the true heterosis; Index 4 is the degree of dominance.

表4 结荚期各组合 F₁代表观光合速率优势指数Table 4 Expression of apparent photosynthetic rate advantage in the F₁ generation of different combinations during the pod-setting stage

单位:%

指数 Index	H×H	H×H	H×M	H×M	M×H	H×L	H×L	L×H	L×H	L×L	平均 Average
	P7811	P7812	P7813	P7814	P7815	P7816	P7817	P7818	P7819	P7820	
1	91.4	97.3	104.3	95.2	89.8	111.8	75.2	117.4	121.7	112.4	101.7
2	-8.6	-2.7	4.3	-4.8	-10.2	11.8	-24.8	17.4	21.7	12.4	1.7
3	-13.0	-5.9	-6.7	-17.7	-22.4	-1.1	-34.3	5.9	2.4	11.6	-8.1
4	-1.7	-0.8	0.4	-0.3	-0.7	0.9	-1.7	1.6	1.1	1.8	1.5

注:指数1为与亲本平均对比优势指数;指数2为优势率;指数3为真正杂种优势;指数4为显性程度。

Note: Index 1 is the advantage index relative to the parental average; Index 2 is the advantage ratio; Index 3 is the true heterosis; Index 4 is the degree of dominance.

表5 F₁代表现不同程度优势组合比率Table 5 Ratio of F₁ generation combinations showing different levels of advantage

优势状况 Advantage status	1977年 Year 1977				1979年 Year 1979	
	盛花期 Full flowering period		结荚期 Pod-setting stage		结荚期 Pod-setting stage	
	次数 Frequency	占比 Percentage/%	次数 Frequency	占比 Percentage/%	次数 Frequency	占比 Percentage/%
	正向优势 + + Positive heterosis + +	1	33.3	3	30	4
正向部分显性 + Positive component dominance +	1	33.3	3	30	1	10
负向部分显性 - Negative component dominance -	1	33.3	4	40	3	30
负向优势 - Negative heterosis -					2	20
总和 Sum	3	100	10	100	10	100

表 6 互交组合表观光合速率比较(1979 年)

Table 6 Comparison of apparent photosynthetic rates (APR) of reciprocal cross combinations (year 1979)

组合 Combinations	亲本和 F ₁ Parental lines and F ₁ hybrids	APR/($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	与亲本平均对比优势指数 Index of heterosis relative to parental average
P7814	黑农 16(母本)	19.2	95.2
	特拉维斯(父本)	14.0	
	F ₁	15.8	
P7815	特拉维斯(母本)	14.0	89.8
	黑农 16(父本)	19.3	
	F ₁	14.9	
P7816	哈 76-6296(母本)	18.2	111.8
	哈 94-4031(父本)	14.0	
	F ₁	18.0	
P7817	东农 72-806(母本)	14.9	117.4
	哈 94-4031(父本)	18.5	
	F ₁	19.6	
P7818	哈 94-4031(母本)	23.6	75.2
	哈 76-6296(父本)	17.6	
	F ₁	15.5	
P7819	哈 94-4031(母本)	14.1	121.7
	东农 72-806(父本)	20.8	
	F ₁	21.3	

表 7 互交组合及亲本

Table 7 Reciprocal cross combinations and their parents

年份 Year	组合号 No. of combinations	母本 Female parent	父本 Male parent
1985	P8522	黑农 5 号(L)	东农 72-806(H)
	P8523	东农 72-806(H)	黑农 5 号(L)
	P8524	哈罗索伊(H)	哈 74-4031(L)
	P8525	哈 74-4031(L)	哈罗索伊(H)
	P8526	哈 79-9440(H)	哈 74-4031(L)
	P8527	哈 74-4031(L)	哈 79-9440(H)
	1986	P8622	黑农 5 号(L)
P8623		哈 79-9440(H)	黑农 5 号(L)
P8624		哈 79-9440(H)	黑农 26(M)
P8625		黑农 26(M)	哈 79-9440(H)

注:L、M 和 H 分别代表低、中、高光合速率。

Note: L, M and H represent low, medium and high photosynthetic rates, respectively.

表8中5对互交组合,与亲本平均对比优势指数变异幅度为84.9%~109.2%,其中P8524和P8525及P8622和P8623两对互交组合中正反组合低于双亲中值外,其他3对互交组合均接近双亲中值(占供试互交组合数的60%)。依据表7和表8总的分析,可以推断APR遗传可能受细胞核控制,而与细胞质关系不密切。但是除P8524和P8525外,其他4对组合的 F_1 APR均明显趋向母本(占供试互交组合数的80%)。该结果说明无论是高光效×低光效或高光效×中光效的互交组合, F_1 APR均近似表现母本的APR的特点。这又说明APR遗传

又与细胞质遗传有关,是由质体控制表现母系遗传特性。其原因可能与光合作用中某些生理生化性状(RUBP羧化酶)受叶绿体基因组和核基因组联合控制而表现母系遗传有关,所以选择高光效的材料作为受体亲本是杂交组合成败的关键。

综上所述,大豆APR遗传可能受细胞核和细胞质基因组的共同控制。

1.2.2 F_2 APR的广义遗传力 为了进一步阐明 F_2 代APR的分布性质,对上述组合的 F_2 代APR分布及广义遗传力开展了深入研究。结果如表9所示, F_2 代APR近似常态分布,其广义遗传力为43%~61%^[6]。

表8 大豆杂交组合第一代光合速率优势表现

Table 8 The heterosis of photosynthetic rate in first generation of various combinations of soybeans

组合号 No. of combinations	光合速率 Photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	与母本对比优势指数 Heterosis index compared with female parent	与父本对比优势指数 Heterosis index compared with male parent	与亲本平均对比优势指数 Heterosis index compared with the means of parents
P8522	16.4	102.5	78.9	89.3
P8523	19.3	92.8	120.6	104.9
P8524	18.0	80.0	90.5	84.9
P8525	20.7	104.0	92.0	97.6
P8526	22.9	87.9	115.1	99.7
P8527	22.3	112.1	85.6	97.7
P8622	18.8	97.4	73.8	84.0
P8623	23.2	94.8	112.2	102.7
P8624	26.3	101.0	118.9	109.2
P8625	23.0	106.3	87.3	95.8

注:P8522和P8523、P8524和P8525、P8526和P8527、P8622和P8623、P8624和P8625分别为互交组合。

Note: P8522 & P8523, P8524 & P8525, P8526 & P8527, P8622 & P8623, and P8624 & P8625 are reciprocal cross combinations, respectively.

表9 各组合 F_2 世代代表观光合速率分配及广义遗传力

Table 9 Distribution of photosynthetic rate and broad-sense heritability in F_2 progenies of different combinations

组合 Combinations	$\bar{x} \pm \delta$	单株数 Plant count per unit	占总株数百分比 Percentage of total number of plants/%	广义遗传力 Broad-sense heritability	备注 Note
P7811(H×H)	10.81~22.15	21	81	53	1979年鼓粒期
		20.32~37.14	46	70	1980年鼓粒期
		11.63~18.21	20	61	1979年鼓粒期
P7814(H×M)	16.96~31.20	38	65	61	1980年鼓粒期
		11.86~20.64	44	67	1979年鼓粒期
P7816(H×L)	17.51~34.71	46	66	43	1980年鼓粒期

综上,大豆叶片 F_1 代APR值因组合而异,低APR存在部分显隐现象,APR是不典型的数量性状,本质属数量遗传,主要受细胞核控制,同时也受

叶绿体基因组的控制。由于 F_2 代APR遗传力较低,故在低世代对APR选择存在困难。

1.3 大豆叶绿素含量的遗传控制

叶绿素含量是衡量光合功能的一个重要参数,在一定范围内与光合速率呈正相关。本人认为结荚期叶绿素含量与 APR 有密切正相关。在 5 对互交组合中,上、中、下三层叶片的叶绿素 a 含量,在不同数量的互交组合中分别表现出趋向母本、父本或父母本的特征;叶片叶绿素 a + b 也呈现出相同趋势,但并不与 APR 存在同样的规律性。试验结果还表明,有 60% 的互交组合的中下层叶片的叶绿素 a 含量趋向母本,似乎是受细胞质影响较大;有 60% ~ 80% 的互交组合的上中层叶片的叶绿素 a + b 含量趋向父母本,其遗传似乎又与细胞质无关^[5]。

1.4 大豆不同杂交组合的双亲叶绿体互补作用

关于叶绿体互补作用的机理尚不十分清晰,但是,生物体内存在互补现象是显而易见的。研究表明 3 个不同杂交组合的双亲叶的绿体希尔反应活性也不同程度的增高,显示出明显的互补作用(表 10)^[7]。这种互补作用可能和叶绿体的遗传有关。

这些研究尚处于初步探索阶段,若要进行深入研究,本人认为其必然与质体(线粒体或叶绿体)的遗传性存在密切关联。

1.5 大豆希尔反应活性的遗传控制

由于希尔反应能检测光合作用中水的光氧化情况,故希尔反应活性可量度光系统 II(PSII)反应中心的活性。所以采用高光效 × 低(中)光效的组合研究大豆希尔反应活性的遗传特性,结果显示:希尔反应活性与亲本平均对比优势指数变异幅度为 93.8% ~ 103.9% (表 11)^[5],与双亲中值接近。从与母本和父本对比优势指数结果分析,无论是低光效 × 高光效还是高光效 × 低光效组合,其互交 F₁ 代希尔反应活性均明显趋向母本,受母本细胞质的影响较大。结果进一步证实希尔反应活性更接近母系遗传,当然从与亲本平均对比优势指数来分析,也不能排除其受细胞核的影响。

表 11 互交组合第一代希尔反应活性优势表现(哈尔滨,1987)

Table 11 Heterosis of Hill reactivity in first generations of reciprocal cross combinations (Harbin, 1987)

组合号 Combination number	希尔反应活性 Hill reaction activity/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)	与母本对比优势指数 Heterosis index compared with female parent/%	与父本对比优势指数 Heterosis index compared with male parent/%	与亲本平均对比优势指数 Heterosis index compared with the means of parents/%
P8622(L × H)	113.4	103.8	85.5	93.8
P8623(H × L)	142.8	89.8	114.4	100.6
P8624(H × L)	120.0	95.2	114.3	103.9
P8625(L × H)	106.8	104.1	89.2	96.0

表 10 大豆不同杂交组合双亲叶绿体的希尔反应活性

Table 10 Hill reaction activity of chloroplasts from parents in different soybean hybrid combinations

编号 Number	组合 Combinations	希尔反应活性 Hill reaction activity/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)
1	黑农 16(母本)	147.2
	十胜长叶(父本)	90.6
	黑农 16 + 十胜长叶	163.8
2	黑农 11(母本)	133.9
	呼兰 1 号(父本)	106.0
	黑农 11 + 呼兰 1 号	159.0
3	黑农 11(母本)	133.9
	黑农 18(父本)	75.2
	黑农 11 + 黑农 18	183.7

注:希尔反应活性单位:在每小时内,每毫克叶绿素所催化还原的 DCIP (2,6-二氯酚靛酚,2,6-Dichlorophenolindophenol) 的微摩尔数。

Note:Unit of Hill reaction activity: the number of micromoles of DCIP (2,6-Dichlorophenolindophenol) reduced catalytically per milligram of chlorophyll per hour.

上述试验得出的光合活性遗传特点,在一定程度上支持了叶绿体结构与功能受细胞核—质体协调互作调控的观点。因此,在培育高光效高产品种时,杂交组合的亲本之一应选用高光效材料,且以其作为母本更为适宜。

1.6 C₃和 C₄途径光合酶活性 F₁代优势状况

研究表明,各组合 F₁ 代光合酶活性与亲本有明显的差异,而且比双亲中值高。如果与高亲本相比,F₁ 代酶活性接近或超出高亲本,其中 F₁ 代的 RuBPCase 活性超过高亲 10% 以上的达 66.6% (表 12)。与亲本的平均对比优势指数为 100.0% ~ 157.45%,正向优势达 80% (表 13),表明光合碳同化酶活性具有杂种优势^[6]。

表 12 各组合光合碳同化酶活性比较

Table 12 Comparison of photosynthetic carbon assimilation enzyme activity in different combinations

(单位: $\mu\text{mol}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)

组合 Combinations	亲本和 F ₁ Parental lines and F ₁ hybrids	核酮糖 1,5- 二磷酸羧化酶 RuBPCase	磷酸烯醇式 丙酮酸羧化酶 PEP-Case	NADP- 苹果酸脱氢酶 NADP-MDH	苹果酸酶 NADP-ME	丙酮酸磷酸 二激酶 PPDK
1	黑农 40(母)	1.08 ± 0.00	0.26 ± 0.00	0.17 ± 0.00	0.10 ± 0.00	0.32 ± 0.00
	绥 98-6074(父)	8.30 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.26 ± 0.01	0.12 ± 0.00	0.40 ± 0.00
	F ₁	1.31 ± 0.00	0.26 ± 0.00	0.30 ± 0.00	0.15 ± 0.00	0.41 ± 0.00
2	黑农 40(母)	1.12 ± 0.01	0.25 ± 0.01	0.17 ± 0.00	0.10 ± 0.00	0.32 ± 0.00
	垦 96-311(父)	0.57 ± 0.01	0.24 ± 0.00	0.17 ± 0.00	0.13 ± 0.01	0.27 ± 0.00
	F ₁	1.33 ± 0.01	0.26 ± 0.00	0.21 ± 0.00	0.14 ± 0.00	0.36 ± 0.00
3	黑农 41(母)	1.13 ± 0.05	0.34 ± 0.00	0.25 ± 0.01	0.22 ± 0.00	0.44 ± 0.00
	哈 9209(父)	0.98 ± 0.01	0.27 ± 0.01	0.21 ± 0.01	0.11 ± 0.00	0.40 ± 0.00
	F ₁	1.18 ± 0.01	0.45 ± 0.00	0.23 ± 0.00	0.23 ± 0.00	0.44 ± 0.00

表 13 各组合 F₁ 光合酶活性与亲本平均对比优势Table 13 Comparison of photosynthetic enzyme activity in F₁ hybrids with parental average advantage in different combinations

单位: %

组合 Combinations	与亲本平均对比优势指数 Index of heterosis relative to parental average				
	核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶 RuBP Case	磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 PEP Case	NADP-苹果酸脱氢酶 NADP-MDH	苹果酸酶 NADP-ME	丙酮酸磷酸二激酶 PPDK
	1	136.46	133.33	139.53	136.36
2	157.40	106.12	123.53	121.74	122.03
3	111.85	147.54	100.00	139.39	104.76

光合作用除主要受遗传控制外,还受环境条件制约。基因决定叶绿体的结构与功能,因此光合器的活性是由遗传学上相互联系的一些性状调控,而这些性状中,部分变异性很大,并且是独立遗传的。

综上,结合上述光合作用的遗传特点可知,大豆的光合速率不仅与产量呈正相关,还具有遗传稳定性,遗传力也较高。对光合速率的遗传分析表明,它虽不是典型的数量性状,但本质上属于数量遗传,主要受细胞核控制,同时也受叶绿体基因组调控。从 F₁ 代光合碳同化酶活性的优势来看,这一优势可作为选择指标。同时,在选择高光效指标时,还应注意对理想株型、叶面积等生态性状的选择,并将表观经济系数纳入育种目标。

2 大豆源库均衡与产量相关分析

光合作用是产量形成的生理基础之一。在产量形成中,“源”和“库”互为连锁关系,并呈拉动效应。当“源”能力提高时,为“库”建成提供物质基础,为“库”的充实提供物质保证,导致“库”能力强,反过来“库”的强度对光合“源”有很大反馈作用。

2.1 大豆转化系数及产量间相关分析

大豆转化系数在某种程度上反映“源”和“库”的均衡,提高大豆品种的转化系数,“反应源”创造的光合产物更利于运输到“库”中。为探究其调控机制及与产量的关联,本人采用田间和盆栽试验:田间试验材料分别为无限结荚习性品种(系)黑农 26 和哈 82-7569,亚有限结荚习性品种(系)合丰 25 和哈 82-7799,有限结荚习性品种(系)早丰 1 号和哈 82-7851;盆栽试验品种为黑农 26。田间试验中,每小区 1.43 m 长地面设尼龙网收集落叶和幼荚,盆栽定期收集全部落叶和幼荚,成熟时进行数据处理。

对大豆转化系数及产量之间的相关分析研究结果表明,经济系数(经济产量/生物产量)、实际收获指数(单株产量/植物地上部生物量)、表观收获指数(单株粒重/成熟时植株地上部单株重)、粒茎比(单株粒重 + 荚皮重/单株茎重)之间的遗传相关性均较大,且均与经济产量呈正相关(表 14)^[8]。因此,通过选择任一转化系数,均可带动其他转化系数的增益,进而提高产量。

表 14 各转化系数及产量间的相关系数

Table 14 Correlation coefficients between conversion coefficients and yield

相关因数 Correlation coefficient	经济系数 Economic coefficient	实际收获指数 Actual harvest index	表观收获指数 Apparent harvest index	粒茎比 Grain-to-stem ratio	粒荚比 Grain-to-pod ratio	收获量 Harvest yield	营养体产量 Vegetative yield	籽实产量 Seed yield
经济系数 Economic coefficient		1.00	1.00	0.902	0.116	-0.721	0.743	0.969
实际收获指数 Actual harvest index	0.993 **		0.988	0.918	0.162	-0.676	-0.813	0.905
表观收获指数 Apparent harvest index	0.919 **	0.887 *		0.906	0.224	-0.172	-0.615	0.921
粒茎比 Grain-to-stem ratio	0.771	0.811 *	0.637		-0.188	0.293	-0.457	0.481
粒荚比 Grain-to-pod ratio	0.371	0.322	0.562	-0.183		-1.000	-0.632	-0.055
收获量 Harvest yield	-0.212	0.224	-0.166	0.268	-0.694		1.000	0.199
营养体产量 Vegetative yield	-0.654	-0.704	-0.410	-0.419	-0.292	0.705		-0.349
籽实产量 Seed yield	0.766	0.701	0.803	0.354	0.661	-0.187	-0.272	

注:左下角为表现型相关系数,右上角为遗传相关系数。*表示 5% 显著水平,**表示 1% 显著水平。

Note: The lower left corner shows phenotypic correlation coefficients, while the upper right corner shows genetic correlation coefficients. * indicates significance at the 5% level, and ** indicates significance at the 1% level.

2.2 大豆去叶和荚对光合速率和干物质积累的影响

董钻^[1]指出,对大豆群体上、中、下层分层剪叶,单株粒重下降 4.3%~21.2% (因品种和去叶层次而异)。满为群和杜维广等^[9]以高产品种黑农 33 和高光效品系哈 82-7799 为试验材料,采用盆栽试验,在 R3 和 R5 期去叶、荚,处理部位分为上部(R3 期 11 节以上,R5 期 13 节以上)、中部(R3 期 6~10

节,R5 期 7~12 节)、下部(R3 期 1~5 节,R5 期 1~6 节)。去叶、荚后分别于 R5 和 R6 期用日产 ASSA-1610 型植物 CO₂ 同化仪离体测定叶片光合速率。测定光合速率后,每处理取样 10 株,按上、中、下分别烘干至恒温,测干物质重。各时期不同部位的叶片光合速率测定结果详见表 15。R3 和 R5 去叶、荚对 R8 期不同层次产量生态性状均产生影响(表 16)。

表 15 各时期不同部位的光合速率

Table 15 Photosynthetic rates at different positions and growth stages

单位: $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

品种(系) Cultivar (line)	处理时间 Treatment time	处理部位 Treatment location								
		上部 Upper			中部 Middle			下部 Lower		
		上部 Upper	CK	占 CK 百分比 Percentage of CK/%	中部 Middle	CK	占 CK 百分比 Percentage of CK/%	下部 Lower	CK	占 CK 百分比 Percentage of CK/%
黑农 33	R3	20.0	22.6	88.5	24.8	18.1	137.0	20.3	18.1	112.2
Heinong 33	R5	17.8	17.2	103.5	23.5	19.6	119.9	20.2	19.6	103.1
哈 82-7799	R3	23.1	23.1	100.0	30.3	21.0	144.3	23.0	21.0	109.5
Ha 82-7799	R5	21.7	21.4	101.4	24.2	20.3	119.2	21.9	20.3	107.9

表 16 各处理 R8 时期不同层次的产量性状

Table 16 Yield traits at different levels during R8 stage for various treatments

品种	处理 时期	处理 部位	上部 Upper				中部 Middle				下部 Lower				株高 Plant height/ cm	单株 粒重 Seeds weight per plant/ g
			全重 Total weight/ g	粒重 Seeds weight/ g	粒数 Seeds number	百粒重 100-seed weight/ g	全重 Total weight/ g	粒重 Seeds weight/ g	粒数 Seeds number	百粒重 100-seed weight/ g	全重 Total weight/ g	粒重 Seeds weight/ g	粒数 Seeds number	百粒重 100-seed weight/ g		
黑农 33	R3	上	1.3	-	-	-	16.5	9.0	51.3	17.5	26.5	13.1	71.0	18.5	73.3	22.1
Heinong		中	19.1	14.4	57.8	24.9	2.3	-	-	-	26.5	14.1	69.8	20.2	82.3	28.5
33		下	22.9	14.0	69.8	20.1	18.1	10.1	52.3	19.3	3.4	-	-	-	85.0	24.1
		CK	17.4	10.3	58.5	17.6	17.8	9.2	50.5	18.2	17.1	8.2	39.5	20.8	83.5	27.7
	R3	上	1.1	-	-	-	14.2	7.4	43.8	16.9	35.2	17.7	98.0	18.1	74.0	25.1
		中	16.0	10.0	48.8	20.5	3.7	-	-	-	23.9	12.0	58.3	20.6	80.3	22.0
		下	19.1	12.2	59.8	20.4	16.1	8.7	47.8	18.2	4.4	-	-	-	78.8	20.9
		CK	16.0	9.6	44.5	21.6	14.5	7.9	33.5	20.9	31.5	15.2	70.5	21.6	84.0	21.8
哈 82-7799	R3	上	0.8	-	-	-	13.0	7.4	44.7	16.6	20.5	10.6	62.7	16.9	55.7	18.0
		中	26.9	16.2	88.3	18.3	2.9	-	-	-	21.9	11.2	62.8	17.8	60.3	27.4
Ha 82-7799		下	29.9	18.0	98.3	18.3	17.0	8.0	46.5	17.2	3.6	-	-	-	69.3	26.0
		CK	14.7	8.5	44.0	19.3	12.3	6.3	36.0	17.5	20.5	9.8	51.0	19.2	62.0	24.6
	R5	上	0.8	-	-	-	14.7	8.8	51.0	17.3	12.7	6.5	39.3	16.5	64.0	15.3
		中	12.3	7.9	46.0	17.2	2.7	-	-	-	17.4	8.5	51.0	16.7	68.0	16.4
		下	17.4	10.6	64.5	16.4	17.1	9.8	56.0	17.5	3.6	-	-	-	70.3	20.4
		CK	12.5	7.9	47.0	16.8	13.0	7.2	41.5	17.3	13.4	6.3	36.5	17.3	67.8	21.4

作物产量水平的高低与其“源”“库”均衡能力有关。此研究中,去掉植株上、中、下层叶荚,虽然存留部位出现补偿作用,但反馈效应是有限的,最终导致产量降低。高光效种质哈 82-7799 的光合补偿能力、“源”“库”均衡能力大于高产品种黑农 33。哈 82-7799 低产的原因是光合势低,生产干物质总量少。因此,研究“源”或“库”在何种情况下会限制作物的产量是重要的。选择大豆“源”“库”比例均衡的理想株型品种是实现产量突破的有效途径之一。

3 结语

植物干重 90% ~ 95% 是来自光合作用,光合作用的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大豆的光能利用率和协调碳氮代谢功能。

本研究从大豆高光效育种遗传基础和源库均衡两个维度揭示了大豆高光效育种的潜力,指出:(1)大豆 APR: F₂ APR 广义遗传力为 43% ~ 61%, F₃ APR 广义遗传力大于 55%,支持其作为高光效育

种靶标;(2)源库比例的调整可显著激活叶片光合补偿效应,进一步证实源库均衡对产量提升的调控作用。这些结论与王莉等^[10]的研究相互印证,为高光效育种提供了理论依据。

大豆学科未来 10 年研究需依托多学科协同攻关,结合分子育种、功能基因挖掘和多维组学技术等,推动大豆产量突破。我对以下几个研究领域提出个人的见解:分子育种方向,将光合效率与“源-流-库”协调作为目标之一,开发针对 RuBPCase、PEPCase、PPDK 等关键酶的高通量检测技术,实现精准育种;功能基因研究,聚焦调控 C₃/C₄途径酶系的基因网络,解析其分子机制,为遗传改良提供靶点;多维组学整合,从分子遗传层面揭示光合作用的调控规律,建立基因型-表型关联模型;在重要性状基因挖掘研究领域,建议要明确此性状是否属生态性状,而且要考虑该生态性状的生理特性。例如:挖掘产量生态性状时,如不考虑产量构成因子之间呈负相关的生理特性,而试图改变某一因子来提高单产,其结果成效甚微,只是产量结构的变化而已。又如:在优化大豆植株结构研究中,如忽视

大豆光合产物积累和运输的特点及吸收光能的特点,仅考虑改变叶片与主茎夹角,而忽视了“源”-“流”-“库”的均衡也得不到期望的结果。

我国大豆种质资源极其丰富,它们光合活性有待进一步挖掘,关于质体(线粒体或叶绿体)遗传信息及其基因挖掘的研究,是重要的研究领域,可为低碳高产育种提供新资源。

综上,通过顶层设计推动上述领域的交叉创新,有望破解大豆单产瓶颈,同时为绿色农业提供科学支撑。这一研究框架不仅适用于大豆,亦可为其他作物的高光效育种提供借鉴。

致谢: 谭克辉研究员、王彬如研究员、翁秀英研究员、王连铮研究员和王金陵教授、盖钧镒院士、刘宝辉研究员、陈受宜研究员、常汝镇研究员、孙寰研究员、董钻教授、刘晓冰研究员、柴永山研究员、张太忠研究员、董清山研究员、满为群研究员、栾晓燕研究员、任海祥研究员、王燕平研究员、宗春美副研究员、齐玉鑫副研究员、孙晓环副研究员等团队成员。

感谢所有曾帮助和支持我的单位和同仁们。

参考文献

- [1] 董钻. 大豆产量生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
DONG Z. Soybean yield physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [2] 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): 130-134.
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): 130-134.
- [3] 杜维广, 王育民, 王彬如, 等. 大豆有性杂交后代叶片光合作用遗传控制研究[J]. 大豆科学, 1983, 2(1): 39-48.
DU W G, Wang Y M, WANG B R, et al. Study of genetic control of photosynthesis of soybean leaves of the progenies of generative crosses [J]. Soybean Science, 1983, 2(1): 39-48.
- [4] 东北农学院农学教研室. 大豆杂交种第一代优势研究[C]//黑龙江省大豆科技资料选编. 哈尔滨: 黑龙江省农科院大豆研究所编, 1975.
Department of agronomy, Northeast Agricultural University. Study on the first-generation advantage of soybean hybrids [C]//Soybean Science and Technology in Heilongjiang Province. Harbin: Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences Soybean Research Institute, 1975.
- [5] 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. High photosynthetic efficiency breeding in soybean [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2007.
- [6] 杜维广, 张桂茹, 栾晓燕, 等. 大豆叶片光合活性遗传特性研究初报[J]. 大豆科学, 1988, 7(4): 337-340.
DU W G, ZHANG G R, LUAN X Y, et al. Preliminary report on the genetic characteristics of photosynthetic activity in soybean leaves [J]. Soybean Science, 1988, 7(4): 337-340.
- [7] 李良璧, 张正东, 谭克辉, 等. 植物叶绿体互补作用的研究: I. 杂交双亲叶绿体的互补作用[J]. 遗传学报, 1978, 5(3): 196-203.
LI L B, ZHANG Z D, TAN K H, et al. Studies on the complementation of chloroplasts: I. complementation of chloroplasts from rice hybrid parents [J]. Acta Genetica Sinica, 1978, 5(3): 196-203.
- [8] 杜维广, 张桂茹, 栾晓燕, 等. 大豆转化系数的研究—I. 转化系数及产量间的相关分析[J]. 中国油料, 1989, 11(1): 27-30.
DU W G, ZHANG G R, LUAN X Y, et al. Study on conversion index of soybean. I. Correlation analysis between conversion index and yield of seed [J]. China Oil Crops, 1989, 11(1): 27-30.
- [9] 满为群, 杜维广, 张桂茹, 等. 大豆高光效种质与高产品种源库平衡研究—I. 去叶、荚对光合速率和干物质积累的影响[J]. 中国油料, 1995, 17(2): 8-11, 23.
MAN W Q, DU W G, ZHANG G R, et al. Study on source-sink balance between soybean germplasm with high photosynthetic efficiency and high-yield varieties. I. Effects of defoliation and pod removal on photosynthetic rate and dry matter accumulation [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1995, 17(2): 8-11, 23.
- [10] 王莉. 大豆光合相关性状的遗传解析及 *GmFtSH25* 的功能研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2022.
WANG L. Genetic dissection of photosynthesis-related traits and functional study of *GmFtSH25* in soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2022.