

大豆育种行业创新动态

吕慧颖¹, 王道文¹, 葛毅强², 魏 珣², 邓向东¹, 杨维才¹, 田志喜¹

(¹ 中国科学院遗传与发育生物学研究所/种子创新研究院, 北京 100101; ² 中国农村技术开发中心, 北京 100045)

摘要: 我国是大豆消费大国, 但主要依赖于进口, 且进口依存度将持续增加。与国外大豆主要生产国相比, 我国大豆单产还有很大差距, 提高大豆单产是解决我国大豆危机的关键。加快大豆分子设计育种创新体系建设, 引领大豆育种实现跨越式发展, 是赶超国外大豆生产的重要途径。2017 年我国科学家克隆了一批控制大豆生育期、高产、优质相关性状的重要基因, 且在大豆重要性状耦合遗传网络方面取得了重要进展。

关键词: 大豆; 生育期; 高产; 优质; 性状耦合; 遗传网络

Innovation of Soybean Breeding Industry

LV Hui-ying¹, WANG Dao-wen¹, GE Yi-qiang², WEI Xun², DENG Xiang-dong¹,
YANG Wei-cai¹, TIAN Zhi-xi¹

(¹ Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences/Innovative Academy of Seed Design, Beijing 100101; ² China Rural Technology Development Center, Beijing 100045)

Abstract: China is the biggest consumer of soybean production, but mainly depends on import. Moreover, the import dependence is continuing to increase. The soybean production in China largely lags behind that of the main foreign soybean producing countries. Accelerating yield via molecular design breeding innovation system is the key to solve the soybean crisis in China. In 2017, Chinese scientists cloned a number of important genes that related to soybean growth period, yield and quality, and made important progress in dissection of the genetic network underlying multiple agronomical traits.

Key words: soybean; growth period; yield; quality; the characteristics of coupling; genetic network

1 我国大豆生产现状

1.1 大豆在我国粮食结构中占有重要地位

大豆是世界重要的粮油兼用作物, 同时也是人类优质蛋白及畜牧业饲料蛋白的主要来源。无论大豆油还是作为饲料的豆粕, 我国一直都是消费大国, 居世界第一位。仅 2016 年, 我国消费大豆油 1600 万 t, 占全球消费总量的 29.82%; 消费豆粕 6726 万 t, 占全球消费总量的 30.3%。

1.2 我国大豆供需矛盾日益突出

随着我国人口增长、人民生活水平提高和饮食

结构的变化, 对大豆需求逐年增加, 供求矛盾日益突出。1995 年以前我国一直是大豆净出口国。1995 年国家大豆进出口政策进行了调整, 加大进口, 减少出口, 从而使得我国首次成为大豆净进口国, 随后呈逐年上升趋势。2000 年进口突破 1000 万 t, 2010 年突破 5000 万 t, 2016 年高达 8391 万 t。目前, 我国大豆对外依存度高达 87% 以上, 为世界最大的大豆进口国 (中国海关总署数据)。

1.3 我国大豆生产水平低于国外

自 1978 年以来, 经过大豆育种学家的不懈努力, 我国大豆生产水平有了一定程度的提高, 已经培育了

修回日期: 2018-03-06 收稿日期: 2018-04-09 网络出版日期: 2018-04-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20180417.1056.022.html>

基金项目: 中国农村技术开发中心“农作物育种行业动态专题研究”项目

第一作者主要从事科研项目管理与战略研究工作。E-mail: hylv@genetics.ac.cn

通信作者: 田志喜, 主要从事大豆功能基因组研究。E-mail: zxtian@genetics.ac.cn

1800 多个大豆新品种,在生产上品种更换了4~5次,使大豆单产提高140%。但是,与国外大豆主要生产国相比,我国大豆单产还有很大差距。目前,美国、巴西、阿根廷等大豆生产大国的大豆平均产量已经高于3000 kg/hm²(相当于200 kg/667 m²),与之相比,我国大豆平均单产长期以来在100~120 kg/667 m²徘徊。其主要原因是我国大豆科研水平总体较低。国外大豆育种家和公司充分利用了现代育种技术,例如分子辅助选择,大大提高了育种效率,针对性地改良了大豆株型等重要性状,实现了窄行密植,从而增加了单位面积的产量。而我国基本还采用传统育种方式,在育种效率和具体性状的精确改良上与国外相比还有很大差距。

2 我国大豆未来发展趋势

2.1 未来相当长的一段时间内,我国大豆还将依赖进口

我国人口还在持续增长,城镇化建设将进一步推进,从而导致优良耕地的不断减少和膳食结构的不断升级。因而,我国对粮食的刚性需求还将持续增加。大豆单产现有增长水平不能与我国消费需求的增长速度持平。因此,如果我国大豆生产不能有突破性进展,在未来相当长的一段时间内,我国的大豆消费还将依赖进口,并且进口量还将继续增加。

2.2 提高产量还应是我国大豆研究重心

当前,我国大豆已“全面沦陷”,并且进口依存度还将持续增加。在此形势下,从长远发展考虑,想要真正实现我国“大豆复兴”,高产还应是主攻的目标。这是因为只有将大豆生产掌握在自己手里才可保障国家粮食安全。未来,我国大豆刚性需求还将持续增加。据咨询公司 HighQuest Partners 预测,到2020年左右,世界大豆产量需再增加1亿t才能满足全球需求,而我国大豆消费量将占全球总产量的三分之一。大豆进口依存度的进一步提高将严重威胁我国粮食安全。因此,提高大豆产量才是保障我国粮食安全的根本出路。

3 我国大豆发展的对策

3.1 加大种质资源的系统评价、挖掘利用、创制与共享

我国虽然拥有世界上最为丰富的大豆种质资源,但是在系统评价、挖掘利用及共享方面与国外还有一定差距,这在一定程度上限制了我国大豆科研生产的发展。因此,我国应大力开展种质资源研究

与创新,开展我国特有原始资源的基因组、表型组分析,构建大豆育种核心资源数据库,分析大豆优异亲本形成的系谱特征及其遗传演变规律,深入解析大豆的起源与进化路径,为大豆发展奠定基础材料。

3.2 加快分子设计育种创新体系建设,赶超国外大豆生产

科学技术是第一生产力。随着分子生物学、基因组学、系统生物学、合成生物学等学科的发展和生物技术的不断进步,多学科联合催生的分子设计育种技术,是现代育种一次新的革新,使得我国和国外处于一个相对接近的新起跑线。因此,分子设计育种创新体系建设为我国育种技术发展带来了新的机遇。抓住机遇,加快分子设计育种创新体系建设,将引领动大豆育种实现跨越式发展,从而有机会赶超国外大豆生产。

4 2017年我国大豆主要研究进展

4.1 大豆生育期研究进展

大豆是光周期敏感的短日植物。正常栽培条件下,当高纬度地区大豆品种引种到低纬度区域时,其成熟期将大大提早,从而使得生物量和产量大幅度降低,这极大程度限制了低纬度地区的大豆种植。20世纪70年代,科学家发现一类大豆具有较长的童期(LJ, long juvenile),在短日照条件下开花推迟。该性状的成功应用,使得低纬度地区大豆的产量有了很大突破,促使了低纬度地区(尤其是南美地区)大豆栽培得以快速扩张。20世纪90年代,遗传分析发现*J*是控制大豆LJ性状的关键位点,然而其编码基因和分子调控机制一直未明确。中国科学院东北地理与农业生态研究所孔凡江研究组和刘宝辉研究组、中科院遗传与发育生物学研究所田志喜研究组、中科院华南植物园侯兴亮研究组合作,克隆了该基因,发现其编码拟南芥EARLY FLOWERING 3(ELF3)的同源蛋白。群体遗传学分析发现,*J*基因在适应低纬度大豆品种中至少存在8种功能缺失型等位变异。通过功能互补实验和近等基因系表型鉴定等方法发现在低纬度条件下(短日照),突变型*j*比野生型*J*大豆产量提高30%~50%。进一步研究表明,在短日照条件下,*J*基因的表达受到光敏色素蛋白E3和E4的调控,进而*J*蛋白结合*E1*启动子的LUX结合元件,抑制*E1*基因的表达,从而解除了*E1*对*FT*的抑制,这样就形成了大豆特异的光周期调控开花的PHYA(E3E4)-*J*-*E1*-*FT*遗传网络^[1]。该研究对提高大豆在低纬度地区的产量奠定了重要

的理论基础。

中国农业科学院作物科学研究所遗传育种中心韩天富团队以往研究发现,一些晚熟品种(如自贡冬豆)在长日条件下不开花,经短日处理后转长日条件时会发生开花逆转现象,推测长日条件下有开花抑制物质的存在,但对开花抑制物质的分子性质一直缺乏了解。该团队通过结合转录组分析和实时定量 PCR 分析,发现并确证大豆 *FT* 开花基因家族的一个成员 *GmFT1a* 与已知成员 *GmFT2a/GmFT5a* 的光周期表达特性完全相反,即 *GmFT1a* 的表达受长日照的诱导,而 *GmFT2a/GmFT5a* 则受短日照的诱导。由此推测 *GmFT1a* 与已知成员 *GmFT2a/GmFT5a* 在开花作用上功能存在分化。转基因实验分析表明,与 *GmFT2a/GmFT5a* 具有开花促进功能明显不同,*GmFT1a* 具有开花抑制的功能,从而确证了前述推测。基于此项研究及前人结果,该团队提出了大豆 *FT* 开花基因家族调控大豆生长发育的跷跷板模型(Teeter board model):光周期通过生育期主基因 *E1* 调控大豆 *FT* 开花基因家族不同成员的表达水平,从而决定大豆的发育方向^[2]。*GmFT1a* 基因的发现有助于促进大豆向低纬短日地区的扩展,为进一步阐明影响大豆生长发育方向的分子机制奠定了基础。

4.2 大豆品质研究进展

大豆是重要的油料作物,种子油脂含量是大豆最重要农艺性状之一。在驯化过程中,受到人工选择的作用,大豆种子中油脂含量不断提高。虽然油脂代谢的生化合成途径已经比较清晰,但其调控尚不明确。中国科学院遗传与发育生物学研究所张劲松研究组和陈受宜研究组通过转录组分析,构建了大豆子粒油分的基因共表达网络,从中鉴定出油脂快速合成时期的种子偏好表达转录因子基因 *GmZF351*,其编码串联 CCCH 锌指蛋白。功能分析发现,*GmZF351* 蛋白定位于细胞核并具有转录激活活性,可直接激活油脂合成和贮存基因 *BCCP2*、*KASIII*、*TAG1* 和 *OLEO2* 的表达。另外,研究还发现 *GmZF351* 可结合 *WR11* 的启动子,通过正调控 *WR11* 及其下游基因 *Pkpα* 和 *Pkpβ1* 的表达,从而促进油脂在种子中的积累。功能分析发现,过表达 *GmZF351* 显著提高了转基因拟南芥和大豆种子油脂含量。群体遗传分析发现,*GmZF351* 在驯化中受到人工选择,*GmZF351* 单倍体型来自于野生大豆 III 型,与高基因表达量、启动子活性和油脂含量相关联。该研究揭示了大豆中油脂积累调控的新机制,并为驯化

过程中油脂含量的增加提供了理论支持,对提高大豆品质和价值具有重要意义^[3]。

黄酮是具有多种功能的生物活性物质,在植物的防御及共生系统中发挥重要作用。异黄酮含量是大豆的重要品质性状之一,是复杂的数量性状,目前对大豆异黄酮生物合成的调控机制了解很少。南京农业大学国家大豆改良中心喻德跃教授课题组与河南农业大学、中国科学院遗传与发育生物学研究所、九江学院等单位协作,应用高通量大豆 355 K SNP 芯片,通过全基因组关联分析,克隆了一个与大豆异黄酮含量相关的 R2R3 型 MYB 转录因子基因(*GmMYB29*)。结合组织表达分析、瞬时表达分析、遗传转化和候选基因关联分析等研究,证明 *GmMYB29* 对大豆异黄酮的生物合成具有正向调控作用,从而为大豆异黄酮分子育种提供新的基因信息^[4]。

4.3 大豆产量相关性状

百粒重是大豆产量的重要构成因子。前期研究表明,大豆百粒重是复杂的数量性状,受多个遗传位点调控。SoyBase 数据库收录已经定位的百粒重 QTL 位点达近百个(<http://www.soybase.org/>)。然而,目前有关大豆百粒重基因的克隆和种子形成的分子机制研究还较少。中国科学院遗传与发育生物学研究所张劲松研究员和陈受宜研究员领导的研究团队与黑龙江省农业科学院大豆研究所满为群研究员和耕作栽培研究所来永才研究员等团队合作,通过全基因组重测序,对野生大豆 ZYD7 和栽培大豆 HN44 的 198 份自交系材料和 2 个亲本进行了遗传分析,获得了高质量的 SNPs。进而通过 QTL 分析,定位了调控种子百粒重的 14 个 QTL 位点,其中 13 个位点的优势基因来源于栽培大豆 HN44,1 个位点的优势基因来源于野生大豆 ZYD7。对来源于野生大豆 ZYD7 的百粒重遗传位点进一步分析发现,该定位区间内有 22 个蛋白编码基因,其中仅 *Glyma17g33690* (*PP2C*) 和 *Glyma17g33790* (*EAL*) 在 HN44 和 ZYD7 中的核苷酸变异改变了氨基酸序列。对来源于 ZYD7 的 *PP2C-1* 和 *EAL-1* 基因与来源于 HN44 的 *PP2C-2* 和 *EAL-2* 分别转基因分析表明,仅来源于 ZYD7 的 *PP2C-1* 基因显著增加了转基因拟南芥种子的重量,而另外 3 种基因则不能。功能分析发现,*PP2C-1* 与 *PP2C-2* 存在功能差异,*PP2C-1* 能与油菜素内酯 BR 信号通路的转录因子(*GmBZR1* 等)相互作用,通过去磷酸化激活这些转录因子,促进下游控制种子大小的基因表达以提高粒重。而 *PP2C-2* 则没有上述功能。群体遗传分析发现,近 40% 的栽培大豆不含有 *PP2C-1* 基因

型,该基因型导入到不含该位点的大豆品种中有望进一步提高现有大豆品种产量,这对于大豆高产育种具有重要意义^[5]。

大豆叶柄夹角影响冠层结构、光合作用效率,并最终影响产量,是大豆重要农艺性状之一,但调控叶柄夹角的调控机制尚不明确。中国科学院东北地理与农业生态研究所大豆分子设计育种重点实验室研究人员与中国农科院和“大豆分子设计育种”创新国际团队的国外专家一起,通过分析大豆叶柄夹角增大的 *gmilpa1* 突变体,鉴定并分离了控制大豆叶柄夹角的 *GmILPA1* 基因,发现该基因编码 APC8-like 蛋白。功能分析发现该蛋白与 GmAPC13a 互作,形成复合体行使功能。研究还发现, *GmILPA1* 基因主要在叶原基基部细胞表达,可能是通过促进细胞增殖及分化以控制叶枕形态^[6]。

4.4 大豆重要性状耦合遗传网络研究进展

不同复杂性状间的耦合是分子设计育种的关键科学问题。产量、品质等性状大都是多基因控制的复杂性状,由于受到一因多效和遗传连锁累赘的影响,某些性状在不同材料和育种后代中协同变化,呈现耦合性相关。解析复杂性状间耦合的遗传调控网络,明确关键调控单元,对分子设计育种具有重要意义。

大豆原产中国,是人类和动物油脂和蛋白质的主要来源。高效分子设计育种新体系的研究对于高产优质大豆新品种的培育具有重要意义。中国科学院遗传与发育生物学研究所田志喜研究员联合王国栋研究员、朱保葛研究员、华盛顿州立大学张志武研究员等多家研究团队深入解析了大豆 84 个农艺性状间的遗传调控网络,为大豆的分子设计育种提供重要的理论基础。该研究团队对 809 份大豆栽培材料的 84 个产量和品质性状进行了连续多年多点的观测,发现不同性状间呈现不

同程度的相关性。通过重测序技术对该群体的群体遗传变异进行了分析,进而利用全基因组关联对 84 个性状的调控位点进行了系统的全基因组扫描,鉴定出 245 个显著性关联位点,并发现其中 95 个关联位点和其他位点存在上位性效应。这些关联位点很好地解析了单个性状的遗传调控。同时,这些关联位点揭示了不同性状间相互耦合的遗传基础。根据连锁不平衡分析,发现 115 个关联位点可相互连锁,形成复杂的多性状多位点调控网络。将所观测的 51 个性状联系起来,很好地解释了不同性状间的耦合关系。在该调控网络中,23 个关联位点起到了重要节点作用,对不同性状的形成起到关键调控作用^[7]。该研究为大豆的分子设计育种提供了重要的理论基础,对于提高大豆的品质和产量具有非常重要的意义。

参考文献

- [1] Lu S J, Zhao X H, Hu Y L, et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield [J]. *Nat Genet*, 2017, 49 (5): 773-779
- [2] Liu W, Jiang B, Ma L, et al. Functional diversification of *Flowering Locus T* homologs in soybean: *GmFT1a* and *GmFT2a/5a* have opposite roles in controlling flowering and maturation [J]. *New Phytol*, 2018, 217 (3): 1335-1345
- [3] Li Q T, Lu X, Song Q X, et al. Selection for a Zinc-Finger protein contributes to seed oil increase during soybean domestication [J]. *Plant Physiol*, 2017, 173 (4): 2208-2224
- [4] Chu S S, Wang J, Zhu Y, et al. An R2R3-type MYB transcription factor, *GmMYB29*, regulates isoflavone biosynthesis in soybean [J]. *PLoS Genet*, 2017, 13 (5): e1006770
- [5] Lu X, Xiong Q, Cheng T, et al. A *PP2C-1* allele underlying a quantitative trait locus enhances soybean 100-seed weight [J]. *Mol Plant*, 2017, 10 (5): 670-684
- [6] Gao J, Yang S, Cheng W, et al. *GmILPA1*, encoding an APC8-like protein, controls leaf petiole angle in soybean [J]. *Plant Physiol*, 2017, 174 (2): 1167-1176
- [7] Fang C, Ma Y M, Wu S W, et al. Genome-wide association studies dissect the genetic networks underlying agronomical traits in soybean [J]. *Genome Biol*, 2017, 18: 161