



# 常规育种与分子模块设计育种的讨论 ——我 50 年大豆育种科学生涯 (第二部分)

杜维广<sup>1,2</sup>

(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:** 从 1975 年到 2024 年, 我从事大豆育种研究整 50 年, 主持和参加育成了大豆新品种 69 个, 包括主配和决选的代表性新品种共 15 个。本文仅对我从事的常规育种和践行的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)新方法作以回顾, 阐述这几个育种方法的概念和技术路线及其瓶颈; 提出依据作物育种进化的动力学机制, 在发展生物育种的同时还要关注常规育种, 尤其是实现生物育种和常规育种的有机结合, 这是培育突破性品种的保障; 提出科研带头人应具有品格并表达“理念、思路、舍得、管理”的育种感悟, 以为科技人员的大豆育种之路提供铺垫。

**关键词:** 大豆育种; 50 年; 感悟; 常规育种; 分子模块设计育种

## Conventional Breeding and Molecular Module Design Breeding – 50 Years of My Scientific Career in Soybean Breeding (Part II)

DU Weiguang<sup>1,2</sup>

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

**Abstract:** From 1975 to 2024, I have been engaged in soybean breeding research for exactly 50 years. I have hosted and participated in the breeding of 69 new soybean varieties, including 15 representative new varieties that were mainly configured and finally selected. This article reviews the conventional breeding and the practice of molecular module design breeding and whole genome QTL-allele design breeding (combinatorial design and genotype design) that I been involved in. I elaborate on the concepts and technical routes of these breeding methods and their bottlenecks. I propose that based on the dynamics of crop breeding evolution, while developing biotechnological breeding, we should also pay attention to conventional breeding especially the organic combination of biotechnological breeding and conventional breeding, which is the guarantee for breeding breakthrough varieties. I describe the qualities that a scientific research leader should have and put forward the breeding insights of ‘concept, thinking, sacrifice, and management’, in the hope of providing a foundation for the soybean breeding path and technological personnel.

**Keywords:** soybean breeding; 50 years; insights; conventional breeding; molecular module breeding

本人从 1975 年到 2024 年从事大豆育种研究整 50 年的时间, 回忆这 50 年的大豆育种科学生涯, 有感万千。我经历了常规育种、高光效育种和理想株型育种, 践行了分子模块育种和全基因组 QTL-allele 设计育种(组合设计和基因型设计)的新方法, 主持和参加育成大豆新品种 69 个, 包括主配和决选的代表性新品种共 15 个。本文主要介绍这 50 年的育种历程中用不同育种途径和方法主配和决选育成的 15 个代表性品种, 总结常规育种、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)的概念、技术路线和主要瓶颈, 分析我国未来大豆育种目标, 提出大豆高效育种体系建设构想, 总结育种感悟, 以为科技人员的大豆育种之路提供铺垫。

### 1 育成的代表性品种

代表性品种是指在育种团队所育成的品种中能够代表某时期或某阶段在生产上做出较大贡献的品种。我在 50 年育种历程中共参加和主持育成 69 个大豆新品种。其中用不同育种途径和方法由我主配和决选育成的有 15 个代表性品种: 常规育种育成品种 4 个, 占 27%; 高光效育种育成品种 4 个, 占 27%; 理想株型育种育成品种 2 个, 占 13%; 分子模块设计育种育成品种 5 个, 占 33% (表 1)。其中单交育成品种 10 个, 占 67%, 辐射处理育成品种 2 个, 占 13%, 回交育成品种 2 个, 占 13%, 复合杂交育成品种 1 个, 占 7%。说明 4 种育种途径均能育成代表性品种, 单交占主导。从杂交亲本分析可

收稿日期: 2024-08-06

基金项目: “七五—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”; 中国科学院战略性先导科技专项(XDA08030108-1, XDA24030000); 国家重点研发计划项目(2021YFD1201101-02)。

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。

知,含地理远缘血缘组合 10 个,占 67% ,国外血缘 3 个组合,占 20% ,含半野生大豆血缘组合 2 个,占 13% ,这一结果验证了常规育种杂交亲本选择与组配原则(详见 2.2.2 节)。且高光效育种、理想株型育种和分子模块设计育种途径都已分别育成高光效品种、理想株型品种和初级分子模块设计品种。

表 1 15 个代表性大豆品种及其特征特性

Table 1 Fifteen representative soybean varieties and their characteristics

序号 Serial No.	品种 Varieties	审定年份/ 审定编号 Approval year/ Approval number	育成方法 Breeding method	亲本 Parents	特征特性 Characteristics
1	黑农 39	1994 黑审豆 1994008	高光效育种	绥农 4 号/铁 7518	无限结荚习性,小圆叶,白花,百粒重 17 g 左右,生育期 123 d, (2 550 ℃),蛋白质含量 42.26%,脂肪含量 20.39%。适合黑龙江省第一积温带。
2	黑农 40	1996 黑审豆 1996008	高光效育种	绥 81-242/铁 78057	无限结荚习性,长叶,紫花,百粒重 22 g 左右,生育期 125 ~ 128 d(2 680 ℃),蛋白质含量 42.26%,脂肪含量 20.39%, 适合黑龙江省第一积温带。
3	黑农 41	1999 黑审豆 1999003	高光效育种	黑农 33 <sup>60</sup> Co 处理	亚有限结荚习性,长叶,白花,百粒重 18 ~ 20 g 左右,生育期 125 ~ 128 d (2 628 ℃),蛋白质含量 41.72%,脂肪含量 20.40%,适合黑龙江省第一积温带。
4	黑农 48	2004 黑审豆 2004002	高光效育种	黑农 40/绥 90-5888	亚有限结荚习性,长叶,白花,百粒重 22 ~ 25 g,生育期 118 d (2 350 ℃),蛋白质含量 44.71%,脂肪含量 19.05%,适合黑龙江省第二积温带。
5	黑农 44	2002 黑审豆 2002003	常规育种	黑农 37/吉林 20	亚有限结荚习性,圆叶,白花,百粒重 20 ~ 22 g,生育期 115 d (2 400 ℃),蛋白质含量 36.06%,脂肪含量 23.01%,适合黑龙江省第二积温带。
6	牡豆 15	2019 黑审豆 20190016	常规育种	黑农 48/龙品 8807	亚有限结荚习性,长叶,紫花,百粒重 20.1 g 左右,生育期 120 d (2 450 ℃),蛋白质含量 45.08%,脂肪含量 17.5%,适合黑龙江省第二积温带。
7	牡试 6 号	2020 黑审豆 20200012	常规育种	黑农 48/龙品 8807	亚有限结荚习性,长叶,紫花,百粒重 20.1 g 左右,生育期 120 d (2 450 ℃),蛋白质含量 45.99%,脂肪含量 17.64%,适合黑龙江省第二积温带。
8	东生 202	2020 黑审豆 20200060	常规育种	蒙豆 36/嫩奥 4 号	亚有限结荚习性,长叶,紫花,百粒重 20.0 g 左右,生育期 95 d (1 800 ℃),蛋白质含量 39.99%,脂肪含量 21.27%,适合黑龙江省第六积温带。
9	牡豆 47	2023 黑审豆 2023L0011	理想株型育种	牡 508/蒙豆 31	亚有限结荚习性,长叶,紫花,百粒重 18.7 g,生育期 115 d (2 250 ℃),蛋白质含量 37.62%,脂肪含量 22.48%,适合黑龙江省第三、四积温带。
10	东生 89	2019 黑审豆 20190066	理想株型育种	黑农 35 <sup>60</sup> Co 处理	亚有限结荚习性,长叶,白花,百粒重 15 g 左右,生育日数 115 d (2 300 ℃),亚有限结荚习性,蛋白质含量 42.05%,脂肪含量 20.8%,适合黑龙江省第三积温带。
11	东生 77	2015 黑审豆 2015012	分子模块 设计育种	黑农 48/ 垦鉴 35// 垦鉴 35	将早熟模块 <i>el-as</i> 导入底盘品种,亚有限结荚习性,长叶,紫花,百粒重 20.7 g,生育期 118 d(2 350℃),蛋白质含量 40.4%,脂肪含量 21.5%,适合黑龙江省第二积温带。
12	东生 78	2017 黑审豆 2017012	分子模块 设计育种	黑农 48/黑河 46	将早熟模块 <i>el-as</i> 导入底盘品种,亚有限结荚习性,长叶,紫花,百粒重 20.6 g,生育期 118 d(2 350 ℃),蛋白质含量 40.25%,脂肪含量 21.22%,适合黑龙江省第二积温带。

表 1( 续)

序号 Serial No.	品种 Varieties	审定年份/ 审定编号 Approval year/ Approval number	育成方法 Breeding method	亲本 Parents	特征特性 Characteristics
13	东生 79	2018 黑审豆 20180013	分子模块 设计育种	哈 04-1824/ 绥 02-282	将早熟模块 <i>el-as</i> 导入底盘品种,亚有限,长叶,白花,百粒重 18.8 g,生育期 118 d(2 350 ℃),蛋白质含量 36.33%,脂肪含量 24.16%,适合黑龙江省第二积温带。
14	东生 85	2020 黑审豆 20200033	分子模块 设计育种	黑农 51// 黑农 51/ 绥 05-6022	将早熟模块 <i>el-as</i> 和耐旱模块导入底盘品种,亚有限结荚习性,长叶,白花,百粒重 18.8 g,生育期 115 d(2 300 ℃),蛋白质含量 37.29%,脂肪含量 22.32%,适合黑龙江省第三积温带。
15	中牡 251	2023 黑审豆 2023Z0023	分子模块 设计育种	合丰 51// 黑农 44/晋豆 23/// 合丰 51////黑河 43	将早熟模块 <i>el-as</i> 和耐旱模块导入底盘品种,无限结荚习性,生育期 115 d(2 300 ℃),蛋白质含量 38.8%,脂肪含量 23.2%,百粒重 20.9 g。适合黑龙江省第四积温带。

2 常规育种

2.1 常规育种的概念

常规育种开始是指早期的系统选种和有性杂交育种,通常也称为传统育种。“常规”是相对于时代而言,是动态的概念。随着育种学科的发展,常规的概念和内容也在不断发展,包括在育种途径与方法上不断改进,产生回交育种和诱变育种,又随着育种学科的发展和时间推移,回交育种和诱变育种也逐渐成为常规育种的手段,所以常规育种的内涵是动态变化的。

常规育种不仅具有科学性,也具有艺术性。科学性是因为其以“进化论”“遗传学”“生态学”等理论作为基础,育种者在头脑中依据这些理论和生产需求绘制育种设计蓝图,忽略其科学性是对常规育种的片面理解;艺术性是因为育种过程中需依据育种经验进行合理选择,根据育种期望在育种群体中选择优良单株,同一育种群体,不同育种者的选择结果不同,这就体现出了艺术性。而常规育种家在从事多年的育种工作后,积累了丰富的遗传育种学知识和不可替代的育种经验,实现科学性和艺术性的结合。

2.2 常规育种的技术路线

2.2.1 常规育种杂交亲本选择 盖钧镒等<sup>[1]</sup>指出:在 1923—2005 年间,我国大豆杂交育种采用的直接亲本多为育成品种和育成品系,分别占 44.44% 和 39.23%,国外品种和地方品种仅分别占 6.64% 和 9.69%。而作为母本的育成品种、育成体系、国外品种和地方品种分别为 50.34%、38.31%、

2.75% 和 8.55%。熊冬金等<sup>[2]</sup>研究表明育成品种和品系与野生大豆和地方品种相比,虽然丢掉了某些等位变异但也新增某些等位变异,所以育成品种(系)即是受体又是供体亲本,利用综合性状优良的育成品种(系)作直接亲本,能较好地育成普通新品种。

因此从整体论的角度出发,可以根据表型分析、系谱追溯和品种育成过程及育种宝贵经验等来发掘优异亲本,并提出限制高产(超高产)育种瓶颈的主要生态性状。首先发掘高产(超高产)育种受体亲本,在解析育成品种、各生态区新育成且具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)。目前大豆育种中实际利用的是亲本的特殊配合力,一般配合力只是预选亲本的参考依据,但是尚鲜见配合力这一重要性状关于分子标记和调控基因的报道。

其次是发掘供体亲本,需要着重选择产量和产量的主要相关生态性状,包括生育期、产量性状、理想株型性状、高光效性状、花荚脱落性状、主茎节数、主茎有效节数、每节荚数性状、短分枝性状、曲茎短分枝性状、成熟期生物量、收获指数、R6 ~ R8 期日数、高异交率及抗病虫、耐旱、耐盐碱等生态性状。

2.2.2 常规育种杂交亲本组配 在亲本组配时,首要关键是明确受体亲本的特征特性,只有 1~2 项短板;其次发掘能弥补受体短板的供体亲本。可以通过回交(生态回交)转育技术路线,以受体亲本(或不同供体)为轮回亲本进行 1~2 回交,将弥补受体短板的供体亲本的基因导入受体亲本中。

盖钧镒等<sup>[1]</sup>分析了1923—1995年中国大豆育成品种的组配方式的演变发展,趋向于以育成品种(C)和育成系(S)相互组合(C×C、S×S、C×S、S×C)的4种组配为主。在亲本组配前期本人采用本生态区的多个主栽品种(系)作为受体亲本(底盘品种),与几个弥补受体亲本(底盘品种)短板的供体亲本杂交(表1中的单交类型)。后期则采用多个供体亲本改造同一受体亲本的“巢式组配方式”,通过回交(生态回交)转育技术路线,获得比前期好的效果(表1中的回交和复合杂交类型)。采用春夏大豆杂交(创造中间型);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)杂交;新育成主栽品种和国外品种杂交;新育成主栽品种和地理远缘品种杂交;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<sub>1</sub>~F<sub>5</sub>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(或不同供体亲本)为轮回亲本回交1次等方法创制供体亲本,也有可能直接育成突破性品种;用不孕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突破性品种。

在育种实践中,改良主基因性状时需要改良多基因性状。在回交育种中采用不同轮回亲本进行回交的方法被定义为修饰回交法(modified backcross)<sup>[3]</sup>。生态回交法是在总结前人研究和育种实践中提出来的育种新方法,属于修饰回交法范畴。只是要转移主基因性状和多基因性状目标放在生态适应性和丰产抗逆性上,同时将核不育系引入回交群体,改进杂交方法,提高杂交速度(不去雄,即可授粉),这一小小的变动拓宽了大豆育种途径与方法。我曾提出利用修饰回交的方法稳定黑龙江省农业科学院大豆研究所育种一室大豆品种在黑龙江省第一积温带的主栽优势,同时向第3、第4积温带拓展。因此我于1990年开始用黑龙江省第3~4积温带相同和不同于杂交亲本之一的生态类型品种(系)为轮回亲本之一,进行1~2次轮回杂交再进行自交与选择。试图累加第3~4积温带品种(系)适应性和丰产性,在第1积温带选育适宜第3~4积温带品种(系),并进行了大豆生态回交法的理论研究。

之后我主持黑龙江省农业科学院大豆研究所育种一室与北安垦区陆丰农科所合作,采用生态回

交法,1995年配制杂交组合合丰34×绥90-5351,1996年用合交93-1538为父本进行生态回交,(合丰34×绥90-5351)F<sub>1</sub>×合交93-1538,最终育成高蛋白大豆新品系哈北46-1。该品种为亚有限结荚习性,株高80 cm,主茎20节,四粒荚多,百粒重20 g,籽粒圆黄有光泽,其外观商品属性好。该品种生育日数116 d,需活动积温2 200 ℃。经1999和2000年两年鉴定试验,产量为2 975 kg·hm<sup>-2</sup>,比对照品种北丰11号增产9%左右,具有达到产量4 200 kg·hm<sup>-2</sup>的生产潜力。经2000和2001年农业部谷物质量检验测试中心检验,平均蛋白质含量为44.00%,平均脂肪含量为19.56%。该品系适合种植于黑龙江省黑河、北安、嫩江、克拜地区即黑河43的种植区域,在这些区域得到广泛种植并成为该适应区主栽品种。

2.2.3 常规育种后代表型选择 改良系谱法选择: F<sub>1</sub>代去伪杂种按组合单株收获;F<sub>2</sub>代按育种目标淘汰组合(20%左右),在保留组合中按生态性状的遗传力选择单株,保留遗传多样性,按照熟期早晚进行两次单株选择;南繁F<sub>3</sub>代按组合摘荚法收获;F<sub>4</sub>代按育种目标(考虑株型、病害等)在每个组合选优良单株;F<sub>5</sub>代按育种目标(株型、产量、品质、病害)决选品系。采用“竖看行、横看株”的方法,在优良组合选择优良系统,在优良系统选择优良单株。这种方法的优点是选择准确性较高,但费时费工,可能丢掉某些遗传变异。

混合摘荚法选择: F<sub>1</sub>代采用组合单株摘荚法(单株全收)去伪杂种;F<sub>2</sub>~F<sub>3</sub>代采用组合单株摘荚法;F<sub>4</sub>代根据育种目标选单株;F<sub>5</sub>代决选品系。这种方法的优点是可以保留全部遗传多样性,省工省时,但必须保证F<sub>1</sub>代全部是真杂种,F<sub>4</sub>代选择难度大,用地多。

2.2.4 常规育种的主要瓶颈及应对措施 有性杂交育种的瓶颈仍然是杂交亲本组配和后代的选择,这是有性杂交育种成败之关键。有性杂交育种由于“优”×“优”的亲本组配方式和育种单位互相引种,使得遗传基础日趋贫乏;同时由于不能解决近缘种和远缘种杂交的问题,从而限制了遗传多样性的扩展。分子(分子模块)设计育种及基因编辑育种可以弥补此不足。参考韩锁义等<sup>[4]</sup>研究结果,诱变育种的瓶颈是诱变源和诱变剂量的选择及诱变材料的数量,诱变源一般采取<sup>60</sup>Co γ射线,诱变剂量采用大豆半致死剂量(150~250 Gray)为宜,诱变材



料的数量以 9 000 粒及以上效果为佳<sup>[5]</sup>,为保证辐射一致性,辐射材料均匀辐射并一次性处理。

回交育种常用于改良优良品种的个别主基因性状,但其它性状只能恢复至原轮回亲本水平。品种的适应性和抗病性经常由于新的生理小种出现而丧失,若想在某一生态区育成其他生态区的品种用回交育种难度很大,这是回交育种的瓶颈。所以盖钧镒等<sup>[6]</sup>将在回交育种中采用不同轮回亲本进行回交的方法定义为修饰回交法(modified backcross);杜维广和满为群<sup>[7]</sup>曾提出生态回交构想,较好地解决了回交育种瓶颈。

3 分子模块设计育种

3.1 分子模块设计育种概念

薛勇彪等<sup>[8]</sup>指出,分子模块是功能基因及其调控网络的可遗传操作的功能单元。由于复杂性状是基因与基因、基因与环境互作的产物,多数农艺(经济)性状受多基因调控,并具有“模块化”特性。因此,需综合运用分子生物学、基因组学和系统生物学等前沿生物学的最新成果,对控制生物复杂性状的分子模块进行研究,采用计算机生物学和合成生物学等手段将这些模块有机耦合,开展理论模拟和功能预测,系统地发掘分子模块互作多复杂性状的综合调控潜力,实现模块耦合与遗传背景及区域环境三者的有机协调统一,发挥分子模块群对复杂性状最佳的非线性叠加效应,有效实现复杂性状的定向改良。

3.2 分子模块设计育种技术路线

作物分子模块设计育种的技术路线概括为找

基因、找基因型、找育种途径。应用基因组学、功能基因组学等各种组学及生物信息学方法,在品种资源或核心种质资源库中鉴定基因,解析其功能;依据不同要求的育种目标寻找基因型;模拟亲本组配和后代选择的模型,再寻找适合的育种技术。这些首先都是在计算机上完成,然后提供给育种者进行田间试验,最后完成品种的选育(图 1)。

我理解作物分子模块设计育种实质上是应用还原论,通过各种组学和生物信息学等方法将大量的工作在计算机上集成,组装育种的各个元件,完成育种蓝图设计。而常规育种者应用整体论,依据育种目标、对育种亲本的了解和生态性状的遗传规律及多年育种经验等,在大脑中完成育种蓝图设计。无论是作物分子模块设计育种,还是常规育种,最终都要在田间试验,都要通过各级品种比较试验、区域试验和生产试验来完成育种周期,这样两者育种途径就有了很多的结合点。从这种意义上讲,在生物育种时代,常规育种仍发挥相应作用。

朱保葛和田志喜团队运用分子模块设计育种手段(图 2),分别创制大豆多荚和生育期(早熟)单一分子模块及其载体材料/单基因系(供体),通过多代回交转育结合优异等位变异筛选、基因背景选择以及目标性状表型鉴定等手段,将供体单一分子模块导入对应的底盘品种(分别选用黄淮海主产区无四粒荚高产国审品种或东北高寒主产区晚熟高产品种作为底盘品种),分析分子模块的遗传与表型效应,培育一批多荚比率显著高于或成熟期明显早于相应的底盘品种的初级分子模块设计型高产大豆新品种<sup>[7]</sup>。

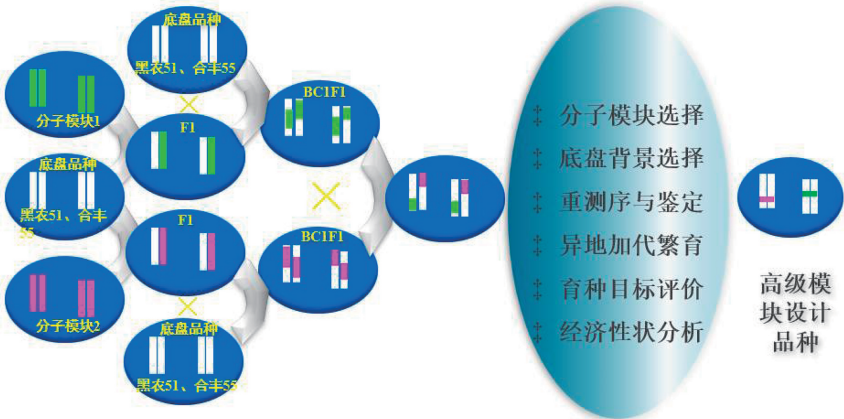


图 1 大豆分子模块设计育种技术路线

Fig. 1 Technical route for soybean molecular module design breeding

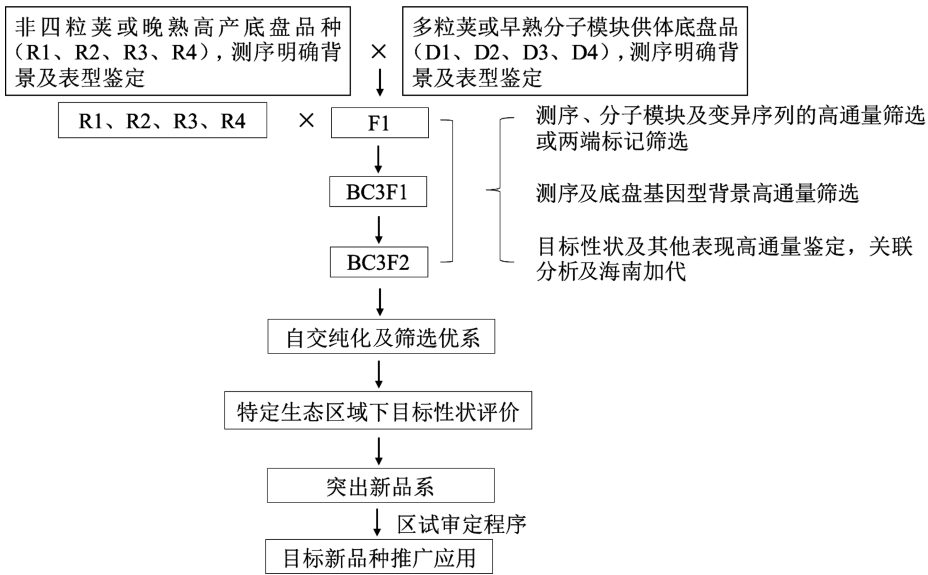


图2 多粒荚/早熟大豆分子模块设计育种技术路线

Fig.2 Technical route of soybean molecular module design breeding for multi-seed pods or early maturity

3.3 分子模块设计育种瓶颈及突破思路

目前以大豆抗除草剂(草甘磷)和玉米抗玉米螟为代表的生物育种正在发展,它包括分子设计育种、分子模块设计育种、转基因育种、全基因组 QTL-allele 设计育种(组合设计和基因型设计)、基因编辑育种等。但是生物育种必须与常规育种有机结合才能取得事半功倍的效果。

在讨论分子模块设计育种瓶颈之前,先阐述大豆转基因育种的瓶颈。目前我国大豆转基因使用的主要方法是农杆菌介导法,主要包括外植体类型和外源基因类型。影响或限制农杆菌介导大豆遗传转化效率的因素主要是农杆菌菌株、大豆基因型以及其他因素。这些就是限制大豆转基因育种的瓶颈<sup>[9]</sup>,不突破这些限制因素尤其是大豆基因型,大豆转基因育种很难有突破进展。且现有大豆遗传转化体系操作繁琐、转化效率低,不能满足作物改良和功能基因组学研究需求,因此研究重点是亟需建立一套简便高效的遗传转化体系。因此引入无标记定点整合技术<sup>[10]</sup>和基因编辑技术<sup>[11]</sup>是解决这一问题的重要手段。目前,抗除草剂转基因技术将面临着生物除草剂的创新<sup>[12]</sup>和智能机器人激光除草技术<sup>[13]</sup>的挑战。基因编辑育种首先需明确大豆生产急需解决的“卡脖子”问题所涉及的生态性状,其次需消除因敲除某些基因或编辑新基因对植株原本基因排列顺序的影响,还存在外来器官或基因在植株体内被排斥的问题。更主要的是转基因育种过程是否都有自主知识产权,而没有受其他专利制约,这就要重视转基因育种基础研究,排除外来

专利制约,每个程序都需是来自自主知识产权,这是需要重视的问题。

从分子模块设计育种技术路线来分析,向受体亲本导入单一分子模块,正确选择受体亲本和供体亲本是瓶颈之一,找到弥补受体亲本的供体亲本基因和在杂交后代(尤其 F<sub>2</sub>代)快速选择含目标基因的技术是瓶颈之二。此外,向受体亲本导入多个分子模块或实现模块耦合,要找到在育种群体(尤其 F<sub>2</sub>代)快速准确选择符合育种目标的目的基因型的技术路线,还要考虑到申请审定品种与已知品种 DNA 指纹检测差异位点数需≥4 个。当然利用各种组学构建完善的大豆分子模块设计育种体系仍是主要瓶颈。实现模块耦合与遗传背景及区域环境三者的有机协调也是很重要的。

基因编辑不应只注重于某些性状改良,而也应关注于创制某些常规育种途径不可能创制的种质资源(突破性的)。这两点应该具有同样重要的地位,例如获得国家发明二等奖的铁 5621,它的实际贡献不亚于培育突破性品种。基因编辑在培育大豆高油酸品种上已取得重要进展。我认为目前在大豆基因编辑研究领域的瓶颈仍是基因编辑技术的重大突破,通过基因编辑要着重解决影响产量提高的“卡脖子”问题。这就要着重挖掘调控产量的基因和基因网络,同时通过转基因和基因编辑技术,将创造能为育种应用的新种质和培育新品种并重研究,具有高配合力的新种质往往会产生许多衍生品种,它的作用有时会高于 1~2 个突破性品种。突破转基因和基因编辑育种群体后代的选择效率

的途径和方法也是关键技术问题。

生物育种兴起是育种学科发展的必然,生物育种和常规育种紧密结合将创造育种学科新的里程。常规育种者和生物育种者培育品种的理念和研究领域所涉及的一级学科和研究手段不同,要想将生物育种和常规育种有机结合,首先必须建立合作科研平台,研究员互相学习,弥补学科的差异,取长补短,合作攻关,则取得事半功倍的效果。

4 全基因组 QTL-allele 设计育种

4.1 全基因组 QTL-allele 设计育种概念

GAI 等<sup>[14]</sup>在 Peleman 和 Voort<sup>[15]</sup>基础上提出的全基因组 QTL-allele 矩阵设计育种新方法,基于对全基因组性状遗传体系的全面解析所获的 QTL-allele 矩阵,从该矩阵利用电脑进行可能组合预测,从而优选杂交组合并预测组合后代的优良个体。基于此,RTM-GWAS 软件中包含了优化组合设计的程序,该程序中考虑到了保持标记间连锁和打破连锁后标记间独立的两种预测模型。

4.2 全基因组 QTL-allele 设计育种方法

常规育种的两个主要步骤为亲本组配和后代选择,但相对于复杂性状遗传改良,背景选择和前景选择同等重要,仅通过少数几个主效位点的重组选择无法创造突破性新品种。盖钧镒等<sup>[16]</sup>根据 RTM-GWAS 建立的 QTL-allele 矩阵基础,对单个性状 QTL-allele 矩阵信息基础上提出了单一性状超亲设计育种方法,可对所有亲本组合的后代纯合群体进行预测,从而筛选最优亲本组合。该法按 QTL-allele 矩阵作全部资源可能组合的预测,从数以万计的组中找出可能有最优分离后代的最优组合。发现最优组合出自尽可能多的最优等位基因重组,并不一定是亲本“最优×最优”组合,说明资源材料全基因组解析的必要性。因此,基于 QTL-allele 矩阵的选择是对目标性状位点进行的直接选择,更符合实际育种需求。同时,根据 QTL-allele 矩阵还可以设计最佳基因型(各位点最佳等位变异的组合),根据相应标记对后代做标记辅助选择。表 2 中举例列出第二亚区部分性状超亲潜力的一些组合。

表 2 第二亚区单性状优化组合设计的农艺性状超亲表现

Table 2 Super pro-performance of agronomic traits in single-trait optimized combination design in the second sub-region					
性状 Traits	母本 Receptor	表型值 Phenotypic value	父本 Donor	表型值 Phenotypic value	超亲后代表型值 Phenotypic value of super-parental offspring
生育期 Growth period/d	东农 43	106.16	东大 1 号	105.31	92.49
蛋白质含量 Protein content/%	蒙豆 11	44.71	东农 50	43.82	47.11
脂肪含量 Oil content/%	东农 46	23.06	黑农 31	22.65	24.85
百粒重 100-seed weight/g	绥农 27	29.49	北丰 11	26.38	32.31
主茎节数 Node number of main stem	黑农 10	20.27	铁莱四粒黄	20.95	24.55
地上部生物量 Total biomass above ground/(t·hm <sup>-2</sup> )	吉育 92	11.58	吉林 44	12.17	13.21
产量 Yield/(t·hm <sup>-2</sup> )	吉育 89	3.84	蒙豆 10	3.87	4.27
表观收获指数 Apparent harvest index	垦豆 25	0.53	黑河 29	0.55	0.57
耐盐指数 Salt tolerance index	东农 46	0.93	黑河 32	0.89	0.99
耐碱性指数 Alkali tolerance index	黑农 35	0.60	铁丰 24	0.55	1.03

盖钧镒等<sup>[16]</sup>鉴于植物育种对综合性状改良的需求,建立了利用多个性状 QTL-allele 矩阵遴选综合性状优化组合的方法。将以连锁模型预测的各组合建立线性方程进行综合评价,通过选择高分来确定综合性状优良组合。

牡丹江大豆研发中心选取了第二亚区预测值分布在 42.1~84.5 的 9 个组合(表 3)进行后期验

证,各组合分别优选出 1 个品系进入了品种审定程序。育种值最低的两个组合的品系(牡豆 41 和广牡 5 号)在品种审定的第二年被淘汰,而其余育种值在 57.5~84.5 的组合后代育成牡豆 11、牡豆 13、牡豆 23、牡试 2 号等新品种。后期育种结果验证了该套多性状全基因组 QTL-allele 矩阵综合优化设计育种新方法的可行性。





4.3 全基因组 QTL-allele 设计育种瓶颈

在大豆种质资源中,如何正确筛选核心种质资源群体,在该资源群体中,用正向遗传学思路对该群体全基因组性状遗传体系进行全面解析,获得 QTL-allele 矩阵是瓶颈之一;如掌握了某些基因,用反向遗传学明确它调控的生态性状,将这些资料在计算机上用相应原件进行模拟,构建预测模拟模型找到最佳组合是瓶颈之二。

5 作物育种进化的动力机制

通过东北大豆适应性北扩过程中形成高寒地区新熟期组 MG000 和 MG00 分析,等位变异遗传、新生、淘汰和重组 4 个进化动力中,等位变异淘汰及等位变异的重组是其主要动力,未见新生等位变

异;而主茎节数由多到少的适应性变异中,倾向于淘汰更多的正向等位变异、新生更多的负效等位变异,新生等位变异作用明显。其他各类农艺性状进化的动力各有特点。重组的遗传效应不仅涉及基因间的累加效应还涉及基因间的互作效应,是育种突破的重要来源。从 QTL-allele 矩阵直接比较法揭示等位变异的遗传、淘汰、新生和重组是作物进化的 4 个基本动力,等位变异为遗传、淘汰、新生基础上的重组提供了育种进化的无尽来源。依据基因(标记)实体 0/1 变异是超越基因频率变化研究作物进化的创新研究(表 4)。我认为从作物育种的进化动力学机制分析常规育种尚有很大发展空间,即使在生物育种时代仍具有应有地位,而生物育种与常规育种结合是未来作物育种的方向<sup>[3]</sup>。

表 4 作物育种进化的动力机制  
Table 4 Dynamic mechanism of crop breeding evolution

性状 Traits	熟期组 Maturity group	等位变异总数 Total alleles	遗传数目 Genetic number	新生数 Newborn number	淘汰数目 Lost number
开花期 Days to flowering	0 ~ III	342			
	00 ~ 000 vs. 0 ~ III	271 (79.3%)	271 (79.3%)	0 (0%)	271 (20.7%)
主茎节数 Node number of main stem	I + II	171			
	0-0 ~ 000 vs. I + II	183 (107.0%)	131 (76.6%)	12 (7.0%)	40 (23.4%)

6 50 年大豆育种工作感悟

6.1 科研带头人应具有品格

敏捷创新的科研思路、严肃认真的科学风格、务实高效的工作作风和甘当人梯的奉献精神是科研带头人应具备的优良品格,这样才能保障科研能力的不断拓展延伸及团队良性有序发展。

6.2 我国未来大豆育种目标

高产稳产始终是育种者和栽培者追求的永恒目标,培育高产稳产突破性品种是大豆育种长期目标。新品种应比以往品种具有更广阔的适应区域和适应播种期(黑龙江北部高寒地区、新疆灌区、黄淮春夏大豆区、南方多熟制大豆区),适应不同的轮作复种制度。培育“少投入、多产出、保护环境”的突破性高产稳产品种。

培育优质高产突破性品种,初级目标是高蛋白含量(≥45%)和高油脂含量(≥22%),高一级目标是培育高含硫氨基酸优质蛋白质和高优质脂肪含量(高亚油酸、高油酸),更高一级目标是培育消除或降低抗营养因子。

培育多抗高产突破性品种,抗灰斑病、花叶病毒病、胞囊线虫病、根腐病、菌核病等病害。

培育耐逆境高产突破性品种,耐盐碱、耐干旱、耐酸性土壤等。

培育适应机械化栽培突破性品种,在相应的复种制度下抗倒伏、不裂荚、籽粒不破碎。

6.3 育种目标实现路径

6.3.1 理念 作物育种理念从第一次绿色革命的矮化育种到第二次绿色革命的十字口号“少投入、多产出、保护环境”的育种理念,再到第三次绿色革命的高光效、强优势的 C4 杂交稻将水稻的产量潜力进一步大幅度提高。

我认为应以整体论和还原论相结合进行大豆遗传改良,以提高群体光能利用率和减少花荚器官脱落为提高产量的切入点。大豆每个生态性状,至少可以在 7 个层次(水平)分析特性的表现和遗传基础:即由底层到高层次分为基因水平、酶水平、生物化学水平、生理水平、解剖学水平、形态水平和农学水平。各层次(水平)都互相衔接,互不排斥<sup>[17]</sup>(图 3)。

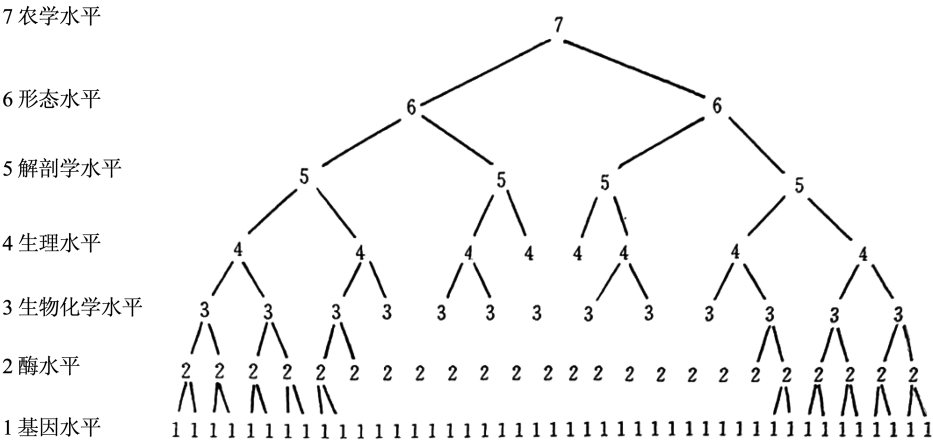


图3 性状鉴定的7种水平示意图(引自崔继林<sup>[17]</sup>)

Fig. 3 A schematic diagram of trait identification at 7 levels (cite from Cui<sup>[17]</sup>)

我们研究分子育种,在科学上属于“分子科学”的范畴,在哲学上叫做还原论。什么是还原论?第一,“世间万物,都可以把东西还原到最基本、最简单的部分”;第二,“整体不是其他什么东西,就是它的部分之和”。区别于还原论,还有一门哲学叫做整体论,认为“一个系统的性质,不只是由它的部分来决定或者是来解释的”,而是“系统作为一个整体,它去决定部分的行为”。因此,还原论是“部分决定整体”,整体论说“整体决定部分”,二者在哲学上有所区分。

育种的整体论往往以关注个体和群体为主,但也关注生理水平和生化水平。整体论从高层次选择也会对低层次的有效基因起到间接选择效应。但是不能解析各生态性状的机理,要用正向遗传学解析。还原论往往关注酶和基因水平,但往往不了解调控那些生态性状及其相互关联,要用反向遗传学解析。

育种的还原论把与产量相关的生态性状在中、低层次水平解析其机理,为整体论提供理论依据。而研究设计和结果分析常脱离整体;整体论则在高层次形态和农学水平选育,可能包含对较低层次上有益基因的选择效应,综合各优良生态性状培育品种(种质)。但缺乏理论分析,所以二者必须结合,才能育成突破性品种。

综上,用整体论加上育种经验能通过常规育种途径与方法育成品种,但缺乏对改造某一生态性状的机理的解析。例如禾本科作物的第一次绿色革命是先育成矮秆小麦和水稻,而后很长时间后才克隆出矮秆基因。还原论找到酶和基因,再通过反向遗传学证明其调控哪些生态性状及其关联,较有目

的地去改造某一生态性状,最终育成品种,但还要经过生态条件的验证。所以必须以整体论和还原论相结合进行大豆遗传改良,才能育成突破性品种。

6.3.2 思路 以挖掘现有种质资源基础为作物遗传改良首选措施。研究种质资源,应将种质资源学研究推进到群体生态遗传、资源演化研究和群体设计育种研究的前沿。大豆种质资源很多,要从核心种质资源和新育成种质资源及地方品种和国外品种入手,研究表型和基因型等,为生物育种提供平台。随着人工智能技术的发展,它会快速准确地解析大豆种质资源的表型和基因型间内在关系,并能全面解析相互间的调控网络,为智能育种提供高效工具。它可帮助育种者熟悉种质资源,按育种目标找到需要的种质资源(育种亲本),利用好种质资源。

6.3.3 舍得 在研究方向上,研究团队要贯彻舍得的理念,本团队要有自己主攻研究方向。但在育种目标选择上,研究团队除要根据服务主要生态区和国家重大需求,除了有自己的主要育种目标外,同时重点还要兼顾高产、优质、多抗、广适应性的总体目标。正如王彬如指出:“大豆育种目标就是要摊个大煎饼,需要哪块就切哪块”,在育种目标及亲本选择和杂交组配上,以团队为单元合理分配“大煎饼”的比例,育种亲本选择、育种群体选择和提升各级试验都要贯彻舍得理念。

6.3.4 管理 首先是建立理想的试验地,地势平坦、肥力均匀,肥力要高于高产生产田,具有灌溉和排涝能力,构建高标准高产农田的试验地。其次是育种周期全程加强管理,对杂交组合、育种各世代群体、参加各级试验群体加强田间和收获管理。对遗传群体和资源要建立研究型数据库等。

7 结语

本人 50 年的大豆育种科学生涯,历经常规育种、高光效育种和理想株型育种,并践行分子模块育种和全基因组 QTL-allele 设计育种(组合设计和基因型设计)新方法。本文仅阐述常规育种和践行分子模块育种和全基因组 QTL-allele 设计育种的相关科学问题。在大豆育种实践中总结了科研带头人的品格和“理念、思路、舍得、管理”的育种感悟,并主著由国家出版基金资助,黑龙江科技出版社出版的《中国东北栽培大豆种质资源群体生态遗传与育种贡献》<sup>[3]</sup>一书,为同仁们今后大豆育种研究工作提供铺垫。

**致谢:**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、董钻教授和刘晓冰研究员;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、任海洋研究员、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] 盖钧镒,熊冬金,赵团结. 中国大豆育成品种系谱与种质基础;1923—2005[M]. 北京:中国农业出版社,2015. (GAI J Y, XIONG D J, ZHAO T J. The pedigrees and germplasm bases of soybean cultivars released in China;1923-2005 [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2015. )

[2] 熊冬金,赵团结,盖钧镒. 1923—2005 年中国大豆育成品种种质的地理来源及其遗传贡献[J]. 作物学报,2008,34(2): 175-183. (XIONG D J, ZHAO T J, GAI J Y. Geographical sources of germplasm and their nuclear and cytoplasmic contribution to soybean cultivars released during 1923 to 2005 in China[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(2): 175-183. )

[3] 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. )

[4] 韩锁义,张恒友,杨玛丽,等. 大豆“南农 86-4”突变体筛选及突变体库的构建[J]. 作物学报,2007,33(12): 2059-2062. (HAN S Y, ZHANG H Y, YANG M L, et al. Screening of mutants and construction of mutant population in soybean “Nannong 86-4”[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(12): 2059-2062. )

[5] 潘家驹. 作物育种学总论[M]. 北京:农业出版社,1994. (PAN J J. General introduction of crop breeding[M]. Beijing: Agricultural Publishing House, 1994. )

[6] 盖钧镒,FEHR W R,PALMER R G. 大豆栽培种和野生种回交

计划的四个世代中一些农艺性状的遗传表现[J]. 遗传学报,1982(1): 44-56. (GAI J Y, FEHR E R, PALMER R G. Hereditary expression of some agronomic traits in four generations of backcrossing between cultivated and wild soybean cultivars[J]. Journal of Genetics and Genomics, 1982(1): 44-56. )

[7] 杜维广,满为群. 大豆生态回交育种的探讨[J]. 大豆通报,1999(1): 29. (DU E G, MAN W Q. Discussion on ecological backcross breeding of soybean [J]. Soybean Science and Technology, 1999(1): 29. )

[8] 薛勇彪,段子渊,种康,等. 面向未来的新一代生物育种技术: 分子模块设计育种[J]. 中国科学院院刊,2013,28(3): 308-314. (XUE Y B, DUAN Z Y, CHONG K, et al. Next-generation biotechnological breeding techniques for the future-Designer breeding by molecular modules[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2013, 28(3): 308-314. )

[9] 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: Golden Shield Publishing House, 2007. )

[10] 闫涛,王瑞瑶,朱和平,等. 可定点整合的无筛选标记 *LacS* 基因表达载体的构建与鉴定[J]. 中国畜牧兽医,2015,42(6): 1348-1354. (YAN T, WANG R Y, ZHU H P, et al. Construction and identification of site-specific integrated and marker-free *LacS* gene vector[J]. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2015, 42(6): 1348-1354. )

[11] 卢俊南,褚鑫,潘燕平,等. 基因编辑技术: 进展与挑战[J]. 中国科学院院刊,2018,33(11): 1184-1192. (LU J N, CHU X, PAN Y P, et al. Advances and challenges in gene editing technologies[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2018, 33(11): 1184-1192. )

[12] 陈世国,强胜. 生物除草剂研究与开发的现状及未来的发展趋势[J]. 中国生物防治学报,2015,31(5): 770-779. (CHEN S G, QIANG S. The status and future directions of bioherbicide study and development [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2015, 31(5): 770-779. )

[13] 孙君亮,闫银发,李法德,等. 智能除草机器人的研究进展与分析[J]. 中国农机化学报,2019,40(11): 73-80. (SUN J L, YAN Y F, LI F D, et al. Research progress and analysis of intelligent weeding robot [J]. Journal of Chinese Agricultural Mechanization, 2019, 40(11): 73-80. )

[14] GAI J, CHEN L, ZHANG Y, et al. Genome-wide genetic dissection of germplasm resources and implications for breeding by design in soybean [J]. Breeding Science, 2012, 61(5): 495-510.

[15] PELEMAN J D, VAN DER VOORT J R. Breeding by design[J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(7): 330-334.

[16] 盖钧镒,贺建波. 限制性两阶段多位点全基因组关联分析法(RTM-GWAS)的特点、常见提问与应用前景[J]. 中国农业科学,2020,53(9): 1699-1703. (GAI J Y, HE J B. Major characteristics, often-raised queries and potential usefulness of the restricted two-stage multi-locus genome-wide association analysis [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(9): 1699-1703. )

[17] 崔继林. 光合作用与生产力[M]. 南京:江苏科学技术出版社,2000: 8. (CUI J L. Photosynthesis and productivity[M]. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 2000: 8. )