

大豆种质资源时序性冠层覆盖度鉴定评价 及优异种质筛选

王琦^{1,2}, 白东², 张皓², 田宇², 车荧璞², 李进冬², 郑海洋², 金秀良²,
李英慧^{1,2}, 邱丽娟²

(¹东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030; ²作物基因资源与育种国家重点实验室/农作物基因资源与遗传改良国家重大科学工程/中国农业科学院作物
科学研究所粮食作物遗传资源评价与利用重点实验室, 北京 100081)

摘要: 农作物种质资源是新品种植育的物质基础, 是保障国家粮食安全的战略性资源, 其中蕴藏着许多具有优异特性的种质。近年来, 高通量表型分析技术的发展不但为种质资源的规模化表型鉴定提供了基础和条件, 亦为优异种质的挖掘与利用提供了崭新的视角。本研究在前期利用无人机收集的 1,129 份大豆种质时序性冠层覆盖度数据的基础上, 对最大冠层覆盖度和封垄速度两个空间和时间维度性状进行了统计分析, 旨在揭示不同生态区来源的种质资源在田间的动态生长特征和差异。研究表明, 在江西南昌种植环境下, 1,129 份大豆种质资源的最大冠层覆盖度和封垄速度具有丰富的表型多样性, 表型变异系数分别为 16.09%和 49.35%。就性状来讲, 有限结荚习性的种质具有更高的冠层覆盖度和更快的封垄速度。就地理来源讲, 来自南方生态区的大豆种质比来自其它生态区的大豆种质具有更高的冠层覆盖度和更快的封垄速度, 最终筛选出最大冠层覆盖度在 90%以上且封垄速度在 0.3 d⁻¹ 以上的优异种质 21 份。这些种质适合南方地区种植, 在生长发育前期能够快速封垄, 有效抑制杂草生长, 从而降低田间管理成本, 并且在生育前期能够快速积累较多生物量, 从而在生育后期实现高产, 为培育具有优异特性的高产大豆新品种提供材料基础, 对于大豆生产具有重要意义。

关键词: 大豆; 种质资源; 时序性; 最大冠层覆盖度; 封垄速度

Identification and Evaluation of Time-series Canopy Cover of Soybean Germplasm Resources and Screening of Excellent Germplasm

WANG Qi^{1,2}, BAI Dong², ZHANG Hao², TIAN Yu², CHE Yingpu², LI Jindong², ZHENG Haiyang², JIN Xiuliang²,
LI Yinghui^{1,2}, QIU Lijuan²

(¹ College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030; ² State Key Laboratory of Crop Gene Resources and Breeding/The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Key Laboratory of Grain Crop Genetic Resources Evaluation and Utilization, Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Crop germplasm resources, many of which with excellent characteristics, are the material basis of new varieties cultivation and the strategic resources for safeguarding national food security, which contain many germplasms with excellent characteristics. In recent years, the progress of high-throughput phenotypic analysis technology not only provides the basis and conditions for the large-scale phenotypic identification of germplasm resources, but also provides a new perspective for the mining and utilization of excellent germplasm. In this study, based on the time-series canopy coverage data of 1,129 soybean germplasm collected by unmanned air vehicle in the early stage, the two spatial and temporal dimensions of max canopy coverage (MaxCC) and canopy cover increase speed (CCSpeed) were statistically analyzed to reveal the dynamic growth characteristics and differences of germplasm

收稿日期: 2024-05-26

网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为大豆优异基因挖掘, E-mail: wangqi_abc@163.com

通信作者: 李英慧, 研究方向为种质资源精准鉴定与评价, E-mail: liyinghui@caas.cn

邱丽娟, 研究方向为大豆基因资源挖掘与利用, E-mail: qiulijuan@caas.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2021YFD1201600)

Foundation project: National Key Research and Development Program of China (2021YFD1201600)

resources from different ecological regions in the field. The results showed that under the planting environment of Nanchang, Jiangxi Province, the MaxCC and CCSpeed of 1,129 soybean germplasm resources had rich phenotypic diversity, and the phenotypic variation coefficients were 16.09% and 49.35%, respectively. In terms of traits, germplasms with determinate stem growth habit exhibited faster CCSpeed and a higher MaxCC. In terms of geographical origin, soybean germplasms from southern ecological regions had higher MaxCC and faster CCSpeed than soybean germplasms from other ecological regions. Finally, 21 excellent germplasms with MaxCC above 90% and the CCSpeed above 0.3 d^{-1} were selected. These germplasms are suitable for planting in the southern region because they had early canopy closure, which can reduce weed pressure, thus reducing field management costs. Additionally, more biomass can be accumulated rapidly in the early growth period, so as to achieve high yield in the later growth period.. It provides a material basis for cultivating new high-yield soybean varieties with excellent characteristics and is of great significance for soybean production.

Key words: soybean; germplasm resources; time series; max canopy cover; canopy cover increase speed

大豆 (*Glycine max* L. Merr) 是食用油和植物蛋白的主要来源^[1], 含有丰富的异黄酮、维生素和氨基酸等对人体有益成分, 是世界范围主要的粮油兼用作物^[2-4]。近年来, 我国依赖大豆进口以维持供需平衡, 存在严重的粮食安全隐患^[5]。培育高产大豆品种、提升大豆单产已成为保障国家粮食安全的关键任务之一。我国是大豆的起源地, 收集保存的大豆种质资源, 约占全球非冗余大豆资源的三分之二左右^[6, 7]。在大豆进化过程中, 种质资源的遗传多样性降低, 许多优异种质和基因尚未在改良品种中得到充分的挖掘和利用^[8]。因此, 对多样性丰富的大豆种质资源进行表型鉴定, 充分挖掘和筛选具有优异特性的种质, 尤其综合性状良好、具有重要育种价值的亲本材料, 是培育具有优异特性的稳产、高产大豆品种的重要物质基础^[9]。

在过去几十年里, 受鉴定技术的限制, 对优异种质资源的筛选与利用存在一定的局限性, 多为单一时间点鉴定株型^[10]、产量^[11]、抗病性^[12, 13]和耐逆性^[14]等传统农艺性状, 无法实现作物生长发育过程中的动态鉴定和评价, 难以对种质资源做出客观全面的评价。随着传感器和图像处理算法的进步, 从单个细胞到组织再到器官, 从植株的株高、果荚数目到三维株型, 从室内到田间, 高通量表型分析 (HTP, high-throughput phenotyping) 技术或平台正在不断被开发与应用^[15-19], 为优异种质的评价带来了崭新的视角。与被生动形容为“牙咬眼瞪鼻子闻”的传统表型分析方法相比, 高通量表型分析不仅能够大大节省人力物力, 而且基于图像或光谱的性状表征更加客观全面和精准高效, 能够鉴定细胞数量与结构变化^[15, 16]、三维根系重构^[20, 21]、冠层结构和光能利用率^[22]等传统方法难以观察到的重要性状, 使得科研人员能够从不同层面、不同尺度上对种质资源进行更加客观全面的评价和筛选。在众多的高通量表型分析方法或平台中, 结合无人机、传感器、远程控制系统和图像处理分析的无人机田间表型平台得到最广泛应用^[23]。该平台具有成本低、机动灵活、空间覆盖广等优点, 能够快速准确地监测田间农作物的生长状态^[24], 获取株高^[25]、冠层覆盖度^[26]、氮含量^[27]、叶面积指数和生物量^[28]等重要性状, 在优异种质资源筛选方面展现出巨大潜力。冠层覆盖度作为最有可能影响作物育种的指标之一, 其时序性数据能够综合反映作物整个生育时期的动态生长变化^[29], 在农业生产和种质资源评价方面具有重要应用价值。冠层覆盖度较大的种质能够截获更多的太阳辐射, 有助于生物量的积累^[30], 特别是能够快速达到最大冠层覆盖度 (快速封垄) 的种质可以在较早的生长发育阶段

具有更大的占地面积，形成对杂草的竞争优势，减少除草剂的施用次数，大大降低田间管理成本^[31]。因此，利用高通量表型鉴定平台获取大豆种质资源的时序性冠层覆盖度数据，筛选出具有高冠层覆盖度和快速封垄特性的优异大豆种质，对于农业生产和培育优异特性的大豆品种具有重要意义。

本研究利用高通量无人机田间表型平台，对来自中国不同生态区的 1,129 份大豆种质资源进行全生育期的动态监测。通过收集的大豆冠层覆盖度时序性数据，系统评价最大冠层覆盖度和封垄速度两个关键性状，进而筛选出具有高生物量和快速封垄特性的优异种质，不仅为深入挖掘和利用优异大豆种质资源提供了新的视角，而且为培育具有优异特性的大豆新品种提供了宝贵的育种材料和理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用1,129份大豆种质资源（Table S1），由中国农业科学院作物科学研究所大豆基因资源发掘与利用课题组提供。受试材料包括来自中国北方生态区的种质资源312份、黄淮海生态区359份、南方生态区458份，于2020年7月15日种植在江西省农业科学院作物研究所南昌武阳试验基地（N 28° 31' 56"，E 116° 1' 34"）。每个大豆品种均以1.8 m×0.8 m的小区为单位进行人工播种，每小区包含两行，每行的苗间距为0.1 m。

1.2 无人机图像采集

无人机平台采用精灵四多光谱版（大疆创新科技有限公司，中国深圳），搭载1个加色混色（RGB，Red-Green-Bule）镜头和5个多光谱镜头。RGB传感器的有效像素208万（总像素为212万，1600×1300），1/2.9英寸CMOS，曝光时间1/20000s和光圈f/2.2，输出图像为tiff格式。所有图像均在距地面12 m的高度进行采集，飞行计划由DJI Ground Station Pro（大疆创新科技有限公司，中国深圳）自动执行。在晴天条件下，照片采集时间为10:00~13:00，轨迹重叠率为75%，侧面重叠率为60%或75%。RGB相机垂直于地面。

1.3 无人机图像处理

图像预处理包括两个阶段：生成正射影像图以及地理坐标校准和裁剪。生成正射影像图分为三个步骤：（1）对齐原始图像并排序；（2）生成点云、网格和纹理；（3）生成并导出正射影像图。这三个步骤均由基于结构运动算法的Agisoft Photo-Scan Professional（1.2.2版，Agisoft LLC.，俄罗斯）软件执行^[32]。使用Esri ArcGIS（10.7版，ESRI，美国）进行了地理校正，确保所有正射影像图获得统一的地理参照系统。其他正射影像均通过提取的地面控制点作为地理参照，使用ENVI（5.3版，Exelis Visual Information Solutions，美国）IDL脚本剪切正射影像图以获得每个大豆品系的小区图片，并通过ArcGIS以tiff图像格式重新导出每个小区的图像。

1.4 冠层覆盖度的提取与重要指标的计算

利用 MATLAB（R2021a 版）计算冠层覆盖度，主要包括两个步骤。第一步是二值化处理，计算机视觉

系统识别作物目标需要将绿色植物部分从土壤背景中分离出来,利用过量绿色指数(EGI, Excess Green Index, $(2G-R-B)/G$)^[33]获得二值图像。冠层和背景分割的 EGI 临界值设定为 0.05。EGI 值大于阈值对应冠层(数值为 1),小于阈值对应土壤(数值为 0)。图像中冠层像素的百分比被定义为冠层覆盖度,然后依次计算所有品种图片的冠层覆盖度。利用 R 语言(4.1.2 版)对所有种质的时序性冠层覆盖度进行整理与分析,以提取最大冠层覆盖度(MaxCC, max canopy coverage)和封垄速度(CCSpeed, canopy cover increase speed)这两个重要性状,具体计算公式如下。

$$MaxCC = \max(CC_{T_{(1:17)}}) \quad (1)$$

$$CCSpeed = average\left(\sum_{T_i=1}^{T_{MaxCC}} \frac{CC_{T_{(i+1)}} - CC_{T_i}}{T_{(i+1)} - T_i}\right) \quad (2)$$

其中, CC_{T_i} 代表第 T_i 个时间点的冠层覆盖度, T_{MaxCC} 代表达到最大冠层覆盖度的时间点,一共有 17 个时间点, T_i 代表第 i 个时间点,分别为播种后第 18、19、21、24、28、31、34、37、40、44、48、61、63、65、68、70 和 72 天, max 代表最大值, $average$ 代表平均值,封垄速度的单位为 d^{-1} 。

2 结果与分析

2.1 时序性冠层覆盖度的变异分析

本研究对 1,129 份来源广泛的大豆种质资源在播种后 18 至 72 天内的 17 个时间点采集图像,贯穿营养阶段和生殖阶段,可代表大多数大豆发育阶段的表型多样性,并从每个时间点的图像中提取每个大豆品种的冠层覆盖度,获得了高分辨率的冠层覆盖度时序性数据。对每个品种的最大冠层覆盖度和封垄速度进行计算,发现大豆种质中最大冠层覆盖度表型最小值为 30.45%,最大值为 97.55%,变异系数为 16.09%;封垄速度表型的最小值为 0.00,最大值为 0.42,变异系数为 49.35%。同时,早期生长阶段(0~24 天)冠层覆盖度表型变异幅度显著高于营养生长后期(28~44 天)和播种后 48 天,变异系数分别为 104.31%~198.15%, 27.22%~68.07%和 18.65%~24.41%(表 1)。此外,早期少数生长较快的优异品种具有较高的冠层覆盖度,营养后期有些生长速度快的材料已经进入生殖生长阶段,而有些生长缓慢的材料还在继续生长。播种后 48 天,大部分材料已经进入生殖生长阶段,冠层覆盖度趋于稳定。当达到成熟期后(播种后 72 天),随着叶片变黄脱落,冠层覆盖度呈下降趋势(图 1)。结果表明,高分辨率的时序性冠层覆盖度数据展现了不同种质的动态发育多样性,而从时序性冠层覆盖度数据中获取的最大冠层覆盖度和封垄速度在不同种质间具有丰富的遗传变异和表型多样性(图 2),尤其是封垄速度,变异系数最大,变幅明显,遗传多样性最丰富。

表 1 大豆种质资源的各时间点冠层覆盖度、最大冠层覆盖度和封垄速度的统计分析

Table 1 Statistical analysis of canopy cover at each time point, MaxCC and CCSpeed in soybean germplasm resources

性状	时间点	最小值	最大值	范围	平均值	标准差	变异系数 (%)
Traits	Time points	Minimum	Maximum	Range	Mean	Standard deviation	Coefficient of variation
冠层覆盖度 (%) canopy cover	第 18 天	0.00	7.98	7.98	0.49	0.87	176.33
	第 19 天	0.00	3.69	3.69	0.24	0.40	167.34
	第 21 天	0.00	6.07	6.07	0.29	0.58	198.15
	第 24 天	0.00	24.15	24.15	3.77	3.94	104.31
	第 28 天	0.07	40.40	40.33	12.80	8.71	68.07
	第 31 天	0.12	59.08	58.96	19.48	12.95	66.49
	第 34 天	0.09	77.26	77.17	28.75	19.58	68.12
	第 37 天	0.13	87.92	87.79	39.81	23.52	59.09
	第 40 天	0.45	91.09	90.63	50.62	24.34	48.08
	第 44 天	9.61	88.99	79.39	60.03	16.34	27.22
	第 48 天	20.60	95.33	74.73	68.64	16.76	24.41
	第 61 天	22.64	97.55	74.91	66.63	14.24	21.38
	第 63 天	20.95	94.05	73.10	66.72	14.77	22.13
	第 65 天	24.96	96.24	71.28	70.70	13.19	18.65
	第 68 天	24.14	95.07	70.93	67.14	13.39	19.94
第 70 天	24.00	95.87	71.87	71.29	13.32	18.68	
第 72 天	20.09	85.15	65.05	57.74	13.14	22.76	
最大冠层覆盖度 (%) MaxCC		30.45	97.55	67.10	76.57	12.32	16.09
封垄速度 (d ⁻¹) CCSpeed		0.00	0.42	0.42	18.05	0.09	49.35

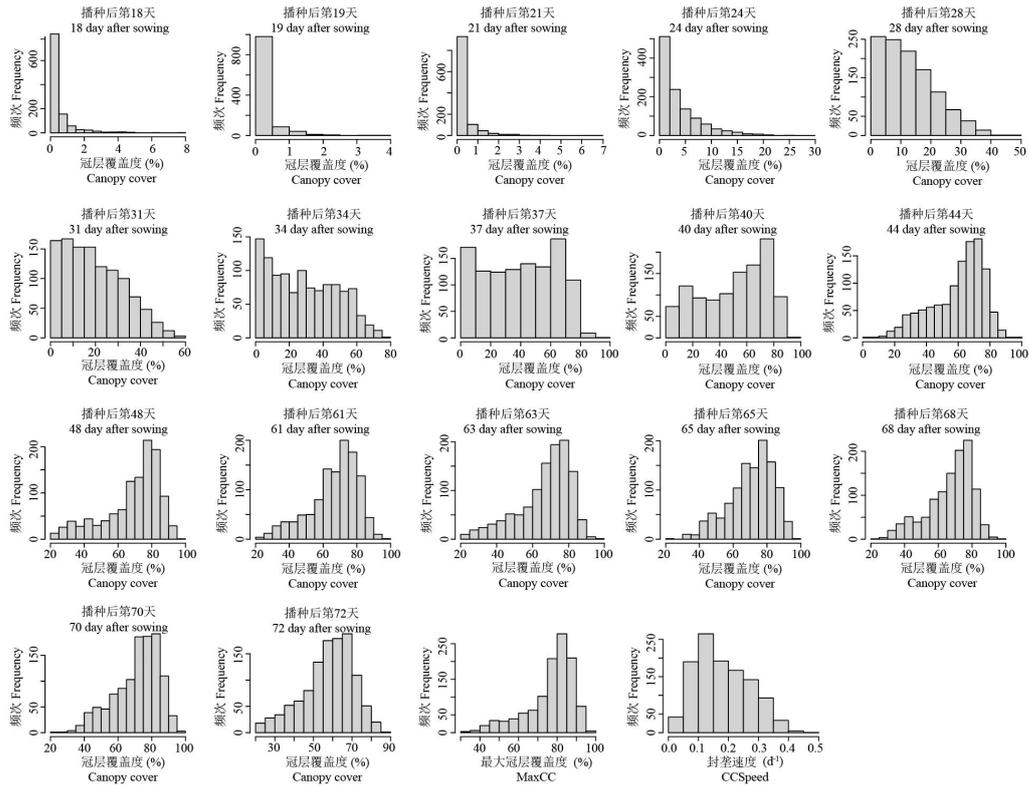
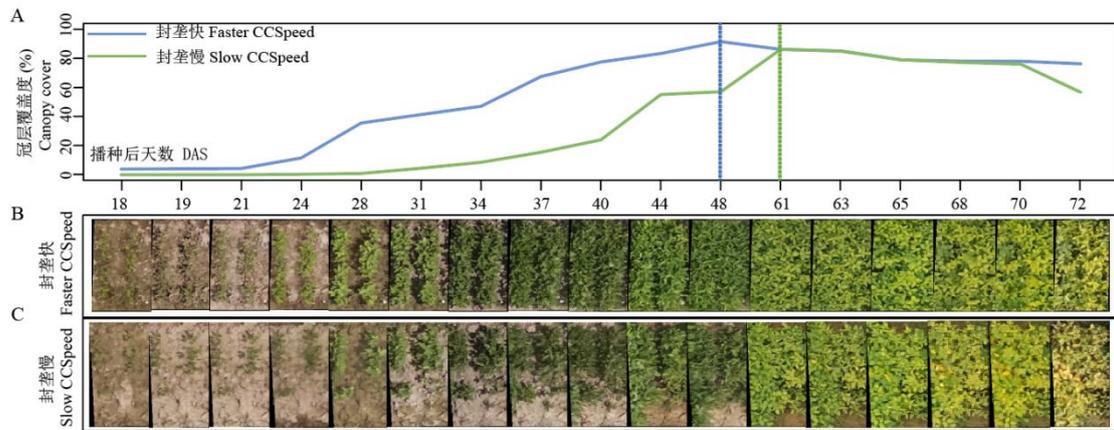


图 1 大豆种质资源的各时间点冠层覆盖度、最大冠层覆盖度和封垄速度的频率分布图

Fig.1 The frequency distribution of canopy cover at each time point, MaxCC, and CCSpeed in soybean germplasm resources



A: 封垄速度快的材料（蓝色线）在播种后 48 天到达最大冠层覆盖度，封垄速度慢的材料（绿色线）在播种后 61 天到达最大冠层覆盖度；B: 封垄速度快且最大冠层覆盖度大的材料（“石塘茶豆”）；C: 封垄速度慢且最大冠层覆盖度小的材料（“六月爆”）；虚线代表达到最大冠层覆盖度的时间点

A: the material with fast CCSpeed (blue line) reaches MaxCC after 48 days sowing, and the material with slow CCSpeed (green line) reaches MaxCC 61 days after sowing; B: the material with fast CCSpeed and a large MaxCC (“ShiTangChaDou”); C: the material with CCSpeed and a small MaxCC (“LiuYueBao”). CCSpeed, canopy cover increase speed; MaxCC, max canopy cover; dashed line represents the time point when maximum canopy cover is reached

图 2 最大冠层覆盖度和封垄速度的表型多样性

Fig.2 Phenotypic diversity of MaxCC and CCSpeed

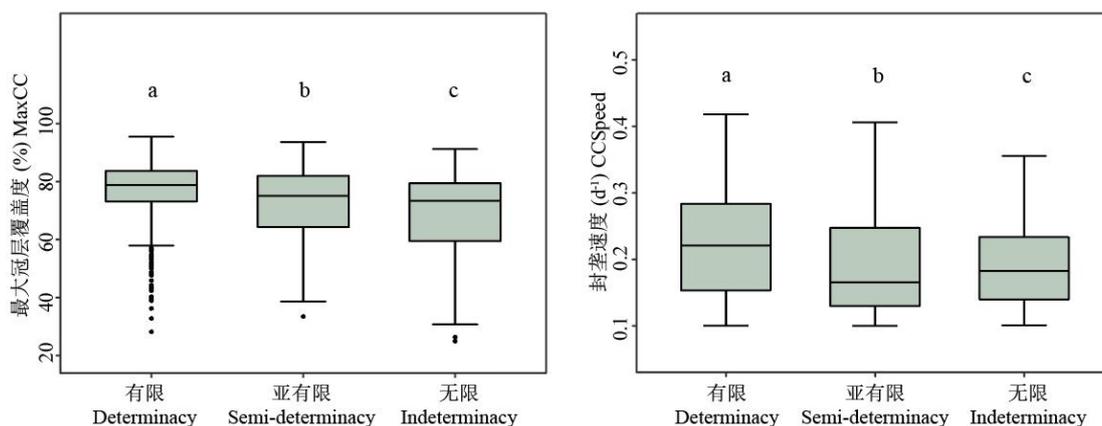
2.2 结荚习性对于最大冠层覆盖度和封垄速度的影响

1,129 份大豆种质中有 590 份品种的结荚习性为有限结荚，占全部种质的 52.26%；231 份大豆种质为亚有限结荚习性，占全部种质的 20.46%；308 份大豆种质为无限结荚习性，占全部种质的 27.28%（表 2）。根据结荚习性分别对最大冠层覆盖度和封垄速度进行描述性统计分析，发现各种结荚习性种质的最大冠层覆盖度变异系数均大于 12.00%，大小排序为：无限结荚>亚有限结荚>有限结荚；各种结荚习性种质的封垄

速度变异系数均大于 46.00%，大小排序为：无限结荚>亚有限结荚>有限结荚。进一步分析发现，不同结荚习性的的大豆种质在这两个重要性状上表现出显著差异 ($P < 0.05$, 图 3)。有限结荚习性的种质的最大冠层覆盖度显著高于亚有限结荚习性的种质，而亚有限结荚习性的种质的最大冠层覆盖度显著高于无限结荚习性的种质。此外，有限结荚习性的种质的封垄速度也显著高于亚有限结荚习性的种质，而亚有限结荚习性的种质的封垄速度显著高于无限结荚习性的种质。综上所述，相较于无限结荚习性的种质和亚有限结荚习性的种质，有限结荚习性的种质往往具有更大的冠层覆盖度和更快的封垄速度。

表 2 不同结荚习性大豆种质的最大冠层覆盖度和封垄速度的统计分析
Table 2 Statistical analysis of MaxCC and CCSpeed of soybean germplasm with different stem growth habits

结荚习性 Stem growth habit	种质数量 Germplasm number	性状 Traits	最小值 Minimum	最大值 Maximum	范围 Range	平均值 Mean	标准差 Standard deviation	变异系数 (%) Coefficient of variation
有限 determinacy	590	最大冠层覆盖度 (%)	33.53	97.55	64.03	79.75	10.04	12.47
		封垄速度 (d^{-1})	0.01	0.42	0.41	0.20	0.09	46.49
亚有限 semi-determinacy	231	最大冠层覆盖度 (%)	38.54	95.76	57.22	72.68	13.70	16.80
		封垄速度 (d^{-1})	0.01	0.41	0.40	0.17	0.08	49.28
无限 indeterminacy	308	最大冠层覆盖度 (%)	30.45	93.50	63.05	72.68	13.70	19.82
		封垄速度 (d^{-1})	0.00	0.36	0.35	0.16	0.08	51.79



不同字母表示在 0.05 水平存在显著性差异

The different letters indicate significant differences at the 0.05 level

图 3 不同结荚习性的的大豆种质间最大冠层覆盖度和封垄速度的差异

Fig.3 The differences of MaxCC and CCSpeed between different stem growth habits soybean germplasm

2.3 最大冠层覆盖度和封垄速度的相关性

对最大冠层覆盖度和封垄速度进行相关性分析，结果表明，最大冠层覆盖度和封垄速度显著相关，相关性系数为 0.54 ($P < 0.001$, 图 4)。进一步分析发现，不同生态区的最大冠层覆盖度和封垄速度之间的相

关性存在差异。北方大豆种质的最大冠层覆盖度与封垄速度的相关性最高，相关性系数为 0.56 ($P < 0.001$)；黄淮海大豆种质的最大冠层覆盖度与封垄速度的相关性最低，相关性系数为 0.42 ($P < 0.001$)；南方大豆种质的最大冠层覆盖度与封垄速度的相关性系数为 0.43 ($P < 0.001$)。上述结果表明，冠层覆盖度和封垄速度两个空间和时间维度的性状之间存在紧密的关联，能够为生产实践提供重要的参考价值。

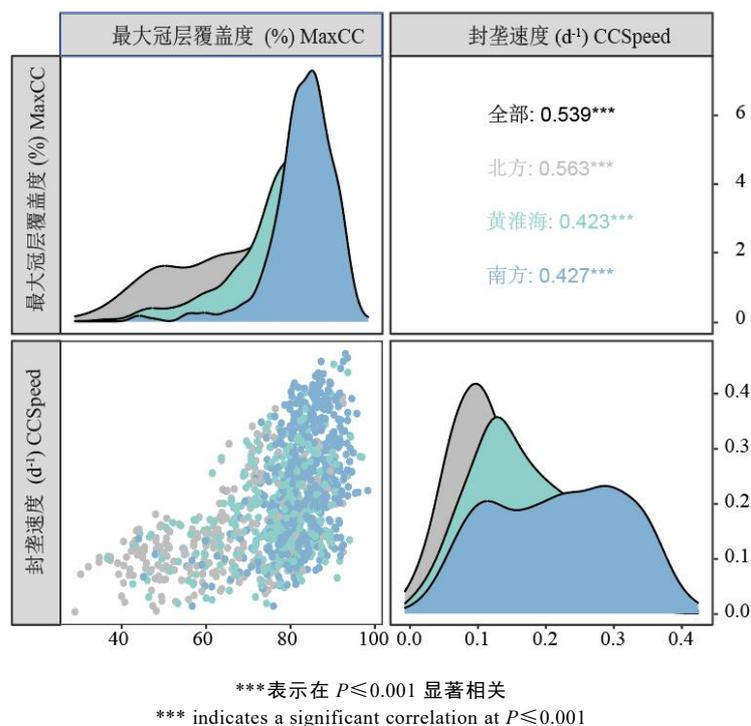


图 4 不同生态区的大豆种质间最大冠层覆盖度和封垄速度的相关性
Fig.4 The differences of MaxCC and CCSpeed between different ecological regions soybean germplasm

2.4 不同地理来源大豆种质的最大冠层覆盖度及其分布

比较不同来源大豆种质在江西秋季播种条件下的最大冠层覆盖度，发现北方大豆种质最大冠层覆盖度的最小值为 30.45%，最大值为 91.92%，平均值为 61.47%，变异系数为 21.57%；黄淮海大豆种质最大冠层覆盖度的最小值为 37.90%，最大值为 96.24%，平均值为 76.81%，变异系数为 13.20%；南方大豆种质最大冠层覆盖度的最小值为 44.07%，最大值为 97.55%，平均值为 82.66%，变异系数为 8.97%（表 3）。最大冠层覆盖度的变异系数均大于 5.00%，大小顺序为北方>黄淮海>南方。从北到南，最大冠层覆盖度的平均值呈现显著的递增趋势，而变异系数却呈现显著的递减趋势，说明北方大豆种质的最大冠层覆盖度的表型遗传变异更为丰富，而南方种质则在这一性状上表现出更高的稳定性，这种差异可能是由于不同生态区的环境适应性和选择压力（表 3）。对来自不同生态区的大豆种质的最大冠层覆盖度进一步分析发现，北方和黄淮海生态区的大豆种质的最大冠层覆盖度主要集中在 70~80%，而南方大豆种质则主要集中在 80~90%（表 4）。冠层覆盖度较大的植物通常具有更高的光合作用效率和生物量，但是，也因为冠层覆盖度反映的是植株占地面积，存在种植密度低的问题，对产量存在双重影响。在江西秋季播种条件下筛选最大冠层覆盖度

在 90%及以上的大豆种质共 79 份，占全部大豆种质的 7.00%，其中北方大豆种质 8 份，黄淮海大豆种质 12 份，南方大豆种质 59 份（表 4）。

表 3 不同生态区大豆种质的最大冠层覆盖度的统计分析

Table 3 Statistical analysis of MaxCC of soybean germplasm with different ecological regions (%)

生态区	最小值	最大值	范围	平均值	标准差	变异系数
Ecological region	Minimum	Maximum	Range	Mean	Standard deviation	Coefficient of variation
北方 Northern	30.45	91.92	61.47	67.34	14.52	21.57
黄淮海 HuangHuaiHai region	37.90	96.24	58.34	76.81	10.14	13.20
南方 Southern	44.07	97.55	53.48	82.66	7.42	8.97

表 4 不同生态区大豆种质的最大冠层覆盖度的分布

Table 4 The distribution of MaxCC of soybean germplasm with different ecological regions

区间 (%)	北方	黄淮海	南方	合计	百分率 (%)
Range	Northern	HuangHuaiHai region	Southern	Total	Percentage
[30,40]	8	1	0	9	0.80
(40,50]	42	8	4	54	4.78
(50,60]	49	17	5	71	6.29
(60,70]	57	46	15	118	10.45
(70,80]	85	130	95	310	27.46
(80,90]	63	145	280	488	43.22
(90,100]	8	12	59	79	7.00

2.5 不同地理来源大豆种质的封垄速度及其分布

对不同来源大豆种质在江西秋季播种条件下的封垄速度进行分析，发现北方大豆种质封垄速度的最小值为 0.00 d^{-1} ，最大值为 0.35 d^{-1} ，平均值为 0.14 d^{-1} ，变异系数为 51.95%；黄淮海大豆种质封垄速度的最小值为 0.01 d^{-1} ，最大值为 0.40 d^{-1} ，平均值为 0.17 d^{-1} ，变异系数为 44.63%；南方大豆种质封垄速度的最小值为 0.01 d^{-1} ，最大值为 0.42 d^{-1} ，平均值为 0.22 d^{-1} ，变异系数为 42.60%（表 5）。封垄速度的变异系数均大于 40.00%，大小顺序为北方>黄淮海>南方。从北到南，封垄速度的平均值呈现显著的递增，而变异系数却呈现显著的递减，与最大冠层覆盖度呈现相同的变化趋势（表 5）。进一步对来自不同生态区的大豆种质群体分析发现，北方和黄淮海生态区的大豆种质的封垄速度主要集中在 $0.10\sim 0.20 \text{ d}^{-1}$ ，而南方大豆种质则主要集中在 $0.20\sim 0.30 \text{ d}^{-1}$ （表 6）。优异大豆种质应具有更快的封垄速度，以增加在自然环境条件下的竞争力。所以将封垄速度超过 0.30 d^{-1} 的大豆种质被定义为优异种质，共计 131 份，占全部大豆种质的 11.60%，其中北方大豆种质 6 份，黄淮海大豆种质 17 份，南方大豆种质 131 份（表 6）。

表 5 不同生态区大豆种质的封垄速度的统计分析

Table 5 Statistical analysis of CCSpeed of soybean germplasm with different ecological regions

生态区	最小值	最大值	范围	平均值	标准差	变异系数 (%)
Ecological region	Minimum	Maximum	Range	Mean	Standard deviation	Coefficient of variation
北方 Northern	0.01	0.42	0.41	0.22	0.09	42.60

黄淮海 HuangHuaiHai region	0.01	0.40	0.39	0.17	0.08	44.63
南方 Southern	0.00	0.35	0.35	0.14	0.07	51.95

表 6 不同生态区大豆种质的封垄速度的分布
Table 6 The distribution of CCspeed of soybean germplasm with different ecological regions

区间 (d ⁻¹)	北方	黄淮海	南方	合计	百分率 (%)
Range	Northern	HuangHuaiHai region	Southern	Total	Percentage
[0.00,0.10]	108	66	58	232	20.55
(0.10,0.20]	145	172	140	457	40.48
(0.20,0.30]	53	104	152	309	27.37
(0.30,0.40]	6	16	104	126	11.16
(0.40,0.50]	0	1	4	5	0.44

2.6 优异大豆种质的发掘

优异大豆种质应该同时具备高冠层覆盖度和快速封垄的特性，使其在自然环境下得到相对稳定的产量。目前筛选出最大冠层覆盖度超过 90%且封垄速度超过 0.30 的优异种质共 21 份（表 7），这些种质能够在生育前期快速封垄，并在整个生育期获得积累更多的生物量，可作为中国南方秋大豆育种骨干亲本。其中，3 份优异种质来自于北方生态区，分别是‘牛皮黄豆’、‘黄花早’和‘红黄豆’，最大冠层覆盖度均超过 91.00%，封垄速度超过 0.31 d⁻¹；2 份优异种质来自黄淮海生态区，分别是‘海安刺鱼豆 1’和‘如东晚绿黄豆甲’，最大冠层覆盖度均超过 91.00%，封垄速度超过 0.34 d⁻¹；其余 16 份优异种质均来自南方生态区，其中‘兰溪山豆’、‘青壳豆’和‘粗豆-1’的封垄速度均超过 0.41 d⁻¹，在大豆生长前期具有极显著的优势。

表 7 优异大豆种质

Table 7 Excellent soybean germplasm

种质编号	种质名称	生态区	种质类型	生长习性	最大冠层覆盖度 (%)	封垄速度 (d ⁻¹)
Accession number	Accession name	Ecological region	germplasm type	Growth habit	Max canopy cover	canopy cover increase speed
ZDD10572	牛皮黄豆	北方	地方品种	有限	91.92	0.34
ZDD10598	黄花早	北方	地方品种	有限	90.79	0.31
ZDD10866	红黄豆	北方	地方品种	有限	91.76	0.35
ZDD04644	海安刺鱼豆 1	黄淮海	地方品种	有限	92.97	0.39
ZDD04834	如东晚绿黄豆甲	黄淮海	地方品种	无限	90.95	0.34
ZDD21538	黄皮田埂豆-1	南方	地方品种	无限	90.38	0.34
ZDD14192	屏南城关山豆	南方	地方品种	有限	95.03	0.32
ZDD17010	石塘茶豆	南方	地方品种	无限	92.93	0.31
ZDD05905	通山大粒酱皮豆	南方	地方品种	有限	90.15	0.34
ZDD14653	吉首黄豆	南方	地方品种	有限	90.80	0.33
ZDD14394	猫眼豆	南方	地方品种	有限	93.88	0.35
ZDD12864	崇庆九月黄	南方	地方品种	有限	91.31	0.39
ZDD13590	透心绿	南方	地方品种	有限	90.93	0.31
ZDD20754	小白豆	南方	地方品种	有限	90.41	0.35

ZDD22481	121号	南方	地方品种	有限	91.37	0.31
ZDD06066	粗豆-1	南方	地方品种	有限	92.41	0.42
ZDD06067	粗豆-2	南方	地方品种	有限	91.21	0.30
ZDD06217	青皮青仁	南方	地方品种	亚有限	91.15	0.35
ZDD06236	青壳豆	南方	地方品种	有限	92.89	0.41
ZDD06256	青皮豆	南方	地方品种	有限	92.94	0.32
ZDD21366	兰溪山豆	南方	地方品种	有限	91.96	0.41

3 讨论

农作物种质资源具有遗传多样性,是培育新品种的物质基础,其蕴藏着丰富的优异性状和基因尚未被充分挖掘与利用。随着传感器、图像处理算法和机器学习算法的飞速发展,高通量表型分析技术已成为挖掘优异种质资源的重要手段,能够从不同尺度与维度评估种质资源的优异特性,具有无损自动成像、高效准确和经济效益等优点。本研究利用先进的无人机田间表型鉴定平台收集时序性冠层覆盖度数据,并对最大冠层覆盖度和封垄速度两个重要性状进行统计分析,从空间和时间维度上揭示了不同种质资源在田间的动态生长差异。通过对 1,129 份大豆种质资源冠层覆盖度的精准鉴定与深入分析,筛选出 21 份在生长前期能够快速封垄以及在整个生育期能够积累更多生物量的优异种质。与赵朝森等^[34]和徐先超等^[35]所筛选出的高产特异大豆种质相比,发现多份南方高产特异大豆种质具有冠层覆盖度大或者封垄速度快的特性,尤其是‘黄花早’和‘粗豆-1’可能是兼备冠层覆盖度大、封垄速度快、大豆产量相关性状以及生育周期的优异种质。因此,在生长发育阶段所获取的最大冠层覆盖度和封垄速度不仅可以作为评价种质资源优异特性的有效指标,具备高通量、省时省力等优点,而且可以作为快速筛选高产优异种质的重要指标。同时,时序性冠层覆盖度的初步分析揭示其蕴含丰富的生物学信息,未来应当与基因组学、转录组学和蛋白组学等多组学数据相结合,深入解析大豆生长发育过程中的基因调控网络,最终阐明大豆的生物学规律,为农业生产提供更有力的理论依据与实践指导。

我国地域辽阔,不同生态区的大豆种质资源数量繁多,且遗传背景差异较大^[36]。因此,在相同环境下,研究不同来源大豆种质的重要性状表现及其差异,对于选择育种亲本、制定育种目标和加速育种进程具有重要意义。最大冠层覆盖度和封垄速度作为尚未被深入解析的新性状,呈现出广泛而丰富的多样性,为育种提供了更多选择空间。本研究在同一环境下,对来自不同生态区的大豆种质资源的最大冠层覆盖度和封垄速度进行系统分析,发现南方大豆种质表现出最高的最大冠层覆盖度和最快的封垄速度。从南到北,最大冠层覆盖度和封垄速度的表型变异系数呈现出显著的递增趋势,北方大豆种质在江西秋播条件下具有丰富的表型多样性,这可能受到低纬度、高积温、降雨较多等环境因素的影响^[8]。除此之外,叶型和节荚习性是重要的株型性状^[37,38],影响冠层结构以及最终产量,本研究发现有有限节荚习性的种质表现出更高的冠层覆盖度和更快的封垄速度。在实际生产中,这些信息对于育种和种植策略的制定具有重要的指导意义。例如,具有高冠层覆盖度和快速封垄优异特性的南方种质和黄淮海大豆种质符合盖钧镒等提出的“高产理想型”^[39]群体生长模式,可作为骨干亲本加速稳产、高产和环境适应性强的新

品种培育进程。北方生态区普遍种植无限结荚和亚有限结荚生长习性的耐密植大豆品种，以期获得更高的产量。本研究对北方生态区的大豆种质资源的最大冠层覆盖度和封垄速度进行了详细的表型分析，发现‘金山茶秣食豆’，‘鬼脸白豆’和‘磨石豆’等冠层特性表现优异的无限节荚或亚有限节荚生长习性大豆品种。通过将具备优异冠层特性的品种与北方主栽品种进行杂交与回交，可以有效改良北方主栽品种的冠层特性。同时，本实验室在前期研究中已成功鉴定出与冠层覆盖度相关的分子标记和基因^[31]。将这些分子标记应用于杂交和回交的过程中，可加速培育具有高冠层覆盖度和快速封垄特性的北方主栽大豆品种。此外，对调控冠层覆盖度的主效基因进行基因敲除或过表达能够打破大豆冠层结构与生长习性的连锁，在不改变生长习性的前提下，培育出具有高冠层覆盖度、快速封垄和耐密植等更多优异特性的大豆品种，最后通过适宜的栽培技术，实现北方大豆高产、稳产的目标。在相同环境下，不同生态区大豆种质群体在最大冠层覆盖度和封垄速度这两个性状上存在显著差异和丰富的表型变异，为选择具有优异特性的亲本进行杂交育种提供重要依据，以期培育出适应性强、产量高的大豆品质，更好地服务于我国的农业生产需求。

4. 结论

本研究利用先进的无人田间表型平台，收集 1,129 份中国大豆种质资源的时序性冠层覆盖度数据，以具有丰富的遗传变异和表型多样性的最大冠层覆盖度和封垄速度作为新的优异种质评价指标，最终筛选到 21 份具有更高的冠层覆盖度和更快的封垄速度的优异种质，为以江西省为代表的南方大豆种植区提供稳产、高产和环境适应性强的育种亲本骨干，为南方大豆“高产理想型”新品种选育奠定了方法和物质基础。

参考文献

- [1] Qin P X, Wang T R, Luo Y C. A review on plant-based proteins from soybean: health benefits and soy product development. *Journal of Agriculture and Food Research*, 2022, 7: 100265.
- [2] Sharma S, Kaur M, Goyal R, Gill B. Physical characteristics and nutritional composition of some new soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) genotypes. *Journal of food science and technology*, 2014, 51: 551-557.
- [3] Hubert B, Rosegrant M, Van Boekel M, Ortiz R. The future of food: scenarios for 2050. *Crop Science*, 2010, 50: 33 -50.
- [4] Hartman G L, West E D, Herman T K. Crops that feed the World 2. Soybean-worldwide production, use, and constraints caused by pathogens and pests. *Food Security*, 2011, 3: 5-17.
- [5] 冯锋, 张志楠, 谷勇哲, 何俊卿, 田志喜. 提升我国大豆供给能力路径刍议. *中国科学院院刊*, 2022,37 (9): 1281-1289.
Feng F, Zhang Z N, Gu Y G, He J Q, Tian Z X. Discussion on approaches to improving soybean supply capacity in China. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2022, 37(9): 1281-1289.
- [6] Modgil R, Tanwar B, Goyal A, Kumar V. Soybean (*Glycine max*). Oilseeds: health attributes and food applications, 2021:1-46.
- [7] Li D L, Zhang Z W, Gao X Y, Zhang H, Bai D, Wang Q, Zheng T Q, Li Y H, Qiu L J. The elite variations in germplasm for soybean breeding. *Molecular Breeding*, 2023, 43 (5): 37.
- [8] 赵朝森, 赵现伟, 孙丽萍, 厉苏宁, 郭兵福, 王瑞珍. 不同来源大豆种质资源的田间鉴定与筛选. *西北农业学报*, 2021, 30 (11): 1-10.
Zhao C S, Zhao X W, Sun L P, Li S N, Guo B F, Wang R Z. Field identification and selection of excellent soybean germplasm resources from different origins. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2021, 30 (11): 1-10.

- [9] 王晓鸣, 邱丽娟, 景蕊莲, 任贵兴, 李英慧, 李春辉, 秦培友, 谷勇哲, 李龙. 作物种质资源表型性状鉴定评价: 现状与趋势. 植物遗传资源学报, 2022, 23 (01): 12-20.
- Wang X M, Qiu L J, Jing R L, Ren G X, Li Y H, Li C H, Qin P Y, Gu Y Z, Li L. Evaluation on phenotypic traits of crop germplasm: status and development. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23 (01): 12-20.
- [10] 傅蒙蒙, 王燕平, 任海祥, 王德亮, 包荣军, 杨兴勇, 田忠艳, 傅连舜, 程延喜, 苏江顺, 孙宾成, 杜维广, 赵团结, 盖钧镒. 东北大豆种质资源株型和产量性状的生态特征分析. 大豆科学, 2017, 36 (01): 1-11.
- Fu M M, Wang Y P, Ren H Y, Wang D L, Bao R J, Yang X Y, Tian Z Y, Fu L S, Cheng Y X, Su J S, Sun B C, Du W G, Zhao T J, Gai J Y. Ecological characteristics analysis of northeast soybean germplasm yield and plant type traits. *Soybean Science*, 2017, 36 (01): 1-11.
- [11] 王玲燕, 黄金华, 张素平, 黄中文, 董彦琪, 朱红彩, 唐振海. 夏大豆种质资源农艺性状与产量的多样性分析. 湖北农业科学, 2022, 61 (10): 15-19.
- Wang L Y, Huang J H, Zhang S P, Huang Z W, Dong Y Q, Zhu H C, Tang Z H. Diversity analysis of agronomic characters and yield of summer soybean germplasm resources. *Hubei Agricultural Sciences*, 2022, 61 (10): 15-19.
- [12] 杨瑾, 汪孝瑞, 叶文武, 郑小波, 王源超. 黄淮海地区大豆种质资源对疫霉根腐病的抗性鉴定. 大豆科学, 2020, 39 (01): 12-22.
- Yang J, Wang X M, Ye W W, Zheng X B, Wang Y C. Identification of soybean resistance to phytophthora sojae in the germplasm resources from Huanghuaihai region of China. *Soybean Science*, 2020, 39 (01): 12-22.
- [13] 李艺阳, 吴昊, 王幸, 顾和平, 陈新, 崔晓艳. 大豆炭疽病原鉴定及大豆种质资源抗病性评价. 植物病理学报: 1-14.
- Li Y Y, Wu M, Wang X, Gu H P, Chen X, Cui X Y. Identification of the causing agents of soybean anthracnose and evaluation of soybean germplasm for resistance to the main anthracnose pathogen. *Acta Phytopathologica Sinica*: 1-14.
- [14] 汪明华, 李李佳, 陆少奇, 邵文韬, 程安东, 张文明, 王晓波, 邱丽娟. 大豆品种耐高温特性的评价方法及耐高温种质筛选与鉴定. 植物遗传资源学报, 2019, 20 (04): 891-902.
- Wang M H, Li J J, Lu S Q, Shao W T, Cheng A D, Zhang W M, Wang X B, Qiu L J. Construction of evaluation standard for tolerance to high-temperature and screening of heat-tolerant germplasm resources in soybean. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (04): 891-902.
- [15] Mele G, Gargiulo L. Automatic cell identification and counting of leaf epidermis for plant phenotyping. *MethodsX*, 2020, 7: 100860.
- [16] Faulkner C, Zhou J, Evrard A, Bourdais G, MacLean D, Haweker H, Eckes P, Robatzek S. An automated quantitative image analysis tool for the identification of microtubule patterns in plants. *Traffic*, 2017, 18 (10): 683-693.
- [17] Gallegos J E, Adames N R, Roger Mark F, Kraikivski P, Ibele A, Nurzynski K, Kudlow E, Murali T M, Tyson J J, Peccoud J. Genetic interactions derived from high-throughput phenotyping of 6589 yeast cell cycle mutants. *NPJ Systems Biology and Applications*, 2020, 6 (1): 11.
- [18] Zhang Y, Wang J, Du J, Zhao Y, Lu X, Wen W, Gu S, Fan J, Wang C, Wu S, Wang Y, Liao S, Zhao C, Guo X. Dissecting the phenotypic components and genetic architecture of maize stem vascular bundles using high-throughput phenotypic analysis. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19 (1): 35-50.
- [19] Baek J H, Lee E, Kim N, Kim S L, Choi I, Ji H, Chung Y S, Choi M S, Moon J K, Kim K H. High throughput phenotyping for various traits on soybean seeds using image analysis. *Sensors*, 2020, 20 (1): 248.
- [20] Teramoto S, Takayasu S, Kitomi Y, Arai S Y, Tanabata T, Uga Y. High-throughput three-dimensional visualization of root system architecture of rice using X-ray computed tomography. *Plant Methods*, 2020, 16 (1): 1-14.
- [21] Shao M, Jiang N, Li M, Howard A, Lehner K, Mullen J L, Gunn S L, McKay J K, Topp C N. Complementary phenotyping of maize root system architecture by root pulling force and X-ray imaging. *Plant Phenomics*, 2021.
- [22] 潘朝阳, 陆展华, 刘维, 王晓飞, 王石光, 陈浩, 方志强, 巫浩翔, 何秀英. 表型组学研究进展及其在作物研究中的应用. 广东农业科学, 2022, 49 (09): 105-113.
- Pan Z Y, Lu Z H, Liu X, Wang X F, Wang S G, Chen H, Fang Z Q, Wu H X, He X Y. Advances in phenomics and its application in crop research. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2022, 49 (09): 105-113.

- [23] 封伟祎, 朱俊科, 彭文宇, 宋晓斐, 毕爱君, 车海龙. 无人机多光谱遥感在农作物生长监测中的应用综述. 农业与技术, 2023, 43 (21): 42-46.
Feng W Y, Zhu J K, Peng W Y, Song X F, Bi A J, Che H L. A review of the application of unmanned aerial multispectral remote sensing in crop growth monitoring. Agriculture & Technology, 2023, 43 (21): 42-46.
- [24] 万亮, 杜晓月, 陈硕博, 于丰华, 朱姜蓬, 许童羽, 何勇, 岑海燕. 基于无人机多源图谱融合的水稻稻穗表型监测. 农业工程学报, 2022, 38 (09): 162-170.
Wan L, Du X Y, Chen S B, Yu F H, Zhu J F, XU T Y, He Y, Cen H Y. Rice panicle phenotyping using UAV-based multi-source spectral image data fusion. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2022, 38 (09): 162-170.
- [25] 刘建春, 陈思, 文波龙, 刘宏远, 李晓峰. 基于无人机多光谱遥感的水稻株高估测方法. 遥感信息, 2023, 38 (03): 61-68.
Liu J C, Chen S, Wen B L, Liu H Y, Li X F. Rice plant height estimation method based on UAV multispectral-remote sensing. Remote Sensing Information, 2023, 38 (03): 61-68.
- [26] 王猛, 隋学艳, 梁守真, 侯学会, 梁永全. 利用无人机遥感技术提取农作物植被覆盖度方法研究. 作物杂志, 2020, (03): 177-183.
Wang M, Sui X Y, Liang S Z, Hou X H, Liang Y Q. Research on the method of extracting crop vegetation coverage using UAV remote sensing technology. Crops, 2020, (03): 177-183.
- [27] Liang T, Duan B, Luo X, Luo X Y, Ma Y, Yuan Z Q, Zhu R S, Peng Y, Gong Y, Fang S H, Wu X T. Identification of high nitrogen use efficiency phenotype in rice (*Oryza sativa* L.) through entire growth duration by unmanned aerial vehicle multispectral imagery. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 740414.
- [28] 向友珍, 安嘉琪, 赵笑, 金琳, 李志军, 张富仓. 基于无人机多光谱遥感的大豆生长参数和产量估算. 农业机械学报, 2023, 54 (08): 230-239.
Xiang Y Z, An J Q, Zhao X, Jin L, Li Z J, Zhang F C. Soybean growth parameters and yield estimation based on UAV multispectral remote sensing. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2023, 54 (08): 230-239.
- [29] Jin X L, Zarco T P J, Schmidhalter U, Reynolds M P, Hawkesford M J, Varshney R K, Yang T, Nie C W, Li Z H, Ming B, Xiao Y G, Xie Y D, Li S K. High-throughput estimation of crop traits: a review of ground and aerial phenotyping platforms. IEEE Geoscience and Remote Sensing Magazine, 2020, 9 (1): 200-231.
- [30] Shu M Y, Li Q, Ghafoor A, Zhu J Y, Li B G, Ma Y T. Using the plant height and canopy coverage to estimation maize aboveground biomass with UAV digital images. European Journal of Agronomy, 2023, 151: 126957.
- [31] Li D L, Bai D, Tian Y, Li Y H, Zhao C S, Wang Q, Guo S Y, Luan X Y, Wang R Z, Yang J L, Hawkesford M J, Schnable J C, Jin X L, Qiu L J. Time series canopy phenotyping enables the identification of genetic variants controlling dynamic phenotypes in soybean. Journal of integrative plant biology, 2023, 65 (1): 117-132.
- [32] Verhoeven G. Taking computer vision aloft—archaeological three-dimensional reconstructions from aerial photographs with photoscan. Archaeological prospection, 2011, 18 (1): 67-73.
- [33] Meyer G E, Neto J C. Verification of color vegetation indices for automated crop imaging applications. Computers and electronics in agriculture, 2008, 63 (2): 282-293.
- [34] 赵朝森, 赵现伟, 郭兵福, 孙丽萍, 厉苏宁, 王瑞珍. 江西秋播不同来源大豆品质性状鉴定及优异种质筛选. 大豆科学, 2022, 41 (04): 413-419.
Zhao C S, Zhao X W, Guo B F, Sun L P, Li S N, Wang R Z. Identification of quality characters and screening of excellent germplasm of soybean from different sources in autumn sowing in Jiangxi province. Soybean Science, 2022, 41 (04): 413-419.
- [35] 徐先超. 不同生态类型大豆资源农艺性状的评价及优异种质遴选. 南京农业大学, 2021.
Xu X C. Evaluation of agronomic traits and selection of excellent germplasm form soybean resources from different ecological types. Nanjing Agricultural University, 2021.
- [36] 张海平, 张俊峰, 陈妍, 张海生, 闫凯, 穆志新. 大豆种质资源萌发期耐旱性评价. 植物遗传资源学报, 2021, 22 (1): 130-138.
Zhang H P, Zhang J F, Chen Y, Zhang H S, Yan K, Mu Z X. Identification and evaluation of soybean germplasm resources for drought tolerance during germination stage. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22 (1): 130-138.

- [37] 王琼, 朱宇翔, 周密密, 张威, 张红梅, 陈新, 陈华涛, 崔晓艳. 大豆叶型性状全基因组关联分析与候选基因鉴定. 作物学报, 2024, 50 (3): 623-632.
- Wang Q, Zhu Y X, Zhou M M, Zhang W, Zhang H M, Chen X, Chen H T, Cui X Y. Genome-wide association analysis and candidate genes predication of leaf characteristics traits in soybean (*Glycine max* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50 (3): 623-632.
- [38] Xiong S S, Guo D D, Wan Z, Quan L, Lu W T, Xue Y G, Liu B H, Zhai H. Regulation of soybean stem growth habit: a ten-year progress report. *The Crop Journal*, 2023.
- [39] 赵团结, 盖钧镒, 李海旺, 邢邯, 邱家驯. 超高产大豆育种研究的进展与讨论. 中国农业科学, 2006.
- Zhao T J, Gai J Y, Li H W, Xing H, Qiu J X. Advances in breeding for super high-yielding soybean cultivars. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006.