

论作物高产的遗传基础及实现产量突破的技术与途径

胡琳, 许为钢, 赵新西, 董海滨, 张磊
(河南省农业科学院 小麦研究中心, 河南 郑州 450002)

摘要: 论述了作物高产的遗传基础及其技术途径, 认为作物理想型有利于提高群体光合产量, 是实现作物高产的形态基础; 利用不同基因型之间的互作关系将是获得作物理想型的一个可能的途径。随着分子生物学技术的发展, 许多学者已将 C₄ 作物的高光效基因和转化高效基因导入 C₃ 作物, 该方向的研究将可能获得作物产量的跨越式提高。另外, 筛选具有高光效或耐光抑制特性的种质资源材料, 也是进行作物高产育种的重要基础。就小麦而言, 穗分化特性的改良也是提高其产量水平的重要途径。

关键词: 作物高产; 形态性状; 高光效; 耐光抑制; 同化物运转; 穗分化

中图分类号: S33 **文献标识码:** B **文章编号:** 1004-3268(2008)11-0029-04

Genetic Basis of High-yield and Technology of Improving Yield in Crops

HU Lin, XU Wei-gang, ZHAO Xin-xi, DONG Hai-bin, ZHANG Lei
(Wheat Research Center, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: The increase of crop yield is the main content of different crop genetic improvement at all times, which includes the external character design of high-yield varieties and the internal character improvement, such as synthesis, transportation, transform and accumulation of assimilative matter. The ideal type of crop is propitious to increase the photosynthetic production of colony. One potential approach to obtaining ideotype crop is using the interaction of different genotypes. With the development of molecular biology technology, many scientists have transformed high photosynthetic efficiency genes of C₄ crop and high transformation efficiency genes into C₃ crop, which is likely to increase the crop yield significantly. In addition, the screening of germplasm resources with high photosynthetic efficiency and tolerance to photoinhibition characters is also important to breeding high yield crops. For wheat, the improvement of spike differentiation is an important approach to actualize the high yield target.

Key words: High-yield of crop; Morphology characters; High photosynthetic efficiency; Tolerance to photoinhibition; Remobilization of assimilative matter; Spike differentiation

作物产量潜力的改良是人类社会发展的需要, 作物高产的遗传基础是作物遗传育种学家不断探讨和不断发明创造的重要的学术命题, 特别是在像中国这样的人口大国, 作物高产特性及其改良的途径

一直是各类作物遗传改良的一项重要任务。长期以来, 作物遗传育种工作者对各种作物的产量性状进行了大量的研究工作, 对这些性状及其亚性状间的相互关系进行了深入的研究, 建立了许多极富指导

收稿日期: 2008-05-21

基金项目: 国家科技支撑计划(2006BAD13B02-09)

作者简介: 胡琳(1961-), 女, 重庆人, 研究员, 博士, 主要从事小麦遗传育种工作。

意义的育种目标,并在作物高产性状改良及产量水平的提高方面取得了可喜的成就。随着科学技术的迅猛发展,作物遗传育种学家们在进行作物产量潜力改良时,不仅采用各种先进的分析方法分析和演绎各个高产性状及其高产性状之间的相互关系,而且要考虑改良这些性状的技术途径,例如利用什么基因、何种技术手段来改良某个具体的性状。这种工作内容上的变化发展,使得作物遗传育种工作变得更为具体、深入,愈来愈具有现代工程技术的特征。

作物的高产遗传基础涉及到与作物产量形成的方方面面,广义地来看,几乎所有的性状都影响到作物产量的形成过程。而从狭义讲,作物的高产遗传基础改良工作主要包括作物高产品种类型的形态性状等表现因子的建构,以及同化物的合成、运转、转化和积累等内部特性改良。现就这些方面对作物高产的遗传基础及其有关的技术方法、途径作一讨论。

1 超高产品种类型的构建

1.1 高秆品种类型向矮秆品种类型转变

作物品种产量潜力的提高来源于作物品种类型的发展,例如主要禾本科作物由高秆品种类型向矮秆品种类型的转变,从而引发一场“绿色革命”,带来了作物产量的大幅度提高。

1.2 普通矮秆品种向矮秆高效群体质量型转变

现代作物品种类型概念已涵盖了作物的产量因素构成、冠层结构、株形等多个方面。

早在 1949 年 Boyesen^[1]就对植物群体光合产量作出过这样的论述:在各个叶片光合作用效能相等,叶面积总量相等的情况下,光合作用的总量取决于各个叶片的空间排列方式。上世纪中后期,人们广泛地研究了各种作物冠层内光能分布与叶面积、叶形、叶角以及叶质的关系,最后得出作物理想型(ideal type)应是上部叶片直立、小叶、厚叶、叶面积持续期较长这一有利于群体光合生产的概念^[2]。在水稻、小麦等作物上主要目标是少蘖、大穗、高收获指数,现已育成了水稻单产 12~15 t/hm²,比现有品种产量高出 20%~25%的新品种。随后“超级水稻”、“超级玉米”、“超级小麦”等的选育成为作物育种界的热点^[3]。所谓“超级小麦”,是指产量潜力具有重大突破,产量水平实现跨越性提高,同时具有品质优良、多抗稳产、高效利用光水肥资源等优异性能的小麦新品种。针对产量构成要素,胡琳等^[4]研究了 9750~10500 kg/hm² 水平的产量构成因素最优

化模式,各因素的变异幅度为:群体穗数 500 万~600 万穗/hm²,穗粒数 35~51 粒,千粒重 38~46 g。与小麦高产现有模式相比,实现超高产的产量构成要素改良方向为:在维持一定穗数的基础上,着重提高穗粒数和千粒重;另外,在经济系数已达到较高水平的情况下,生物学产量的提高也是重要的改良方向。实现这些改良目标的主要途径包括:增强同化物的形成能力及运转能力、提高穗分化速率等。

1.3 杂种优势利用

从上世纪 50 年代提出作物理想型概念到 80 年代,人们对各类作物的群体结构、株形等性状及其亚性状进行了大量的研究,并开展了广泛的品种间杂交育种工作,但在水稻、小麦等作物中一直未能育成符合理想型的品种,其主要困难是无法获得符合理想型的株形和群体类型,如在小麦中就无法获得穗重显著超过现有品种,但群体大小又可接近现有品种群体数量的品种。其根本原因是目前已有的同种同属遗传资源材料中的基因间的互作关系不能获得大穗与一定穗数的统一^[4]。因此,利用新的基因间互作关系就成为解决这一矛盾的一个可能的途径。实践证明,在水稻、玉米、小麦上的超高产都是通过这一途径才得以实现。

2 高光效基因的利用

2.1 高光效基因导入

通过杂种优势的利用,主要是解决了品种的产量结构、株形等超高产的障碍因子,但作物的光合潜力上并没有获得突破性的进展。近年来,由于植物生物技术的飞速发展,为提高 C₃ 作物的光合效能提供了机遇。美国的 Maurice Ku 等利用农杆菌介导系统成功地将玉米 C₄ 光合途径中促进 CO₂ 固定的关键酶——磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)基因 *pepc* 导入了 C₃ 作物水稻之中,该基因在水稻中得到了相当或高于玉米的表达水平^[5],其转基因水稻材料的 PEPC 活性比非转基因对照提高了 10 倍以上,饱和光合速率提高 50%,CO₂ 补偿点降低 20%,并具有耐光氧化特性^[5,6]。值得注意的是,我国水稻工作者黄雪清等^[7,8]与 Ku 教授合作,研究了转入 PEPC、丙酮酸磷酸二激酶(pyruvate phosphate dikinase, PPDK)、NADP-苹果酸酶(NADP-malic dehydrogenase, NADP-ME)、PEPC+PPDK 等酶基因的水稻株系的耐光氧化特性;Chi 等^[9]将高粱 C₄ 型 NADP-ME 基因成功导入水稻,并对转基因

因水稻的光合生理特性进行了研究。陈绪清等^[10]报道了其将玉米 C₄ 型 *pepc* 基因导入小麦并对其生理特性进行研究, 结果表明, 部分转基因小麦叶片 PEPC 酶活性提高了 3~5 倍, 光合速率有所提高。这类直接提高光合产物合成能力基因的导入, 对受体作物的高产育种将产生目前还难以估计的重要意义, 很有可能将带来一场新的“绿色革命”。

2.2 高光效基因的筛选

近 30 年来, 人们在多种作物的现代栽培种与野生种的比较中都发现, 单位面积叶片的光合强度随着物种的演化呈现出降低的潜势。例如, 二倍体小麦→四倍体小麦→六倍体小麦的演化过程中, 光合强度下降了近 25%^[11, 12]; 最近人们在热带野生稻与温带栽培稻的比较中, 也发现野生稻的光合强度比栽培稻高出 61%^[13, 14], 并认为这是人们在选择中更重视叶片表观特性(如叶面积大小、叶面积持续期)等的选择, 而丢失了物种的高光效特性, 这也启示人们可以从作物相应的野生种中引入高光效基因。

3 耐光氧化特性的遗传改良

1984 年 Powles^[15] 首次报道了植物的光合组织暴露在过强的光照环境中将发生光抑制现象, 从而导致 PS II 光反应活性和光合作用量子产量下降, 随后这一发现为叶绿素荧光参数 FV/FM 的下降所证实^[16]。现在越来越多的研究表明, 在自然条件下光合作用的光抑制是十分普遍的现象, 而且在如像高温、低温、干旱和缺氧的情况下, 光抑制更容易发生和加重^[17, 18]。光抑制加重将导致光氧化或光破坏, 过量的光能产生大量有毒的活性氧, 包括 O₂⁻, H₂O₂, ¹OH, ¹O₂ 等, 这些活性氧可使叶绿素分解、膜脂和细胞成分过氧化, 造成衰老、光合功能下降。但是, 植物对光抑制和光氧化具有一定的防御机制。目前的研究表明, 在小麦、水稻等作物中存在着明显的基因型差异^[19~21], 江苏省农科院在水稻耐光抑制(光氧化)种质的筛选上已获得了初步的成功^[20, 21]。吴长艾等^[22]就不同小麦品种对光氧化胁迫的响应机理进行了比较研究。这些工作为从大量材料中筛选耐光抑制种质资源材料的方法进行了探索和研究。

过去, 在这一方面的育种工作主要是缺少可进行大批量、快速、低成本测定的仪器, 现在高度自动化的便携式叶绿素荧光动力学测定仪、便携式光合测定仪可满足这一方面的工作。相信, 随着作物耐光抑制种质资源材料筛选工作的广泛开展, 该方面

所进行的遗传改良工作也将成为改良作物生产效能的重要途径, 成为作物产量生理育种的一个重要方面。

4 同化物运转及转化高效基因的导入

4.1 同化物运转

作物产量的获得不仅与光合产量有关, 其与光合产物在体内运转、转化和积累也具有非常密切的关系, 近代作物育种在产量水平上的遗传改良进度主要表现在同化物的运转分配特性上, 例如小麦的收获指数在过去的 50 多年里, 由不到 0.3 提高到了 0.55 左右, 收获指数的提高是许多作物产量水平提高的主要原因。对于大多数作物改良工作来讲, 这种收获指数的改良主要是在对最终收获物的直接选择压力下获得的, 而对于同化物的运转及转化过程并未进行过十分清晰的遗传改良工作, 所以在这一方面开展比较具体和深入的遗传改良工作, 对于提高作物的产量水平依然具有较大发展前景。

4.2 转化高效基因的导入

ADPG 葡萄糖焦磷酸化酶是淀粉合成的关键酶和限速酶。小麦中尚未见有 AGPase 突变体的报道, 但 Smidansky 等^[23]将玉米 AGPase 基因 *Sh2r6hs* 导入小麦, 与未转基因小麦相比, 转基因小麦的生物产量提高了 31%, 籽粒产量提高了 38%。宋敏等^[24]将 AGPase 基因成功导入水稻, 获得转基因水稻的千粒重明显提高, 但总淀粉含量没有显著变化。因此, 通过分子生物技术来提高作物中 AGPase 等的活性, 有望大幅度提高作物的产量水平。

5 穗分化特性改良

就小麦而言, 穗粒数是影响其产量的重要因素, 小麦穗分化影响小麦产量的形成主要是通过穗粒数实现的。大量研究表明, 穗分化速度和穗分化持续期决定小穗数目; 两者与小穗数目存在显著正向遗传相关, 为幼穗分化的遗传特性。许为钢等^[25]通过春化特性离析、光周期离析实验得到的苗穗期与穗分化过程中影响小穗数的特定阶段显著相关。因此, 通过春化特性离析、光周期离析等手段获得冬性早熟类型的密穗型种质资源材料, 将是进而实现小麦超高产的可能途径。另外, 小麦春化相关基因的克隆与功能研究已有大量报道^[26, 27], 这为通过基因工程手段来改良小麦穗分化特性提供了理论基础。

6 小结

综上所述, 在现有成熟育种技术的基础上, 加强

光合特性和源、流、库性状的遗传改良并利用现代生物技术,进行高光效基因、高效转化基因的转移,是改良作物高产潜力遗传基础的重要途径。随着人们对作物种质资源更加深入广泛的研究,转基因技术的更加完善,作物高产的遗传基础必将进一步拓宽,定将实现作物产量水平的进一步突破。

参考文献:

- [1] Boysen J D. The production of matter in agricultural plants and its limitation [J]. *Biol Med* 1949, 21: 1— 28.
- [2] Borojevic S. Principles and methods of plant breeding [J]. *Developments in Crop Science Series*, 1990, 17: 188— 233.
- [3] 吴景锋. 作物遗传育种工程技术 [M]. 郑州: 河南科学技术出版社, 2000: 52— 55.
- [4] 胡琳, 许为钢, 赵献林, 等. 河南省小麦育种策略的探讨 [J]. *华北农学报*, 2001, 16(1): 33— 37.
- [5] Ku M S, Agarie S, Nomura M, *et al.* High-level expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic rice plants [J]. *Nature Biotech*, 1999, 17: 76— 78.
- [6] Jiao D M, Li X, Huang X Q, *et al.* The characteristics of CO₂ assimilation of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in transgenic *pepc* rice [J]. *Chinese Sci Bull*, 2001, 46(13): 1080— 1084.
- [7] 黄雪清, 焦德茂. 转 C₄ 光合酶基因水稻株系的抗光氧化特性 [J]. *植物生理学报*, 2001, 27(5): 393— 400.
- [8] Huang X Q, Jiao D M, Chi W, *et al.* Characteristics of CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence of transgenic rice with C₄ genes [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(4): 405— 412.
- [9] Chi W, Zhou J S, Zhang F, *et al.* Photosynthetic features of transgenic rice expressing sorghum C₄ type NADP— ME [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(7): 873— 882.
- [10] 陈绪清, 张晓东, 梁荣奇, 等. 玉米 C₄ 型 *pepc* 基因的分子克隆及其在小麦的转基因研究 [J]. *科学通报*, 2004, 49(19): 1976— 1982.
- [11] Evans L A, Dunstone R L. Some physiological aspects of evolution in wheat [J]. *Aust Biol Sci*, 1970, 23: 725— 741.
- [12] Austin R B. Flag leaf photosynthesis of *triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species [J]. *Ann Bot*, 1982, 49: 177.
- [13] Zhao M. Selecting and characterizing high-photosynthesis plants of *O. sativa* × *O. rufipogon* progenies rice science for a better world [C] // 4th Conference of Asian Crop Science Association, Manila, Philippine 2001.
- [14] 赵秀琴, 赵明, 陆军, 等. 热带远缘杂交水稻高光效后代在温带的光合特性观察 [J]. *中国农业大学学报*, 2002, 7(3): 1— 6.
- [15] Powles S B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light [J]. *Ann Rev Plant physiol*, 1984, 35: 15— 44.
- [16] Demmig B, Bjorkman O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77k) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plant [J]. *Planta*, 1987, 171: 171— 184.
- [17] Ottander C, Oquist G. Recovery of photosynthesis in winter-stresses Scots pine [J]. *Plant Cell Envir*, 1991, 14: 345— 349.
- [18] Fatage P K, Long S P. The occurrence of photoinhibition in an over-winter crop of oil-seed rap (*Brassica napus* L.) and its correlation with changes in crop growth [J]. *Planta*, 1991, 185: 279— 286.
- [19] 王荣福, 崔继林, 聂毓琦. 水稻品种超氧化物歧化酶 (SOD) 活性与氧抑光合的关系 [J]. *植物生理学报*, 1987, 13(3): 257— 264.
- [20] 顾行影, 焦德茂, 查元渊, 等. 水稻耐光氧化种质资源的批量筛选与鉴定 [J]. *江苏农业学报*, 1992, 8(2): 1— 6.
- [21] 焦德茂, 季本华, 童红玉, 等. 水稻耐光抑制种质的简易筛选技术的原理和应用 [J]. *作物学报*, 1994, 20(3): 322— 326.
- [22] 吴长艾, 孟庆伟, 邹琦, 等. 小麦不同品种叶片对光氧化胁迫响应的比较研究 [J]. *作物学报*, 2003, 29(3): 339— 344.
- [23] Smidansky E D, Clancy M, Meyer F D, *et al.* Enhanced ADP— glucose pyrophosphorylase activity in wheat endosperm increases seed yield [J]. *Proc Natl Acad Sci* 2002, 99: 1724— 1729.
- [24] 宋敏, 李援亚, 张云孙. 导入 AGPase 基因的转基因可育水稻及其经济性状的研究 [J]. *华北农学报*, 2001, 16(4): 11— 14.
- [25] 许为钢, 胡琳, 盖钧镒. 陕西关中地区小麦品种的发育特性 [J]. *西北农业学报*, 2000, 9(1): 62— 67.
- [26] 种康, 许智宏, 谭克辉. 小麦春化相关基因在成花过程中的功能研究 [J]. *中国科学基金*, 2000(1): 31— 34.
- [27] 徐文忠, 雍伟东, 徐云远, 等. 利用反义 RNA 技术分析春化相关基因 *VER 17* 在冬小麦花发育过程中的功能 [J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(1): 71— 77.