

网络出版日期:2018-01-12

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1220.S.20180112.0934.002.html>

油菜高光效育种的难点及解决策略

张耀文^{1,2}, 赵小光¹, 关周博¹, 王学芳¹, 侯君利¹,董育红¹, 田建华¹, 李殿荣¹, 卢庆陶², 卢从明²

(1. 陕西省杂交油菜研究中心, 国家油料作物改良中心 陕西油菜分中心, 陕西杨凌 712100;

2. 中国科学院 植物研究所光生物重点实验室, 北京 100093)

摘 要 为了促进油菜高光效育种的研究进展, 在剖析油菜高光效育种的难点、研究缺陷及有利条件的基础上, 根据油菜超高产育种目标和生产实际需求, 提出以下解决思路与方法: 通过多途径创制甘蓝型油菜种质资源, 拓宽高光效种质的筛选范围; 建立综合鉴定指标体系, 对高光效种质进行鉴定和定向改良, 增加高光效种质的实用效率; 构建油菜高光效结构指标体系, 提高群体光合效能; 多途径利用杂种优势, 建立快速、高效的油菜高光效杂交育种方法体系; 开展油菜高光效分子设计育种, 提高育种效率; 研究和实施油菜高光效栽培技术, 促使光合效能的持续、稳定发挥。

关键词 油菜; 高光效育种; 难点; 有利条件; 解决策略

中图分类号 S565.4

文献标志码 A

文章编号 1004-1389(2018)01-0001-09

据国家粮油信息中心数据显示, 2014/2015年度中国食用油自给率仅为 34.2%, 相比上一年度的 36.8% 下降 2.6 个百分点, 已远超出安全警戒线; 距《国家粮食安全中长期规划纲要》中要求保障中国食用植物油的自给率不低于 40% 的目标任务差距越来越大, 因此保障食用油供给安全任务日益紧迫。发展油菜生产可有效缓解中国食用油安全的危机、增加蛋白质饲料的供给、促进养殖业和加工业发展^[1]。受多种因素影响, 目前中国油菜产业进入“相对徘徊期”——种植面积和产量已经连续多年出现徘徊和下滑, 急需走出困境^[1-2]。据国家油菜区试报告显示, 在 2001—2016 年通过国家审定的 282 个冬油菜品种的产量水平为 2 259~3 750.5 kg·hm⁻², 表明近年来中国新审定的油菜品种的产量水平并未突破 1983 年审定的‘秦油 2 号’(3 750 kg·hm⁻²)。同时现有品种特性和栽培技术导致群体光合效率较低、抵御灾害的能力较弱, 单产水平低而不稳已成为限制油菜产业发展的重要因素^[3-5]。因此, 寻找合适途径来提高油菜产量水平是目前育种学家

和栽培学家急需解决的问题。光能利用率的强弱决定作物产量的高低, 当前油菜的实际光能利用率仅为 0.615%~1.056%, 低于水稻、小麦、大豆等作物^[6-7]; 同时国内传统的栽培模式导致油菜群体的光合效率较低, 致使 40% 的增产潜力未能发挥^[3]。油菜的光能利用潜力可达 92.2%, 从光能利用率角度可估算出油菜的生物学产量、经济产量分别高达 16 440、9 570 kg·hm⁻²^[7], 表明油菜光能利用率有很大的提升空间。若油菜光能利用率提高 0.1 个百分点, 产量可提高 20%~25% 甚至更多^[6-7]; 以 3% 的光能利用率为准可估算出中国油菜产量潜力是目前大面积生产产量的 2~3 倍^[8]。因此, 通过提高光能利用率来提高油菜产量蕴藏着巨大的潜力, 也是最经济有效的途径。

与小麦、大豆、水稻等农作物相比, 油菜的光合特性复杂、研究难度较大, 而国内关于油菜光合特性和高光效育种的研究起步较晚, 面临困难较大, 急需加强研究以期取得突破。本文在剖析油菜高光效育种的难点、研究缺陷及有利条件的基础上, 结合本研究团队(陕西省杂交油菜研究中心

收稿日期: 2017-06-28 **修回日期:** 2017-10-12

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0101304); 国家油菜现代产业技术体系建设专项(CARS-13); 陕西省重点科技创新团队计划(2015KTC-21); 陕西省科技统筹创新工程计划(2014KTCQ02-01, 2015KTCQ02-20); 陕西省农业协同与推广联盟项目(LM20160012); 中科院西部之光项目。

第一作者: 张耀文, 男, 副研究员, 主要从事油菜光合生理和高光效育种研究。E-mail: 517703939@qq.com

油菜高光效育种团队,下同)多年进行油菜光合生理研究和高光效育种的实践经验,提出开展油菜高光效育种策略与技术途径,以期推动油菜高光效育种研究良好发展。

1 油菜高光效育种面临的难点

1.1 主要光合器官交替变化但无明显分界线且光合特性差异大

与水稻、小麦、玉米等作物形成产量的主要光合源是叶片不同,油菜的主要光合器官包括长柄叶、短柄叶和绿色角果皮^[9-10]。在生长的前一中期叶片是主要光合源,而在花期后主要依靠角果皮进行光合作用,不同时期起主导作用的光合器官不同,3类光合器官交替变化但无明显的分界线,但对产量的形成均有重要作用^[9-11]。长柄叶、短柄叶、角果皮3类主要光合器官的生长环境、着生位置存在较大差异,长期的自然选择和进化导致三者组织结构、光合酶活性等的不同,导致对光照、温度等的反应不同,因而随光合器官自身的生长状况、外界生长环境条件的变化,不同时期光合器官的光合机能的效率不同^[11],在叶绿素含量、光合面积、气体交换参数、群体光合物质合成量、群体净光合速率等光合性状的相对功能稳定期(RSP)的持续时间、最大值、均值等均存在较大差异^[11-13]。不像水稻以剑叶、小麦以旗叶、玉米以棒三叶为主要研究对象,油菜的光合特性和高光效育种研究首先需要确立主要的研究光合器官。同时受多种因素限制,在油菜的光合生理研究和高光效育种中不可能对所有的光合器官(叶片、角果)进行测定,只能采取对代表性部位器官进行测定,因而急需确立具有代表性的光合器官的测定时期、部位和测定方法。

1.2 油菜的冠层结构复杂、阶段性变化明显

由叶片、茎秆、分枝、角果共同组成的冠层是油菜进行光合作用的场所也是产量形成“源、库”交集的地方^[14]。不同于单子叶作物,油菜的群体冠层结构呈现出明显的阶段性变化:苗期主要由长柄叶和主茎组成叶层,薹薹期由短柄叶和主茎组成茎叶层,花期由短柄叶、无柄叶、分枝和花薹构成的叶—角混合层,角果期主要组成是由主茎、分枝和角果组成角果层^[9,14-15]。油菜是单主茎(秆)有分枝作物:叶片和分枝分布于主茎上,角果着生在分枝、主序上;叶片有长柄叶、短柄叶、无柄叶等3种类型,有直立、半直立和匍匐等几种空间

生长状态;分枝有上生、中生和下生几种生长状态,角果有斜生、平生、垂生等3种空间着生状态,不同的叶型、分枝、角果类型油菜的冠层结构各不相同^[9,14-16]。受品种差异(株高、叶片、分枝、角果与主茎的夹角及叶片、分枝的长度、栽培措施及地域的影响,冠层的光合面积系数、光线在冠层中的分布均有很大差异,导致冠层的光合效率差异也较大。同时,近年来机械化耕作需要进行高密植栽培,但受油菜物种特性(叶型、分枝、角果)的限制,过度密植会使油菜叶片、角果的光合环境恶化,光合效率大大降低^[16-17],因此通过优化、改良冠层结构、提高冠层光合效能来适应高密度生产种植的需求也越来越急迫。

1.3 主要光合器官—角果(层)的结构独特、光合特性研究难度较大

与水稻、小米、大豆、玉米等作物以叶片为主要的光合器官且对产量贡献最大这个特点不同,油菜的角果是重要的光合器官和经济器官,在花期后组成50~80 cm厚的角果层(占株高的40%~60%)位于油菜冠层顶部^[14,17],接受85%以上的有效光辐射量、制造的80%~95%光合产物对种子产量的贡献在70%左右,因此油菜角果(层)光合能力的强弱和潜力发挥决定着产量水平的高低^[4,11-12,18-19]。同时油菜角果层的结构与机械化生产关系密切^[15,17]。叶片起源于叶芽,而角果起源于花芽,由授精后的雌蕊发育而成,由两片心皮构成的近似长圆筒形状,角果和叶片的组织起源、生长位置、组织结构、生长环境都有较大差别^[9,11-12,18],二者对光照、CO₂浓度、温度的反应不同,光合酶含量和活性、光合特性等均与叶片有较大差别^[11-13,19]。油菜属于无限花序,花期有25~30 d,不同部位角果的形成时间相差也近1个月,生理发育进程有较大差异^[9];平均每个单株有300~500个角果,有斜生、平生、垂生等3种空间着生状态交互生长于主序和分枝上,不同部位角果的受光姿态、空间位置和生理机能有较大差别,光合特性也有较大差别^[20]。同时甘蓝型、白菜型、芥菜型3类不同类型油菜、同一类型油菜的不同品种间及同一品种在不同地域、不同栽培条件下光合特性也有差异^[10-13,16-17]。因此,研究、改良油菜结角层结构,提高光照截获量,降低冠层内红光与远红光的比率,改善中下层的光照条件,发挥群体光合生产潜力,提高光能利用效率是提高油菜产量和机械化生产的重要途径^[15,20]。受作物

光合研究方法的影响及光合测定仪器的限制,目前对角果(层)光合特性进行直接、大规模的测量研究尚存在较大困难。

1.4 受多种因素影响油菜的光合性状在实际生产中难以稳定、持续、高效发挥

油菜光合性状的发挥受到光合器官的生长状态(叶龄、生长角度)、自身生理(叶绿素含量、光合酶、气孔导度)和环境因素(光照、温度、风速)、环境胁迫(干旱、冻害、倒伏、病虫)等因素的影响^[21-23],实际光合效率往往远小于光合能力。(冬)油菜的生育期长达 200 多天,历经秋、冬、春 3 个生长季节^[9],气候变化剧烈,经常会遭受干旱、强光、低温、高光等生物胁迫导致光抑制、光氧化经常发生,光合速率大大降低,造成 30%~50%的碳同化物损失^[24]。作物产量与实际光合效率的大小密切相关,由于各种逆境的影响,作物单位面积的平均产量仅能达到记录产量的 40%^[22-23]。在油菜光合研究中受条件限制,只能在特定时间、特定条件下对油菜的叶片(角果)光合效率进行测定和比较,不能直接在田间开展实际光合效率的测定,致使油菜光合效率与产量的相关性较低,增大高光效育种的难度。因此,采取有效措施开展油菜实际光合效率的测定、比较,开展逆境条件下油菜光合特性的研究,对促进油菜的光合性状的稳定、持续、高效发挥具有重要意义。

1.5 油菜高光效种质可选择范围狭窄

目前,在中国种植面积占 85%以上的甘蓝型油菜(AACC)起源于欧洲,在约 7 500 a 前由白菜(AA)和甘蓝(CC)天然杂交、加倍而成,属于异源多倍体,至今未发现其野生群体^[25]。甘蓝型油菜的驯化栽培历史较短,只有 300~400 多年的时间^[25-26],从 20 世纪 30 年代起甘蓝型油菜开始引进中国种植,因此,中国甘蓝型油菜的原始资源大多来源于欧洲、亚洲(日本)等地区,在中国没有野生种和近缘种^[25-26]。甘蓝型油菜低硫苷、低芥酸基因均来源于‘Oro’‘Tower’,以上原因导致中国甘蓝型油菜遗传背景比较狭窄^[27]。同时,随着油菜育种水平的提高,大量的淘汰与筛选使油菜种质的近亲繁殖现象明显,种质资源日趋同质化,导致耐强光、干旱、高温等特性基因丢失^[27-28],致使可供油菜高光效种质选择的范围较狭窄。

2 目前油菜高光效育种研究中存在缺陷

2.1 研究广度和深度不够

油菜的主要光合器官包括长柄叶、短柄叶、和绿色角果皮。不同时期起主导作用的光合器官不同,3 类光合器官交替变化但无明显的分界线,光合特性差异较大。油菜在中国分布范围广,从南到北、从东到西均有种植,按生态产区可划分为春、冬两大产区,在两个大区以下分别划分为几个亚区,不同区域的生长环境复杂多变、气候差异较大,耕作制度也不同。依据对不同气候和纬度环境的适应油菜又可分为冬性、春性、半冬性几种类型^[28-29],不同类型油菜对温度、光照等要求不同,因此不同油菜品种间、同一品种在不同地域、不同栽培条件下光合特性都有较大差异,目前的研究主要集中在特定地区、特定条件下对油菜光合特性的研究,应加强不同地域、不同栽培条件油菜光合特性的研究,制定不同生态条件下高光效育种的指标和方法。

2.2 光合性状的动态变化研究较少

油菜的生长发育是一个连续复杂的动态进程,受自身生理因素和外部环境多种因素的影响,光合特性在每一个发育阶段有其特定的规律。不同的栽培条件下,不同时期、不同光合器官的光合特性差异较大^[14],目前的研究主要集中在特定时期、特定条件下对于单一的形态或生理探讨,对整个生育期的光合特性发育动态的研究较少,应加强对油菜整个生长期光合规律的研究,明确不同时期油菜高光效种质选择。

2.3 群体光合性能的研究较少

群体光合性能能够体现田间实际状况下作物光合系统的效力高低,是基因型、光合能力、光合面积、光合产物合成与消耗的比率等因素综合作用的结果,群体光合速率更能够体现田间实际状况下作物光合系统的效力高低^[14-15,29-31],油菜产量的提高更大程度上依赖群体光合速率的提高。机械化是中国油菜可持续发展的必然选择,选育适于机械化收获的油菜新品种已提上日程,从稀植到密植中国油菜品种正在经历由个体优势转变为群体优势来提高产量的进程^[28,32-34],这一进程改变油菜各性状与产量间的关系,群体与个体的光合性能有较大差异,因此应加强群体结构、群体光合性能及高光效调节的研究。

2.4 育种手段和方法的创新性不够

目前,油菜的高光效种质筛选方法过于注重对单个或少数几个光合生理因子(如叶片/角果光合速率、光合酶含量或活性)、理想株型性状(叶片、分枝角度)的指标的比较、筛选,采用的数据多为在实验室内测得的结果,与作物真实生长环境有较大差别,造成试验结果与实际情况有较大偏差^[4]。同时,缺少对材料的产量、品质、抗性等方面整体性的评价与比较,导致筛选到的高光效种质虽光合生理和理想株型指标较好、但经济产量低,品质、抗性等综合性状差,难以在生产中广泛应用。油菜高光效育种的目的不仅是提高光合速率,而且是在株型改良的基础上提高经济系数,结合杂种优势利用进而提高产量水平和抗性^[4,11,15],目前生产上要求育成的油菜品种具有“高产、高效、高抗”,适于机械化生产等多个优良性状^[27],因此需要对光合、株型、产量、抗性、品质等性状进行综合评价与利用^[4,11,15];光合性状、株型性状、品质、产量、抗性等性状等属于多基因控制的“数量+质量”性状涉及大量基因的表达与调控,遗传行为复杂,在不同的遗传材料中或不同的环境条件下起主导作用的基因(QTL)可能不同;不同时期、不同光合功能器官间光合性状杂种优势的大小,及与产量、品质等性状的相关性、配合力不同^[35-36],需要借助现代生物技术研究的手段,进行深入研究才能摸清遗传规律。同时,油菜高光效机理与育种研究结合不够紧密,高光效分子育种开展较少,可供育种利用的紧密连锁分子标记较少,大多数育种家仍凭经验进行育种,造成育种盲目性较大、育种周期长、效率较低。

2.5 高光效栽培技术研究开展较少

适宜栽培技术和方法是作物群体光合效率高发挥和提高的基础,传统的栽培模式导致油菜的群体光合效率较低,致使 40% 的增产潜力未能发挥,急需改良和提高^[3]。高光效品种不同于常规油菜品种,“良种、良法”相配套才能有效发挥高光效品种的增产增效特性;目前生产中迫切要求进行油菜高密度直播、轻简化和全程机械化栽培,也要求加强对油菜的新型配套栽培技术的研究。目前,国内的油菜高光效育种研究刚刚起步,主要研究集中在光合生理特性、高光效种质筛选等方面,尚没有开展油菜高光效栽培技术与方法的研究。亟需加强以提高群体光合能力、降低生产成本为核心的油菜高光效栽培技术研究使高光合特

性在生产中发挥作用。

3 开展油菜高光效育种的有利条件

3.1 新型仪器和测定方法对开展油菜光合特性研究提供有利工具

近年来关于作物光合生理、株型性状指标的测定仪器和测定方法发展较快,随着光合性状测定仪器不断改进,光合指标计算方法不断完善,许多曾经需要通过复杂测量过程和计算才能获得的指标(如暗呼吸速率、表观量子效率和电子传递效率等)现在能够通过仪器测量和计算直接获得^[31];高通量叶绿素荧光成像分析、光合气体交换参数自动检测技术发展迅速^[36],可用于开展油菜叶片(角果)光合生理指标特性的快速、大规模样本的检测;计算机图形图像处理技术、三维立体扫描和数字图像处理与识别技术、多波段高光谱遥感技术^[37-39]使对油菜的冠层结构、光合面积系数等株型性状进行无损、动态测量成为可能;热成像、多光谱成像分析测量技术可用于研究油菜光合能量交换、光合产物分配的研究。以上研究技术与方法及测定设备的不断研发和推进,可为开展油菜光合生理和高光效育种研究提供有力工具。

3.2 分子生物技术的发展有助于油菜高光效分子设计育种的开展

近年来,大量研究者利用 DNA 分子标记技术、QTL 定位、全基因组关联分析(GWAS)等方法对油菜叶绿素含量、株型(主花序长度、主花序)、冠层结构(株高、分枝起点、结角密度,有效分枝部、结角高度和角果层厚度)、产量构成(单株角果数、角粒数、千粒质量)等性状开展研究,鉴定出多个控制性状变异的主效 QTL 位点^[40-43],油菜光合、株型、冠层性状的遗传规律逐渐清晰。油菜与模式作物拟南芥同属十字花科芸薹属,二者基因组编码序列保守性达 80%,拟南芥中许多基因在油菜中都有相似功能^[44-45],国内外学者对油菜的近缘种—诸葛菜、拟南芥等作出大量研究,基因功能越来越清晰,为深入开展对油菜光合特性奠定基础。同时,甘蓝型油菜及其亲本白菜、甘蓝分别于 2011、2014 年完成基因组的测序和组装工作,已建立基因组信息共享平台,今后将进一步建立全国共享的油菜分子标记育种平台和表型鉴定平台^[44],以上研究成果,将有助于开展对油菜光合性状分子标记,相关功能基因的分离、转化和定

位,提高高光效选择的准确性和效率、加快高光效育种进程。

4 油菜高光效育种策略与技术途径

4.1 多学科协调,加强油菜光合机理研究

油菜高光效育种是在进行丰产、品质和抗性改良的基础上,将光合生理、生态和常规育种研究相结合,借助现代遗传学和分子生物学研究手段,通过研究形态结构上的高光效以及生理功能上的高光效,强化光合器官功能、提高光合效率,促进光合产物向种子的转化,选育出光合功能显著改善、产量、品质和抗性同步提高的高光效种质,通过“高光效+杂种优势”途径来选育出符合现代育种目标的“高光效、高产、高效”新品种^[4,9-10];同时,需要开展以“增加光合面积,延长光合时间,改善光合环境,提高光合能力”来提高群体光合能力为核心,整合油菜机械化、轻简化技术为内容的油菜高光效栽培技术研究,“良种良法相配套”从育种和栽培两个途径提高油菜的光能利用效率,增加产量,降低生产成本以达到“增产、增收和增效”的效果,从而促进油菜产业的良性循环发展。因而高光效育种涉及到光合基因的聚合、协调与发挥,光合生理性状(光合、呼吸)、株型性状的改良,光合产物的转运、存储与分配,光合环境的改良等多个方面,影响因素多、研究难度较大。与小麦、大豆、水稻等农作物相比,国内关于油菜光合特性和高光效育种的研究起步较晚,尚存在多方面困难和问题,要想取得突破和进展,要求在生理生化、营养生理、生物技术、遗传育种等各方面长时间开展合作研究。

4.2 多途径创制甘蓝型油菜种质资源,拓宽高光效种质的筛选范围

遗传多样性是进行作物遗传改良的基础,育种工作的成败在很大程度上取决于对种质资源的占有量和研究利用的广度与深度^[25-27]。在油菜高光效育种中可通过以下途径获得高光效种质:通过对甘蓝型油菜进行大量测定、筛选,从现有种质资源中寻找高光效种质;利用基因工程技术将 C_4 作物的高光效基因导入甘蓝型油菜,结合基因定位、克隆等分子生物学技术,通过杂交和基因渐渗、染色体片段易位、转基因重组等手段获得具有 C_4 光合特性的高光效种质;利用白菜及白菜型油菜、芥菜及芥菜型油菜存在的广泛变异和特异性资源进行甘白、甘芥杂交及回交,创建具有高光效

特性甘蓝型油菜种质^[4,34];利用基因生物工程技术人工合成甘蓝型油菜种质。

4.3 增加目标性状、建立综合鉴定指标体系,对高光效种质进行鉴定和定向改良,增加高光效种质的实用效率

在研究增强油菜高光效测定结果的重现性和可比性的基础上,选择可代表不同生态气候条件的地区开展多年、多点的鉴定筛选;利用温室、人工气候箱等设备,人工模拟逆境胁迫等方法下对高光效材料进行综合鉴定筛选,从而获得具有高光效特性的种质资源。在获得高光效种质的基础上,依据现代育种目标要求,将高光效性状选择与产量、适于机械化的目标相结合,从光合生理、群体光合、理想株型、产量结构、抗性等方面,构建油菜高光效核心种质综合鉴定指标体系,对油菜材料进行综合评价与筛选比较,对考察性状指标实行量化打分方法,对材料的整体性状进行评价与比较,以多年(3 a 以上)的结果为准。对光合性状表现稳定材料(光合选择 3 代以后)进行光合、理想株型、叶绿素含量、产量、抗性等方面的筛选杂交改良。通过在高光合材料品系中进行高叶绿素含量单株定向选择,在高叶绿素材料品系中进行高光合单株定向选择,“优中选优”加大选择压,使“高光合”和“高叶绿素”优异基因聚合,从而提高高光合效率。对稳定的高光效材料进行理想株型的杂交改良和定向选育,使高光效种质从生理和形态两个方面得到改良和提高,以利于其高光合性状的持续发挥,增加油菜高光效种质的实用效率。

4.4 开展油菜光合特性的生育节律研究,构建油菜高效、合理的高光效结构指标,促进群体光合效能发挥

油菜不同生长发育进程与产量有密切关系,3 类主要光合器官对籽粒产量的形成均有作用,其光合特性也均会影响籽粒产量。随光合器官自身生长状况、外界生长环境条件的变化,不同时期光合器官的光合效率、与产量的相关性也会不同^[11-12]。因此,调节油菜的生长节律,在苗期选择叶片匍匐的株型,以增加光合面积,同时促进长柄叶快速生长,制造较多的光合产物,保证腋芽、花芽的分化;在蕾苔期—花期—薹期宜选择短柄叶斜生、短柄叶夹角在 $30^{\circ}\sim 45^{\circ}$ 、叶面积指数(LAI) 4~6 左右的紧凑株型,以增加光照在叶层中的合理分布,发挥叶片的光合潜势,促进花芽生长、开花授粉,保证角果数、角粒数的形成。根据试验结

果,本研究团队构建黄淮区目标产量为 $6\ 000\ \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 油菜高光效角果层结构为:株高 $150 \sim 170\ \text{cm}$ 左右,一次分枝夹角 $< 30^\circ$,一次有效分枝 $3 \sim 6$ 个,单株角果数 $150 \sim 200$ 个,主茎角果数占 $40\% \sim 45\%$,果枝长 $35 \sim 50\ \text{cm}$,果枝集中于角果层中上部,角果斜生;群体角果数 $7\ 500\ \text{万} \cdot \text{hm}^{-2}$,分枝数 $225\ \text{万} \cdot \text{hm}^{-2} \sim 300\ \text{万} \cdot \text{hm}^{-2}$,角果层厚度 $40 \sim 60\ \text{cm}$,角果皮面积指数(PAI)为 $5.5 \sim 7.5$ 左右,角果层上部 $30\ \text{cm}$ 光截获率 85% 左右, $30\ \text{cm}$ 以下冠层光透射率 $35\% \sim 40\%$,各波段辐射光在角果层的分布均匀,群体光能利用率 $3.5\ \text{g} \cdot \text{MJ}^{-1}$,收获指数 0.3 左右^[20]。以充分发挥结角层的光合生产潜力,延长光合高值持续期和延缓光合功能衰退来调节角果光合机能,提高同化物的积累和转化,促使产量和含油量提高。

4.5 多途径利用杂种优势,建立快速、高效的油菜高光效育种方法

加强油菜光合特性杂种优势规律和配合力的研究,利用光合、产量、抗性性状间的优势互补实现优良性状聚合,合理兼顾和协调光合性状与产量、品质、抗性之间的矛盾,合理利用各性状间的杂种优势和高光效种质间优良的配合力,开展杂交组合配置是急需解决的问题。将“高光效”与杂种优势利用相结合,利用高光效种质转育高光效雄性不育系[细胞质不育(CMS)、细胞核不育(GMS)]或利用化学杂交剂诱导产生化学诱导型不育系(CIMS),进而利用高光效不育系配制高光效杂交组合。在亲本选择时,亲本应具有一个或多个高光效特性,且农艺性状优良,同时尽量以高值亲本作母本,即配制正交组合,在选配杂交组合时除考虑亲本的基因型外还应考虑“核、质互作效应”的影响^[34,46];在进行高光效杂交组合筛选比较时,应选择在群体条件下光合效率高、抗性好、高产高效组合。

4.6 开展油菜高光效分子设计育种研究,以提高育种效率

目前,单核苷酸多态性(SNP)、全基因组选择技术、锌指核酸酶技术、类转录激活效应因子核酸酶技术、CRISPR/Cas9 基因编辑技术和寡核苷酸定点突变技术等新一代生物技术正在逐渐成熟和完善,油菜全基因组图谱的完成,产量、品质、抗非生物胁迫、抗病虫等重要农艺性状的 QTL 位点的标记和定位,为有效加快新基因发掘速度和

提高种质资源利用效率提供重要途径。可通过以下技术手段开展油菜高光效分子育种:通过全基因组测序,分析光合性状与品质、倒伏、产量等主要性状等位基因型,发掘相关性状优良等位变异,构建具备优良等位变异的单分子模块基础材料,通过对单分子模块材料的组装,以提高油菜叶片(角果)的光合效率,优化冠层结构(分枝、叶型),协调光合性状与产量、品质等功能的分子模块新品系,最终实现在基因水平上对农艺性状的精确调控,解决传统育种易受不良基因连锁影响的难题,大幅度提高育种效率,缩短育种周期。

4.7 开展逆境下油菜光合特性研究,建立油菜高光效栽培技术,促进光合效能的持续、稳定发挥

开展油菜叶片、角果(层)的光抑制、光氧化和光合衰退机理研究,延长光合速率高值持续期并延缓光合功能衰退,使油菜光合特性持续、高效发挥。利用化学控制、机械整枝塑形等技术手段,结合油菜群体的形成和发展规律,协调群体内部个体间的关系,促进植株个体处于良好的生长发育状态;调控群体冠层结构,使冠层结构在群体水平上达到高产高效生长状态。建立以“延长光合时间、改善光合环境”为目标,整合油菜机械化、轻简化技术为内容的油菜高光效栽培技术,并在生产中大面积推广油菜高光效新品种和高光效栽培技术,达到“增产、增收、增效”的效果,促进油菜产业良性发展。

5 展望

油菜高效光合效能必须与其优良生理功能、经济性状和抗逆性配合,通过合适的栽培管理措施才能充分发挥其增产、增效作用。面对油菜光合特性研究难度较大、高光效育种起步较晚、高光效育种面临困难较多的现状,急需在深入研究油菜光合生理特性、遗传规律的基础上,利用生物技术、基因工程、分子育种等方面研究方法和研究手段,加强多学科协调,开展油菜光合机理研究,拓宽甘蓝型油菜种质资源筛选范围、提高高光效种质的实用效率、提高群体光合效能,建立快速、高效的油菜高光效杂交育种方法体系,利用分子育种手段提高育种效率,实施可促使光合效能持续、稳定发挥的油菜高光效栽培技术等方法,使油菜高光效育种的增产、增效潜力得到最大实现。

参考文献 Reference:

[1] 王汉中,殷艳.我国油料产业形势分析与发展对策[J].

- 中国油料作物学报, 2014, 3(3): 414-421.
- WANG H ZH, YIN Y. Analysis and strategy for oil crop industry in China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2014, 3(3): 414-421.
- [2] 陈兆波, 余 健. 我国油菜生产形势分析及科研对策研究[J]. 中国油料作物学报, 2010, 32(2): 303-308.
- CHEN ZH B, YU J. Research strategies based oil the analysis of rapeseed production in China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2010, 32(2): 303-308.
- [3] 殷 艳, 陈兆波, 余 健, 等. 我国油菜生产潜力分析[J]. 中国农业科技导报, 2010, 12(3): 16-21.
- YIN Y, CHEN ZH B, YU J, *et al.* Analysis of potential for rapeseed production in China[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2010, 12(3): 16-21.
- [4] 张耀文, 赵小光, 王学芳, 等. 油菜高光效育种的思路、方法与选育效果[J]. 西北农业学报, 2017, 26(5): 647-656.
- ZHANG Y W, ZHAO X G, WANG X F, *et al.* Thoughts and methods of high photosynthetic efficiency breeding of rapeseed and its breeding effect [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2017, 26(5): 647-656.
- [5] 梅德圣, 李云昌. 中国油菜高产育种研究进展[J]. 湖北农业科学, 2003, 48(4): 35-39.
- MEI D SH, LI Y CH. Progress on research of high yield of Chinese rapeseed [J]. *Hubei Journal of Agriculture Science*, 2003, 48(4): 35-39.
- [6] 蒯 婕, 左青松, 陈爱武, 等. 不同栽培模式对油菜产量和倒伏相关性状的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(6): 875-884.
- KUAI J, ZUO Q S, CHEN A W, *et al.* Effects of different cultivation modes on canola yield and lodging related indices [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(6): 875-884.
- [7] 吴乐民, 温演望. 粤北作物生产潜势的分析[J]. 华南农业大学学报, 1989, 10(4): 19-28.
- WU L M, WEN Y W. Analysis of crops production potential of Northern Guangdong [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 1989, 10(4): 19-28.
- [8] 蔡承智, 梁 颖. 基于产量潜力预测的我国油菜单产分析[J]. 贵州农业科学, 2009, 37(6): 57-59.
- CAI CH ZH, LIANG Y. An analysis on the yield perunit of Chinese cole base on the yield potential prediction [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2009, 37(6): 57-59.
- [9] 冷锁虎. 油菜的光合生理[M]//江苏农学会编. 江苏油作科学. 南京: 江苏科学技术出版社, 1995: 220-247.
- LENG S H. The Photosynthetic of Rapeseed [M]//Jiangsu Association of Agricultural Science Societies. Oilseed Crops Science and Technology in Jiangsu Province. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1995: 220-247.
- [10] 税红霞, 汤天泽. 油菜器官与产量关系的研究进展[J]. 安徽农学通报, 2007, 13(16): 111-113.
- SHUI H X, TANG T Z. Progress of study on relationship between organs and yield in rape[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2007, 13(16): 111-113.
- [11] 张耀文, 赵小光, 关周博, 等. 功能相对稳定期内油菜 3 类主要光合器官间光合性状差异的比较[J]. 西南农业学报, 2017, 30(2): 296-304.
- ZHANG Y W, ZHAO X G, GUAN ZH B, *et al.* Comparison of photosynthetic traits in three main photosynthetic organs of *Brassica napus* during relatively stable period [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 30(2): 296-304.
- [12] 张耀文, 赵小光, 田建华, 等. 甘蓝型油菜叶片和角果气体交换参数差异的比较[J]. 华北农学报, 2015, 30(3): 162-171.
- ZHANG Y W, ZHAO X G, TIAN J H, *et al.* Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter between leaf and pod of *Brassica napus* under different conditions [J]. *Acta Agriculture Boreali-Sinica*, 2015, 30(3): 162-171.
- [13] 王春丽, 王周礼, 陈 婷, 等. 甘蓝型油菜生殖生长期叶片和角果光合与产量关系的研究[J]. 西北植物学报, 2016, 36(7): 1417-1426.
- WANG CH L, WANG ZH L, CHEN T, *et al.* Relationship between yield and photosynthesis of leaf and silique of different *Brassica napus* L varieties during reproduction period [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2016, 36(7): 1417-1426.
- [14] 王 锐. 油菜群体冠层结构特性及光能利用率的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- WANG R. The study on chrematistics of the canopy structure and radiation use efficiency for canola plant population [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015.
- [15] 李 俊. 油菜高光效生理特征体系的建立及其调控研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014.
- LI J. Morph-physiological characterization and regulation for efficient photosynthesis in oil seed rape [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2014.
- [16] 冷锁虎, 左青松, 戴 敬, 等. 油菜高产群体质量指标研究[J]. 中国油料作物学报, 2004, 26(4): 38-44, 48.
- LENG S H, ZUO Q S, DAI J, *et al.* Studies on indices of high yield population quality of rapeseed [J]. *Chinese Journal of oil Crop Sciences*, 2004, 26(4): 38-44, 48.
- [17] 白桂萍. 密植条件下油菜理想冠层结构研究[D]. 武汉: 中国农科院油料所, 2014.
- BAI G P. Study on rapeseed the ideal canopy structure in high plant density [D]. Wuhan: Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2014.
- [18] 李凤阳, 何激光, 官春云. 油菜叶片和角果光合作用研究进展[J]. 作物研究, 2011, 25(4): 405-409.
- LI F Y, HE J G, GUAN CH Y. Research progress of rape leaf and pods photosynthesis [J]. *Crop Research*, 2011, 25(4): 405-409.
- [19] 赵小光, 张耀文, 田建华, 等. 甘蓝型油菜不同发育时期光合日变化和环境因子之间的关系[J]. 西南农业学报, 2013, 26(4): 1392-1397.
- ZHAO X G, ZHANG Y W, TIAN J H, *et al.* Study on daily change of photosynthesis and environment factors in different development stages of *Brassica napus* [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2013, 26(4): 1392-1397.
- [20] 张耀文, 赵小光, 王学芳, 等. 油菜角果光合特性研究现状及改良思路[J]. 中国油料作物学报, 2017, 39(5): 698-708.
- ZHANG Y W, ZHAO X G, WANG X F, *et al.* A review of present studies on the silique photosynthetic characteristics in rapeseed and suggestions for improvement [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2017, 39(5): 698-708.
- [21] 许大全. 光合作用学[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 104-178.
- XU D Q. The Science of Photosynthesis [M]. Beijing: Science Press, 2013: 104-178.

- [22] 杜维广,郝乃斌,满为群.大豆高光效育种[M].北京:中国农业出版社,2001:174-247.
DU W G, HAO N B, MAN W Q. Soybean Breeding for High Photosynthetic Efficiency [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2001:174-247.
- [23] 许大全.光合作用效率[M].上海:上海科学技术出版社,2002:163-168.
XU D Q. Photosynthetic Efficiency [M]. Shanghai: Shanghai Science & Technology Press, 2002:163-168.
- [24] 邹琦,孟庄伟,高辉远,等.作物在非生物逆境下的光合作用[M]//匡廷云.作物光能利用效率与调控.济南:山东科技出版社,2004:116-172.
ZOU Q, MENG ZH W, GAO H Y, et al. The Photosynthesis of Crops in Non-biological Adversity [M] // KUANG Q Y. Crop Light Energy Utilization Efficiency and Regulation. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2004:116-172.
- [25] 冯学金,刘根科.甘蓝型油菜种质资源创新途径研究[J].华北农学报,2004,19(1):92-96.
FENG X J, LIU G K. Study on new ways of *Brassica napus* L. germless enhancement [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2004, 19(1):92-96.
- [26] 王爱凡,康雷,李鹏飞,等.我国甘蓝型油菜远缘杂交和种质创新研究进展[J].中国油料作物学报,2016,38(5):691-698.
WANG A F, KANG L, LI P F, et al. Review on new germplasm development in *Brassica napus* through wide hybridization in China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2016, 38(5):691-698.
- [27] 中华人民共和国科技部.油菜良种科技创新规划(2016—2020)[J].中国农业信息,2017(1):26-29.
Ministry of Science and Technology of the People's Republic of China. Scientific and technological innovation planning of rapeseed(2016—2020)[J]. *China Agricultural Information*, 2017(1):26-29.
- [28] 张永霞,赵锋,张红玲.中国油菜产业发展现状、问题及对策分析[J].世界农业,2015(4):95-99.
ZHANG Y X, ZHAO F, ZHANG H L. Analysis on the current situation, problems and countermeasures of China's rape industry[J]. *World Agriculture*, 2015(4):95-99.
- [29] 张树杰,王汉中.中国油菜生产应对气候变化的对策和措施分析[J].中国油料作物学报,2012,34(1):114-122.
ZHANG SH J, WANG H ZH. Policies and strategies analyses of rapeseed production response to climate change in China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2012, 34(1):114-122.
- [30] 崔继林.光合作用与生产力[M].南京:江苏科技出版社,1997:275-355.
CUI J L. Photosynthesis and Productivity [M]. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1997:275-355.
- [31] 张荣铤,陆巍,许晓明,等.光合作用与高光效生理育种[M]//匡廷云.作物光能利用效率与调控.济南:山东科学技术出版社,2004:288-316.
ZHANG R X, LU W, XU X M, et al. Photosynthesis and High Photophysiological Breeding[M] // KUANG T Y. Crop Light Energy Utilization Efficiency and Regulation. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 2004:288-316.
- [32] 马宽,李云昌,胡琼,等.我国南方油菜机械化生产农艺研究进展[J].中国油料作物学报,2010,32(3):451-456.
MA N, LI Y CH, HU Q, et al. Research of agronomic techniques for mechanical production of winter rape(*Brassica napus* L.) in south China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2010, 32(3):451-456.
- [33] 王军威,游庆田,程辉,等.机械化生产杂交油菜新品种选育[J].天津农业科学,2016,22(9):141-143.
WANG J W, YOU Q T, CHENG H, et al. Mechanized production of hybrid rape new variety breeding [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2016, 22(9):141-143.
- [34] 张耀文,赵小光,关周博,等.油菜光合生理研究及高光效育种研究进展[J].中国农学通报,2017,33(3):44-51.
ZHANG Y W, ZHAO X G, GUAN ZH B, et al. A review on photosynthetic physiological research and high photosynthetic efficiency breeding of *Brassica napus* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2017, 33(3):44-51.
- [35] 张斌斌,蒋卫兵,韩建,等.作物光合特性在杂种优势评价中的应用研究进展[J].江西农业学报,2009,21(8):44-48.
ZHANG B B, JIANG W B, HAN J, et al. Research progress in application of photosynthetic characters of crops in evaluation of heterosis[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2009, 21(8):44-48.
- [36] 胡琳,许为钢,赵新西,等.论作物高产的遗传基础及实现产量突破的技术与途径[J].河南农业科学,2008,19(11):29-33.
HU L, XU W G, ZHAO X X, et al. Genetic basis of high-yield and technology of improving yield in crops[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2008, 19(11):29-33.
- [37] HARBINSON J, PRINZENBERGAE, KRUIJER W, et al. High throughput screening with chlorophyll fluorescence imaging and its use in crop improvement [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, 23(2):221-226.
- [38] 李冬,林宝刚,张冬青,等.三维结构模型在油菜冠层分析中的应用[J].武汉大学学报(理学版),2016,62(6):575-580.
LI D, LIN B G, ZHANG D Q, et al. Tree-dimensional modeling of oilseed rape(*Brassica napus* L.) and its application in canopy architecture analysis [J]. *Journal of Wuhan University (Natural Science Edition)*, 2016, 62(6):575-580.
- [39] 汪文祥,胡琼,梅德圣,等.基于图像处理油菜分枝及角果着生角度测量方法[J].中国油料作物学报,2015,37(4):566-570.
WANG W X, HU Q, MEI D SH, et al. Evaluation of branch and pod angle measurement based on digital images from *Brassica napus* L [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2015, 37(4):566-570.
- [40] 漆丽萍.甘蓝型油菜株型与角果性状的 QTL 分析[D].武汉:华中农业大学,2014.
QI L P. QTL analysis for the traits associated with plant architecture and silique in *Brassica napus* L [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014.
- [41] 张倩.甘蓝型油菜主要株型性状的遗传分析和 QTL 初步定位[D].重庆:西南大学,2013.
ZHANG Q. Genetic affects analysis and QTL mapping of major plant-type traits in *Brassica napus* L [D]. Chongqing: Southwest University, 2013.
- [42] 焦聪聪,黄吉祥,汪义龙,等.利用非条件和条件 QTL 解析油菜产量相关性[J].作物学报,2015,41(10):1481-1489.

JIAO C C, HUANG J X, WANG Y L, *et al.* Genetic analysis of yield-associated traits by unconditional and conditional QTL in *Brassica napus* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(10):1481-1489.

[43] 卢 坤, 王腾岳, 徐新福, 等. 甘蓝型油菜结角高度与荚层厚度的全基因组关联分析[J]. 作物学报, 2016, 42(3): 344-352.

LU K, WANG T Y, XU X F, *et al.* Genome-wide association analysis of height of podding and thickness of pod canopy in *Brassica napus* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(3):344-352.

[44] 李 翔, 范成明, 卢龙斗, 等. 甘蓝型油菜遗传图谱构建及重要性状遗传解析的研究进展[J]. 分子植物育种, 2016, 14(1):98-116.

LI X, FAN CH M, LU L D *et al.* Research on construction of genetic maps and dissection of important traits in *Brassica napus* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(1): 98-116.

[45] 周龙华, 蒋立希. SNP 分子标记及其在甘蓝型油菜中应用的研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2016, 24(10):1608-1616.

ZHOU L H, JIANG L X. SNP molecular marker and research progress of its application in *Brassica napus* [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2016, 24(10): 1608-1616.

[46] 张耀文, 赵小光, 田建华, 等. 甘蓝型油菜光合性状的杂种优势研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2013, 41(8):46-57.

ZHANG Y W, ZHAO X G, TIAN J H, *et al.* Heterosis of photosynthetic characteristics of *Brassica napus* L [J]. *Journal of A&F University (Natural Science Edition)*, 2013, 41(8):46-57.

Difficulties and Solutions to Rape High Photosynthetic Efficiency Breeding

ZHANG Yaowen^{1,2}, ZHAO Xiaoguang¹, GUAN Zhoubo¹, WANG Xuefang¹, HOU Junli¹, DONG Yuhong¹, TIAN Jianhua¹, LI Dianrong¹, LU Qingtao² and LU Congming²

(1. Hybrid Rapeseed Research Center of Shaanxi Province, Shaanxi Rapeseed Branch of National Oil Crops Genetic Improvement Center, Yangling Shaanxi 712100, China; 2. Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract In order to promote advance of rape high photosynthetic efficiency breeding, based on analysis of difficulties, research defects and favorable conditions, and for the breeding objective of super high yield breeding and actual demand for rapeseed production, different solutions and methods such as multi-channel creation of the *Brassica napus* germplasm, broad screening range of high photosynthetic efficiency germplasm were proposed. Comprehensive evaluation index system was established for identifying, improving and increasing the actual efficiency of high photosynthetic efficiency germplasm; rape index system of high photosynthetic efficiency structure was also built for increasing photosynthetic efficiency of groups, the fast and efficient hybrid method system of high photosynthetic efficiency breeding were established by using different ways. The breeding efficiency was improved by carrying out molecular design breeding of high photosynthetic efficiency. Cultivation of rape high photosynthetic efficiency was studied and applied for solutions to promote consistent photosynthetic capacity.

Key words Rapeseed; High photosynthetic efficiency breeding; Difficulties; Favorable conditions; Solution

Received 2017-06-28 **Returned** 2017-10-12

Foundation item National Key Research and Development Plan (No. 2016YFD0101304); Rapeseed Industrial System (No. CARS-13); Key Scientific and Technological Innovation Team of Shaanxi Province (No. 2015KTC-21); Science and Technology Coordinating Innovation Project Plan of Shaanxi Province (No. 2014KTCQ02-01, No. 2015KTCQ02-20); Agricultural Cooperative and Promotion Alliance Project of Shaanxi Province (No. LM20160012); West Light Foundation of Chinese Academy Science.

First author ZHANG Yaowen, male, associate research fellow. Research area: photosynthetic physiology and high photosynthetic efficiency breeding of rapeseed. E-mail: 517703939@qq.com

(责任编辑:郭柏寿 **Responsible editor:** GUO Baishou)