

作物快速育种技术研究进展

房裕东 韩天富

(中国农业科学院作物科学研究所, 100081, 北京)

摘要 缩短杂交后代生长周期、加快加代纯合速度是提高育种效率的重要途径。本文分析了影响作物生长周期的环境和遗传因素,总结了利用自然环境或人工光温控制措施加快作物育种进程的研究进展,并评估了分子标记辅助选择技术在快速育种中的应用价值。

关键词 作物; 加代; 快速育种; 分子标记辅助选择

常规杂交育种是通过品种间杂交等手段创造遗传性变异,进而对经多代自交、基因纯合、性状稳定的后代进行选择,选育出具有特异性、一致性和稳定性的新品种的方法。在自交代过程中,自交代数直接影响后代纯合比例。以1对独立遗传的基因为例,杂合后代自 F_1 起连续自交5代后,产生的纯合基因型个体数占比可高达96.875%^[1]。

对自花授粉作物而言,从亲本杂交到新品种审定,至少需要繁殖10~12个世代^[2],导致作物育种的过程相当漫长。随着人口增多、耕地面积减少和人们对生活质量的追求不断提高,对作物育种效率提出了更高的要求^[3-4],缩短作物育种周期、提高育种效率成为作物育种技术进步的大趋势。

1 影响作物生长周期的因素

作物加代纯合过程的快慢主要受制于作物的生育期,而生育期是由环境条件和遗传特性共同决定的生态性状。在不同的环境条件下,同一品种的生育期会发生明显变化,不同品种则因具有不同的遗传特性而存在生育期长短的差异。

1.1 环境因素

作物可以感受光照和温度等环境因素的变化而调节自身的生长发育进程。日照长度(光周期)是影响作物生育期的重要因素,作物在适宜的光周期下方可从营养生长状态转为生殖生长状态,实现开花结实^[5-7]。以短日照作物大豆为例,在一定的日

照长度范围内,日照长度越短、短日处理日数越多,开花成熟的速度就越快^[8-9]。当把南方地区的大豆品种引到北方种植时,会因光周期变长而延迟开花。此外,作物需满足一定的温度和积温才能完成生长发育。在适宜的温度和光周期范围内,随着温度的升高,作物的发育速度会表现不同程度的加快^[10-11]。高温短日是大豆快速生长发育的最佳条件,但在高温条件下,如日照长度超过品种的临界光周期,大豆的开花结实则会受到抑制^[12]。一些二年生作物(如油菜、芹菜、胡萝卜等)或一年生冬性作物(如冬小麦、冬黑麦、冬油菜等)的营养生长阶段必须经过一段时间的低温处理,完成春化作用(vernalization)才能开花。尽管有报道称低温并不是该类作物开花的必要条件,但若不经低温处理,它们需要经历更长的时间才能抽穗、开花^[13]。

1.2 遗传因素

作物在光温反应方面存在丰富的遗传变异,导致同一作物不同品种之间在生育期性状方面产生了丰富的遗传多样性,从而适应不同的光温环境。作物的生育期性状受多种基因的调控。目前已在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中发现了80多个影响开花期和成熟期的基因^[14-16],分属光周期途径、春化途径、赤霉素途径及自主调节途径等4种基因调控途径^[17]。

植物光周期途径可分为光信号接收、传递及反应等步骤。植物的光受体有光敏色素、隐花色素与向光素,这些光受体受到PHYA-PHYE、CRY1-CRY3及PHOT1和PHOT2等基因的调控^[18]。光受体接收光信号后启动生物钟的运行,其过程主要受ELF3、ELF4、PIF3、ZTL、FKF1及LKP2等基因

作者简介: 房裕东, 硕士研究生, 研究方向为大豆分子育种

韩天富为通信作者, 研究员, 从事大豆遗传育种研究

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0101400); 国家大豆产业技术体系建设专项(CARS-04); 中国农业科学院农业科技创新工程

收稿日期: 2019-01-26; 修回日期: 2019-02-25

的调控。随后,调控生物节律钟系统的基因 *LHY*、*CCA1* 和 *PRRs* 等表达^[19-20],进而影响生物节律钟输出基因 *GI*、*CO* 和 *FT* 等的表达^[21-22]。*GI* 受生物节律钟调节,进而调控 *CO* 和 *FT* 基因的表达,促进拟南芥的开花,其中 *FT* 基因在该途径的整合中起到关键作用。促进开花的 *FT* 基因(如大豆中的 *GmFT2a* 和 *GmFT5a*)的表达^[23],诱导花分生组织特异性基因如 *LFY*、*API* 的表达^[24],从而启动开花过程。在春化途径中,低温处理可使 *FLC* 基因与染色质动态重组,导致 *FLC* 沉默,*SOC1* 与 *FT* 表达,促进开花^[25]。在低温条件下,*ELF7* 和 *ELF8* 协同 *FRI* 促进 *FLC* 的表达;*VIN3* 感知低温处理时间,协同 *VRN5*、*VRN1* 和 *VRN2* 抑制 *FLC* 的表达^[26-27]。内源赤霉素(gibberellins, GA)含量的上升可促进 *FT*、*LFY* 和 *API* 等基因的表达,从而促进长日照植物开花^[28]。在赤霉素途径中,关键基因分为两类:一类参与 GA 生物合成,如 *GA20X*、*GA3OX* 等;另一类参与 GA 信号转导,如 *GAI*、*RGA*、*RGL1*、转录因子 *GNC* 和 *GNL* 等^[29-30]。这些基因如发生突变会导致植物体内赤霉素的生物合成受阻,从而抑制开花。自主调节途径涉及的基因包括 *LD*、*FCA*、*FY*、*FPA*、*FLD*、*FLK*、*REF6* 和 *FVE* 等^[31],它们大都是通过抑制 *FLC* 的表达而起作用的。

2 加快作物加代纯合的方法

为了加快作物的加代纯合过程,育种家们探索了许多方法,如利用具有适宜光温条件的自然环境进行异地加代,或人为创造作物快速发育所需要的光温环境,且辅以其他生物技术措施,如幼胚离体培养、单倍体诱导等,以缩短作物的繁殖周期,缩短育种年限。

2.1 利用自然条件进行异地快繁加代

中国地域广大,从北向南跨越寒温带、温带、亚热带和热带等气候类型。海南省三亚市、乐东县和陵水县等琼南地区,具有真正意义上的热带气候,可满足作物周年生长。早在 1961 年,我国著名玉米育种家吴绍骅^[32]即提出了利用南方天然光温条件加快作物种子繁殖的方法。自此之后,“南繁”成为行之有效的农作物快速育种方式。

短日照喜温作物南繁一般在 10 月至次年 5 月进行,收获后返回到北方种植,1 年内完成至少 2 个世代的繁殖。黑龙江省农业科学院黑河农业科学

研究所^[33]通过连续 11 年的南繁,快速育成了 14 个不同类型的大豆新品种,把从杂交到决选品系所需的时间缩短了 4~5 年。南繁的应用使得水稻育种周期缩短了 50%,大大加快了杂交水稻的生产应用^[34]。目前,全国有 500 多家科研院所、高等院校和种业公司在海南三亚等地建设了长期的南繁基地,开展异地加代工作^[35]。

从全球来看,利用南北半球季节相反的自然环境,也可以实现跨越国甚至洲际异地育种。早在 20 世纪 50 年代,小麦育种家、诺贝尔和平奖获得者 Norman Borlaug 博士利用墨西哥 2 个相距 2 000 多公里地点的气候差异,于每年 4 月至 12 月在 Toluca、11 月至次年 5 月在 Obregon 种植,实现 1 年繁殖两代,在短时间内育出了 20 多个高产抗锈病的矮化小麦品种^[36],大大缩短了育种周期。美国、荷兰等北半球国家在智利、菲律宾、墨西哥等地分别建立了利用自然光温条件进行异地育种的试验站,培育出大批具有广适应性和抗病性的小麦、玉米、大豆以及棉花品种^[37]。此外,一些跨国公司每年将玉米、小麦、大豆等作物在北美洲(美国)和南美洲(智利)之间穿梭种植,实现 1 年 2 代或多代繁殖。这种跨越国界的异地育种不仅加快了作物的育种速度,而且可在加代纯合的过程中,对作物的适应性、稳产性和抗病性进行一定程度的筛选和鉴定。

2.2 利用人工措施进行就地快繁加代

利用人工措施进行快繁加代主要分为两种途径,一是通过提前收获种子缩短繁殖周期;二是创造适宜作物快速生长发育的光温条件,如提高温度或调节日长等,以加快作物生长发育速度,实现就地快繁加代。

种子在灌浆(鼓粒)完成前即具有发芽能力^[38-39],通过提前收获再播种的方式可缩短种子发育的时间,加快育种进程,在玉米、大豆、小麦等作物中已有广泛应用。玉米授粉后 15~25d 采收果穗,剥开苞叶风干后脱粒播种,发芽率高达 80%^[39],结合地膜覆盖在北京^[40]、河南^[41]、江苏^[42]等地实现夏季 2 代的就地加代。在大豆始粒期后 20~30d 采摘植株上发育较成熟的荚果,风干后可得到具有一定发芽能力的种子,在南京实现了夏季 2 代的就地加代^[38]。在小麦开花后 17~21d 收获尚未成熟的穗,风干后脱粒播种,结合人工温室 1 年实现 6 个世代的就地加代^[43]。

在冬季通过人工措施创造适宜作物生长发育的光温条件,可替代南繁,实现 1 年 2 代或多代就地加代^[44]。张莉等^[45]、王国胜等^[46]、李峰等^[47]分别在河南济源、山东泰安和日照以“大棚春播-当地夏播-海南冬繁”的模式,完成了玉米 1 年 3 个世代的繁殖。

延长光照时间有助于缩短长日照(品种)作物的繁殖周期^[48]。Ochatt 等^[49]在 16h 光照的人工温室中将豌豆的生育期缩短至 94d,1 年可繁殖 4 代。O'Connor 等^[50]在 24h 持续光照、温度为 28℃~32℃的人工温室条件下种植花生的杂种分离世代,将其生育期从 145d 减少到 89d,1 年繁殖 4 代^[50]。Williams 等^[51]在 20h 光照、24℃恒温的人工条件下将芥菜、甘蓝等芸薹属作物的生育期缩短至 36~60d。王海波等^[44]在光照为 14~18h、温度为 25℃~32℃的人工温室条件下实现小麦 1 年 5 代,每个世代历时 66~69d。Zheng 等^[52]在此基础上将光照时间延长至 20h,进一步缩短了小麦的生育期。Mobini 等^[53]、Yao 等^[54]在 20h 光照条件下,分别将豌豆和油菜的生育期缩短至 68 和 71d。Watson 等^[43]在光照长度为 22h 的人工温室条件下,通过提高种植密度和提前收获,完成春小麦、硬质小麦、大麦、鹰嘴豆及豌豆 1 年 6 代、油菜 1 年 4 代的繁殖。通过多年探索, Watson 等^[43]已成功建立了多种长日照作物的快速育种体系。

对于短日照作物而言,适当缩短光照长度可缩短其生育期。Stetter 等^[55]在 8h 光照/16h 黑暗和 30℃的条件下,在 2 个月内完成了谷苋 1 个世代的繁殖。孙以美^[56]利用可遮光的人工塑料棚,将大豆营养生长期的光照时间缩短至 4h,结合提前收获等方法,完成大豆 1 年 4 代的繁殖。在某些逆境条件下,作物的开花期和成熟期会有所提前。对于水稻和小麦等 C₃ 植物,光合效率会随着 CO₂ 水平的增加而增加,导致生物量快速积累,植株提前开花。Tanaka 等^[57]通过提高人工温室中 CO₂ 浓度和缩短日照长度的方法,将水稻的生育期缩短至 3 个月,完成 1 年 4 代的繁殖。Nagatoshi 和 Fujita^[58]在 14h 光照(30℃)/10h 黑暗(25℃)的生长箱中,将 CO₂ 浓度提升至 785.7mg/m³(400ppm),将大豆品种 Enrei(田间生育期为 102~132d)的繁殖周期缩短到 70d,从而在 1 年内繁殖 5 代。Liu 等^[59]通过减少土壤营养、降低土壤水分含量等逆境胁迫手

段,使得燕麦和小黑麦开花提前、生育期缩短。

2.3 利用生物技术缩短种子发育时间

利用生物技术,如幼胚离体培养、单倍体加倍等,可缩短种子发育、打破休眠和发芽所需的时间,从而缩短作物的繁殖周期,加快作物育种进程。

将未成熟的幼胚置于培养基中进行愈伤组织诱导,继而再生植株,可大大缩短作物的繁殖周期。Roumet 等^[60]在大豆开花后约 18d 获取幼胚,置于添加蔗糖的培养基中进行离体培养,将大豆 1 个世代的繁殖时间缩短至 65~70d,1 年内繁殖 5 代。王海波等^[61]分别在小麦 8~12d、水稻 12d、玉米 10d、大豆 14d 和棉花 10d 胚龄时获取幼胚,在 PM 培养基上进行离体培养、诱发成苗,将 1 个世代的时间缩短至 60~89d。Wang 等^[62]将棉花 20~30d 胚龄的幼胚置于改良的 MS 培养基中进行离体培养,在 6~10d 后便获得幼苗,在人工温室条件下种植,成功地将棉花 1 个世代的时间缩短了 50~70d。Zheng 等^[52]、Rizal 等^[63]、Liu 等^[59]和 Yao 等^[54]分别将小麦和大麦、高粱、燕麦和小黑麦、油菜的幼胚置于改良的 MS 培养基中进行离体培养,将 1 个世代的繁殖时间分别缩短至 39~55d(小麦和大麦)、66~80d(高粱)、48~61d(燕麦和小黑麦)和 48~56d(油菜),1 年可繁殖 6~9 代。

对单倍体进行胚胎培养和染色体加倍可获得纯合双倍体,不仅将需要获得作物稳定遗传品系所需的世代从 5~8 个减少到 1~2 个^[64],而且由于双倍体的每个基因座都是纯合的,后代品系具有高度的一致性和稳定性。在玉米等作物中,通过诱导单倍体的产生和人工加倍,大幅度提高了获得自交系的效率^[65]。目前,单倍体诱导技术已在 200 多种植物中获得应用,成为多种作物快速育种的有效工具^[66-67]。

3 快速育种过程中对杂交后代材料的选择

在快速进行加代纯合的过程中,根据不同的育种目标,通过作物表现型或基因型对数量性状或质量性状进行适当的选择,可有效地缩小育种群体、提高育种效率,从而缩短育种进程。

3.1 表型选择

在快速发育过程中,作物不能充分表现出其正常的农艺特性,因此在快速育种过程中难以根据育种目标区域的生产需求对育种材料的产量、品质等数量遗传性状进行全面、有效的筛选。对大豆等短

日照作物而言,在人工温室或南繁地点种植时,开花期、成熟期均明显缩短且差异缩小,植株变矮^[68],无法对生育期、株高和产量等性状进行选择。但大豆的花色、毛色、叶形、抗病性等质量性状受环境影响较小,可在加代过程中进行选择。随着技术和设备的进步,越来越多的性状可在快速育种中进行鉴定。例如,Riaz等^[69]在小麦快速育种中,对幼苗期和成株期的植株成功地进行了叶锈病表型鉴定,并提出了快速鉴定的有效方法。在Watson等^[43]建立的快速育种体系中,可根据成株的表型如小麦种子的休眠性、条锈病抗性、大麦叶鞘腐败病抗性和油菜炸荚等质量性状进行快速筛选。在规模化快速育种体系中,可借助RGB成像、3D扫描、热和近红外传感、多光谱和高光谱传感以及荧光成像等新技术,对育种材料的易识别性状进行高通量表型鉴定(high-throughput phenotyping, HTP)^[70]。该平台不仅可准确、高效、可重复地测定幼苗活力、开花期、株高、产量、叶片直立性、冠层结构等形态性状,而且可对抗病性、耐逆性等复杂性状进行评估和筛选^[71]。

表型筛选易受基因与环境互作的影响,同时又受到遗传力大小的制约,因此通过表型对早期世代数量遗传性状的选择效果不佳^[2]。为保证不同世代个体间的变异能传递下去,Goluden在1939年提出了单粒传法(single seed descent, SSD)^[72],其要点是,F₂以后对所有单株只收1~2粒种子,各个世代的个体均按此法处理,直至稳定。这种方法大大减少了育种工作量,增加了遗传多样性的保留度,使所有的F₂遗传变异均能得以保留,一直延续到高代,以便在性状差异可以充分表达时再进行选择。

3.2 分子标记辅助选择

随着分子遗传学研究的不断深入,许多与目标性状紧密连锁的标记得到开发和应用。较常用的分子标记主要有序列标签位点(sequence tagged sites, STS)标记、插入缺失(insertion and deletion, InDel)标记、酶切扩增多态性序列(cleaved amplified polymorphism sequences, CAPS)标记、简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)标记以及单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)标记等^[73]。

在快速加代条件下,利用分子标记对杂种后代进行选择,可克服作物在快速生长条件下性状不能

充分表达、难以进行表型选择的不足,大大提高了育种选择效率。Hickey等^[74]在小麦快速育种过程中,利用两个SSR标记(barcl170和gpw2279)在F₂和F₃分离群体中成功筛选出具有休眠基因的杂交后代。Wang等^[62]借助对抗棉铃虫基因Cry1Ac特异序列片段的识别,在1年内便成功地将该抗虫基因导入3个栽培品种,准确率超过90%。Christopher等^[75]利用快速育种方法,在18个月内获得小麦重组近交系F₅的NAM(nested association mapping)群体,同时使用全基因组DArT-seq分子标记系统对NAM群体进行基因分型,获得的40 000多个标记可用于QTL关联作图及杂交后代的选择。Stetter等^[55]在快速育种条件下完成不同基因型谷苋品种的人工杂交授粉,并利用11个SNP标记对F₁进行真伪杂种鉴定。Tanaka等^[57]只用1.5年时间就构建了含低直链淀粉等位基因的水稻近等基因系,并利用SNP标记在各世代对目标基因进行有效筛选。

随着全基因组测序技术的发展和测序成本的下降,对育种群体进行全基因组范围上的分子标记辅助选择即基因组选择(genomic selection, GS)成为作物分子育种大趋势。通过基因组选择可以评估育种群体的遗传潜势,实现全面和可靠的选择,进而加速育种进程^[76]。Jarquín等^[77]、Xu等^[78]、Daetwyler等^[79]应用基因组选择方法,对大豆、水稻产量和小麦抗锈性进行了预测与验证,实现了对育种早期世代具有一定准确度的评估和选择,从而缩短了育种周期^[73]。

功能标记是功能基因内的多态性位点,与表型性状高度相关,优于随机DNA标记如RFLP、SSR和AFLP等^[80]。随着越来越多的功能基因被鉴定克隆,利用功能标记进行辅助选择将是快速育种的重要发展方向。

4 挑战与展望

以南繁为代表的异地加代和依赖温室或生长箱等人工条件的就地加代有效提高了作物杂交后代加代纯合的速度,加快了作物育种进程。近年来,幼胚离体培养、单倍体诱导等新技术的应用,进一步缩短了育种周期。然而,随着海南省经济的快速发展,交通、地租、农资、劳动力价格迅速升高,南繁成本明显上涨,不能满足作物育种规模迅速扩大对南繁条件的需求。利用人工光温条件加代的方法

又受到规模和成本的限制,难以大规模应用。因此,需要拓展南繁区域,降低人工加代成本,适应不断增长的育种工作需求。今后,随着配套设施和管理技术的改进,南繁区域可向海南北部、广东、广西、云南等地区,甚至东南亚国家扩展。此外,利用相对低纬度地区夏秋季的光温条件可为高纬度地区短日照作物快速加代^[81]。

在快速育种过程中,针对质量遗传性状或基因型进行有效的选择可加快育种进程。随着分子育种技术的不断发展,与基因功能紧密关联的标记得到开发,基于种子 DNA 的基因型鉴定技术也已进入实用阶段。此外,低成本高通量的 SNP 芯片和 NGS (next generation sequencing) 平台的研发也使得对大型育种群体进行基因分型成为可能。因此,与分子标记辅助选择相结合的快速育种技术将如虎添翼。

参考文献

- [1]盖钧镒. 作物育种学各论. 北京: 中国农业出版社, 2006: 10–12.
- [2]Forster B P, Till B J, Ghanim A M A, et al. Accelerated plant breeding. *Cab Reviews*, 2014, 9: 1–16.
- [3]Foley J A, Ramankutty N, Brauman K A, et al. Solutions for a cultivated planet. *Nature*, 2011, 478(7369): 337–342.
- [4]Michael M. Book review–2052: A global forecast for the next forty years. *Cadmus*, 2012, 1(5): 1–20.
- [5]Borthwick H A, Cathey H M. Significance of dark reversion of phytochrome in flowering of short-day plants. *Science*, 1962, 136(3513): 324–324.
- [6]Washburn C F, Thomas J F. Reversion of flowering in *Glycine max* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, 2000, 87(10): 1425–1438.
- [7]韩天富, 王金陵. 大豆开花后光周期反应的研究. *植物学报*, 1995(11): 863–869.
- [8]韩天富, 王金陵. 中国大豆不同生态类型开花至成熟期对光周期的反应. *作物学报*, 1996, 22(1): 20–26.
- [9]韩天富, 王金陵, 范彬彬, 等. 开花后光照长度对大豆农艺性状的影响. *应用生态学报*, 1996, 7(2): 169–173.
- [10]Went F W. The effect of temperature on plant growth. *Annual Review of Plant Physiology*, 1953, 4(1): 347–362.
- [11]费志宏, 吴存祥, 孙洪波, 等. 以光周期处理与分期播种试验综合鉴定大豆品种的光温反应. *作物学报*, 2009, 35(8): 1525–1531.
- [12]Mao T, Li J, Wen Z, et al. Association mapping of loci controlling genetic and environmental interaction of soybean flowering time under various photo-thermal conditions. *BMC Genomics*, 2017, 18(1): 415.
- [13]Laurie D A. Comparative genetics of flowering time. *Plant Molecular Biology*, 1997, 35: 167–177.
- [14]Kang M Y, Yoo S C, Kwon H Y, et al. Negative regulatory roles of *DE-ETIOLATED1* in flowering time in *Arabidopsis*. *Scientific Reports*, 2015, 5: 9728.
- [15]Golembeski G S, Imaizumi T. Photoperiodic regulation of florigen function in *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Book*, 2015, 13: e0178.
- [16]Xu F, Rong X, Huang X, et al. Recent advances of flowering locus T gene in higher plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(3): 3773–3781.
- [17]Levy Y Y, Dean C. The transition to flowering. *Plant Cell*, 1998, 10(12): 1973–1990.
- [18]Hayama R, Coupland G. The molecular basis of diversity in the photoperiodic flowering responses of *Arabidopsis* and rice. *Plant Physiology*, 2004, 135(2): 677–684.
- [19]Marshall C M, Tartaglio V, Duarte M, et al. The *Arabidopsis sickle* mutant exhibits altered circadian clock responses to cool temperatures and temperature-dependent alternative splicing. *Plant Cell*, 2016, 28(10): 2560–2575.
- [20]Nusinow D A, Helfer A, Hamilton E E, et al. The ELF4–ELF3–LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth. *Nature*, 2012, 475(7356): 398–402.
- [21]Khaleida L, Cha J Y, Min G K, et al. Production and characterization of polyclonal antibody against *Arabidopsis* GIGANTEA, a circadian clock controlled flowering time regulator. *Journal of Plant Biology*, 2017, 60(6): 622–629.
- [22]Shi J, Dong A, Shen W H. Epigenetic regulation of rice flowering and reproduction. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 5: 803.
- [23]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. *New Phytologist*, 2017, 217(3): 1335–1345.
- [24]Kobayashi Y, Weigel D. Move on up, it's time for change—mobile signals controlling photoperiod-dependent flowering. *Genes and Development*, 2007, 21(19): 2371–2384.
- [25]Srikanth A, Schmid M. Regulation of flowering time; all roads lead to Rome. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2011, 68(12): 2013–2037.
- [26]Tanaka C, Itoh T, Iwasaki Y, et al. Direct interaction between VRN1 protein and the promoter region of the wheat *FT* gene. *Genes and Genetic Systems*, 2018, 93(1): 25–29.
- [27]Woods D, McKeown M, Dong Y, et al. Evolution of *VRN2/Ghd7*-like genes in vernalization-mediated repression of grass flowering. *Plant Physiology*, 2016, 170(4): 2124–2135.
- [28]Wilson R N, Heckman J W, Somerville C R. Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis thaliana* under short days. *Plant Physiology*, 1992, 100(1): 403–408.
- [29]Carolina G G, Hu J, Urbez C, et al. Role of the gibberellin receptors GID1 during fruit-set in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 2015, 79(6): 1020–1032.
- [30]Hisamatsu T, King R W. The nature of floral signals in *Arabidopsis*. II. Roles for *FLOWERING LOCUS T (FT)* and gibberellin. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(14): 3821–3829.
- [31]Cheng J Z, Zhou Y P, Lv T X, et al. Research progress on the autonomous flowering time pathway in *Arabidopsis*. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2017, 23(3): 1–9.
- [32]吴绍骅. 异地培育玉米自交系在生产上利用可能性的研究. 河南农学院学报, 1961(1): 16–40.
- [33]刘发, 张乃发. 对大豆南繁工作的总结与建议. *大豆科技*, 2000(3): 5.
- [34]周月光. 杂交水稻一半功劳归南繁. *海南日报*, 2013–04–26(T24).
- [35]吕青, 柯用春, 何志军, 等. 南繁制种水稻基地现状以及问题分析. *农村经济与科技*, 2017, 28(20): 24–25.
- [36]Normane B. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica*, 2007, 157(3): 287–297.
- [37]Kothari N, Hague S S, Frelichowski J, et al. Breeding and genetics: Utilization of cotton germplasm in the winter nursery at Tecoman, Mexico for plant breeding training and research. *Journal of Cotton Science*, 2011, 15(3): 271–273.
- [38]常从云, 韩天富. 鼓粒期大豆种子的发芽力. *作物杂志*, 2000(5):

- 6-8.
- [39]王仪春,梁帅强,王云华,等.收获期对糯质玉米种子活力及呼吸代谢的影响.浙江农业学报,2016,28(6):910-914.
- [40]蓝希骞,蒋作甫,谢皓.北京地区玉米就地加代技术的初步研究.北京农学院学报,1987(2):15-17.
- [41]王元.玉米一年两熟就地加代.河南农业科学,1979(1):15-17.
- [42]徐延基.加速玉米自交系繁殖途径的研究.种子世界,1984(1):26-27.
- [43]Watson A, Ghosh S, Williams M J, et al. Speed breeding is a powerful tool to accelerate crop research and breeding. *Nature Plants*, 2018, 4(1):23-29.
- [44]王海波,王彦霞,赵和.如何加快作物遗传改良的速度.河北农业科学,2003,7(3):50-56.
- [45]张莉,张春荣,岳竞之,等.玉米一年繁育三代技术的研究.农业科技通讯,2009(5):46-48.
- [46]王国胜,陈举林,侯玮,等.玉米自交系一年三代选育模式研究.现代农业科技,2011(4):86.
- [47]李峰,王云鹏,于立娜,等.玉米自交系一年三代种植与选育技术研究.中国农学通报,2016,32(33):64-69.
- [48]Sysoeva M I, Markovskaya E F, Shibaeva T G. Plants under continuous light: A review. *Plant Stress*, 2010, 4(1):5-17.
- [49]Ochatt S J, Sangwan R S, Marget P, et al. New approaches towards the shortening of generation cycles for faster breeding of protein legumes. *Plant Breeding*, 2002, 121(5):436-440.
- [50]O'Connor D J, Wright G C, Dieters M J, et al. Development and application of speed breeding technologies in a commercial peanut breeding program. *Peanut Science*, 2013, 40(2):107-114.
- [51]Williams P H, Hill C B. Rapid-cycling populations of *Brassica*. *American Association for the Advancement of Science*, 2013, 232(4756):1385-1389.
- [52]Zheng Z, Wang H, Chen G, et al. A procedure allowing up to eight generations of wheat and nine generations of barley per annum. *Euphytica*, 2013, 191(2):311-316.
- [53]Mobini S H, Warkentin T D. A simple and efficient method of in vivo rapid generation technology in pea (*Pisum sativum* L.). *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2016, 52:530-536.
- [54]Yao Y, Zhang P, Wang H B, et al. How to advance up to seven generations of canola (*Brassica napus* L.) per annum for the production of pure line populations? *Euphytica*, 2016, 209(1):1-7.
- [55]Stetter M G, Leo Z, Adrian S, et al. Crossing methods and cultivation conditions for rapid production of segregating populations in three grain amaranth species. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7(816):1-8.
- [56]孙以美.大豆就地一年四代种植研究总结.安徽农业科学,1982,1(12):61-67.
- [57]Tanaka J, Hayashi T, Iwata H. A practical, rapid generation-advancement system for rice breeding using simplified biotron breeding system. *Breeding Science*, 2016, 66(4):542-551.
- [58]Nagatoshi Y, Fujita Y. Accelerating soybean breeding in a CO₂-supplemented growth chamber. *Plant and Cell Physiology*, 2019, 60(1):77-84.
- [59]Liu H, Zwer P, Wang H, et al. A fast generation cycling system for oat and triticale breeding. *Plant Breeding*, 2016, 135(5):574-579.
- [60]Roumet P, Morin F. Germination of immature soybean seeds to shorten reproductive cycle duration. *Crop Science*, 1997, 37(2):521-525.
- [61]王海波,谢晓亮,孙国忠,等.一年多代的植物快速育种技术:中国,99100489.2. 2004-09-22.
- [62]Wang X, Wang Y, Zhang G, et al. An integrated breeding technology for accelerating generation advancement and trait introgression in cotton. *Plant Breeding*, 2011, 130(5):569-573.
- [63]Rizal G, Karki S, Alcasid M, et al. Shortening the breeding cycle of sorghum, a model crop for research. *Crop Science*, 2014, 54(2):520-529.
- [64]Rahman M, Jiménez M M D. Behind the scenes of microspore-based double haploid development in *Brassica napus*: A review. *Journal of Plant Science & Molecular Breeding*, 2016, 5(1):1-9.
- [65]Germanò M A. Gametic embryogenesis and haploid technology as valuable support to plant breeding. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(5):839-857.
- [66]Yan G, Liu H, Wang H, et al. Accelerated generation of selfed pure line plants for gene identification and crop breeding. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1786.
- [67]Dwivedi S L, Britt A B, Tripathi L, et al. Haploids: Constraints and opportunities in plant breeding. *Biotechnology Advances*, 2015, 33(6):812-829.
- [68]费志宏,贾贞,冷建田,等.不同生态类型大豆品种光周期反应的鉴定.作物杂志,2009(4):46-49.
- [69]Riaz A, Periyannan S, Aitken E, et al. A rapid phenotyping method for adult plant resistance to leaf rust in wheat. *Plant Methods*, 2016, 12(17):1-10.
- [70]Shakoor N, Lee S, Mockler T C. High throughput phenotyping to accelerate crop breeding and monitoring of diseases in the field. *Current Opinion in Plant Biology*, 2017, 38:184.
- [71]Tanger P, Klassen S, Mojica J P, et al. Field-based high throughput phenotyping rapidly identifies genomic regions controlling yield components in rice. *Scientific Reports*, 2017, 7:42839.
- [72]Mayo O, 张发成.自花授粉作物育种中选择方法的比较.北京农业科技,1981,1(4):11-13.
- [73]Crossa J, Pérezrodríguez P, Cuevas J, et al. Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(11):961-975.
- [74]Hickey L T, Dieters M J, Delacy I H, et al. Screening for grain dormancy in segregating generations of dormant × non-dormant crosses in white-grained wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2010, 172:183-195.
- [75]Christopher J, Richard C, Chenu K, et al. Integrating rapid phenotyping and speed breeding to improve stay-green and root adaptation of wheat in changing, water-limited, Australian environments. *Procedia Environmental Sciences*, 2015, 29(2):175-176.
- [76]Wang X, Xu Y, Hu Z, et al. Genomic selection methods for crop improvement: Current status and prospects. *The Crop Journal*, 2018, 6(4):330-340.
- [77]Jarquín D, Kocak K, Posadas L, et al. Genotyping by sequencing for genomic prediction in a soybean breeding population. *BMC Genomics*, 2014, 15(1):740.
- [78]Xu S Z, Zhu D, Zhang Q F. Predicting hybrid performance in rice using genomic best linear unbiased prediction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(34):12456-12461.
- [79]Daetwyler H D, Bansal U K, Bariana H S, et al. Genomic prediction for rust resistance in diverse wheat landraces. *Theoretical & Applied Genetics*, 2014, 127(8):1795-1803.
- [80]Andersen J R, Lübberstedt T. Functional markers in plants. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(11):554-560.
- [81]韩天富,房裕东,孙石,等.一种采用异地夏繁加代加快大豆育种进程的方法:中国,201711365797.5. 2017-12-18.

Research Progress in Speed Breeding of Crops

Fang Yudong, Han Tianfu

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract Shortening the growth cycles of progenies after crossing and accelerating the generation advancement are essential to improve efficiency of crops breeding. We analyzed the major environmental and genetic factors influencing the duration of growth cycle of crops and reviewed the latest progress in speed breeding by using optimum natural environmental conditions or artificial photothermal conditions. Moreover, we evaluated the value of the marker-assisted selection in the progress of speed breeding.

Key words Crops; Generation advancement; Speed breeding; Marker-assisted selection