

大豆雄性不育及杂种优势利用研究进展

曹芳^{1,2}, 李志刚^{1,2*}, 李旭新^{1,2}, 于德彬^{1,2}

(1. 内蒙古民族大学农学院, 内蒙古通辽 028000; 2. 内蒙古科尔沁区农业技术推广中心, 内蒙古通辽 028040)

摘要 大豆是典型的自花授粉农作物, 天然异交结实率不到 1%。大豆雄性不育利用为大豆杂交育种开启了一扇大门, 有效地挖掘了大豆的生产潜力, 为大豆产量的提高提供了有效的途径。大豆雄性不育最早在 20 世纪 20 年代被发现, 现在已挖掘出来的大豆雄性不育材料中, 多数是由细胞核基因控制的, 少数是由细胞质控制的。我国在选育大豆细胞质雄性不育方面是遥遥领先的。综述了大豆雄性不育的分类和利用杂种优势上所取得的进展, 探讨了利用大豆杂种优势中出现的主要问题, 展望了大豆雄性不育在杂种优势利用方面的前景。

关键词 大豆; 雄性不育; 杂种优势; 研究进展

中图分类号 S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)34-0023-03

Research Progress of Soybean Male-sterility and Utilizing Heterosis

CAO Fang^{1,2}, LI Zhi-gang^{1,2*}, LI Xu-xin^{1,2} et al (1. Agricultural College, Inner Mongolia University for the Nationalities, Tongliao, Inner Mongolia 028000; 2. Keerqin District Agriculture Technology and Popularization Center, Tongliao, Inner Mongolia 028040)

Abstract Soybean is a typical self-pollination crop, the rate of natural cross pollination is less than 1%. Soybean male-sterility is used to open a door for soybean cross breeding, the productive potential of soybean is effectively excavated, it provides an effective way to increase the yield of soybean. The very earliest soybean male-sterility was discovered in the 1920s. Among the discovered material, most of the male-sterility is controlled by nuclear genes, the small part is cytoplasmic male-sterility. Under the aspect of selecting and breeding cytoplasmic male-sterility materials, China is in the leading position in the world. This paper summarized the latest progress in the development of male-sterility and hybrid utilization of soybean, it analyzed some main problems in the utilization of soybean heterosis and put forward the prospect of discovered male-sterility in utilizing soybean heterosis in future.

Key words Soybean; Male-sterility; Heterosis; Research progress

大豆起源于我国, 祖先野生大豆 (*Glycine soja* Sied. et Zucc.) 分布在很多地区^[1]。大豆是我国重要的粮油兼用型作物, 并且是饲料和化工原料的重要来源。由于我国大豆总产量严重不足, 特别是国产大豆单产低、成本高, 引发了进口大豆连年猛增^[2]。进口大量的大豆不仅抑制了国内大豆生产, 而且影响了农民的利益和生产。目前大豆的杂种优势利用能较大幅度地提高大豆产量。大豆花器官小, 人工杂交成活率较低, 在育种过程中, 配制亲本杂交组合的数量受人力、物力的限制, 致使亲本的来源有限、遗传基础狭窄^[3]。由于基因造成的大豆雄性不育, 将大豆雄性不育主要分成 2 类: 一类是细胞核造成的雄性不育 (Genic male sterility, GMS), 另一类是细胞质造成的雄性不育 (Cytoplasmic male sterility, CMS)。在已经挖掘的大豆雄性不育材料中, 大部分是由细胞核基因控制的雄性不育, 小部分是由细胞质控制的雄性不育。大豆是严格的自花授粉农作物, 对植物本身而言, 雄性不育是不利于自身生长的变异性状, 对于育种家而言, 却是非常好的育种材料。大豆雄性不育利用为大豆杂交育种开启了一扇大门。大豆杂种优势利用需要满足 2 个条件: 一个是品种间存在很大的杂种优势; 另一个是具备经济有效地生产杂种的方法^[4]。很多研究表明, 大豆杂种 F₁ 产量具有超高亲优势, 一般为 13%~20%^[5]。培育高产、优质、高抗作物最主要的途径是利用杂种优势, 而利用雄性不育系进行杂交

育种是杂种优势最有效、最经济的途径之一。“三系法”是使用细胞质雄性不育的材料生产杂交种的常用方法。“三系”是不育系、保持系和恢复系的简称, 即不育系的材料不能进行自交产生后代; 保持系与不育系杂交之后产生的材料还是不育系材料, 这种材料作为繁殖不育系的父本; 恢复系与不育系杂交产生杂交种, 作为父本生产杂交大豆种, 杂交种是可育的, 恢复了不育系的育性。育种家成功地利用了杂种优势, 比如培育出的杂交豆 1 号、杂交豆 2 号和杂优豆 1 号。笔者对利用过程中存在的稳定性差、结实率低等问题提出了解决方案, 并对以后的大豆育种进行了展望。

1 大豆雄性不育的研究利用

1.1 细胞核雄性不育 在大豆不育系的研究中, 核不育系比细胞质雄性不育研究利用的早, 大豆核不育系分为隐性单基因控制的雄性不育系, 核基因控制的部分雄性不育或不完全不育系、光—温敏感型雄性不育系。

1.1.1 由隐性单基因控制的雄性不育系。 Brim^[6] 最早在大豆中发现了 ms1 材料, 而 ms1 材料是指大豆雄蕊不发育而雌蕊是有育性的核不育系, 接着进行大量研究, 找到了不少与 ms1 材料是基因不等位的核不育系列的材料^[7-8]。Perez-Sackett 等^[9]发现, ms8ms8 材料能够作为母本, 生产杂交种。Wiebbecke 等^[10]研究发现, ms9 不育系材料能够结较多的自交荚, 而且 ms9 不育系材料比较特殊, ms9 不育系的育性稳定性较差, 在某些特定的环境下, ms9 不育系材料结的自交荚很少。更多研究表明, 白天气温高, 促进了不育性的表达。进行夜间温度调节试验发现, 夜间气温对大豆的不育性基本没有影响。现在育种家进行育种轮回选择, 广泛地应用 ms0~ms9 核不育系列的材料。

基金项目 国家自然科学基金项目 (31260310); 公益性行业 (农业) 专项 (201503001)。

作者简介 曹芳 (1990-), 女, 江苏徐州人, 在读硕士, 研究方向: 大豆雄性不育。* 通讯作者, 教授, 博士后, 从事作物遗传育种研究。

收稿日期 2016-09-28

1.1.2 核基因引起的部分雄性不育。还有一类不育系,其不育性是由核基因控制发生的,称为不完全不育或者部分雄性不育,在光周期和温度发生变化时,育性也会随之发生变化,即育性很不稳定,如 p2、msp、Arkansas 突变体等^[11]。Fehr 等^[12]进行了很多大豆雄性不育方面的研究,在不同发育阶段进行了外界环境影响雄性不育的研究,影响植株的自交结荚是因为生殖生长阶段(R1~R8)的环境温度对雄性不育的表达有抑制作用。Caviness 等^[13]发现开花结荚期的温度对雄性不育系的不育度有影响。Stelly 等^[14]在生长箱和田间同时研究观测了 msp 突变体的雄性不育性,研究表明高温促进雄性不育的表达,当夜间温度较高时,降低了不育植株上的自交结荚。Carlson 等^[15]发现,大豆 mspmsp 植株的不育性随着夜间温度呈正向反应,即夜间温度下降,不育性也降低,而可育性呈负向反应,会随着夜间温度的下降而增加。

1.1.3 由光—温控制的雄性不育系。光—温控制的雄性不育系是由温敏型和光敏型组成的。温敏型育性主要是由温度决定的,而光周期作用很小或者是不起作用。光敏型育性主要是由光周期决定的,光敏型是指处于一定的光敏温度范围,如果超过这个光敏温度范围,大豆的育性是由温度控制而失去光敏性。卫保国等^[16-18]发现了处于 14.5~15.2 h/d 的长日照下,植株雄性是可育的;处于 13.5~14.0 h/d 短日照下,光温敏型不育系 88-428BY-827 植株雄性是不可育的。进行短光周期处理出苗后 20 d 的 3.5 叶龄的植株,其植株雄性不育表达出来,温度处于 23~30℃ 范围时,促进雄性不育向高度不育转换。

1.2 细胞质雄性不育 虽然大豆细胞质雄性不育系的发现和研究利用比细胞核雄性不育晚,但发展很快。Owen^[19]于 1928 年发现并报道了第 1 个大豆不育系,后来进行研究发现是由染色体联会不正常引起的雌性和雄性均不育,基因符号为 *St1*。孙寰等^[20-22]将栽培大豆与野生大豆进行了远缘杂交,育成了国内第 1 个质核互作雄性不育系,即细胞质不育系 OA 和它的同型保持系 OB,其中不育的细胞质来源于栽培大豆 167,而核不育基因来源于野生大豆 035;再与栽培大豆进行测交,在 1995 年培育出栽培大豆不育系 YA 和保持系 YB,并且找到了恢复系,实现了三系配套,该不育细胞质被称为 RN 胞质。

随后,大豆 CMS 三系配套及相关工作在我国得到了迅速发展。赵丽梅等育成了细胞质雄性不育系 JLCMS9A、JLCMS47A、JLCMS8A 和 ZA,同时确定 ZD8319、167 和 XXT 含有不育细胞质^[23-26]。许占友等^[27]以栽培大豆 ZD8319 为母本,选育出质核互作不育系阜 CMS1A、阜 CMS2A 和阜 CMS3A。张磊等先后用栽培大豆中油 89B 作为母本,分别与 W203、W206、W207、W210、W212 等 5 个品种杂交后,获得 M 型细胞质雄性不育系 W948A、W945A、W936A、W933A、W931A^[28-30]。大豆雄性不育三系配套实现后,寻找批量生产大豆杂交种的经济有效的方法成为科学工作者的又一研究方向^[31]。赵丽梅等^[32]通过多年的探索和研究,建立了“昆虫—环境—作物三位一体综合调控”的高效制种技术体系,认为制种环境、昆虫和三

系的基因型是影响不育系结实的主要因素。张连发等^[33]则建立了杂交大豆的“四级种子生产程序”,对各级种子的纯度、发芽率、制种隔离区设置等提出了严格的要求。李杰坤等^[34-35]在大豆恢复系筛选及杂种优势利用研究中发现了包括 HS05009、HS05060、HS06027 和 HS06058 在内的多个杂交组合具有潜在应用价值。利用强优势组合现在已经育成了多个杂交大豆品种。

我国在大豆杂种优势利用研究上一直处于国际领先地位,不但育成了世界上第 1 个大豆细胞质雄性不育系,而且也育成并审定了世界上第 1 批大豆杂交种^[24,36]。吉林省农业科学院育成的杂交豆 1 号、2 号、3 号已经在生产上推广种植,推广面积累计达 800 hm²,比当地主推品种增产 16.6%~29.9%^[32]。

2 存在的主要问题

2.1 雄性不育系稳定性差 在使用杂交大豆过程中尤其要注意杂交种 F₁ 的育性是否稳定,很多的杂交组合 F₁ 有 50% 可育的花粉,50% 不可育花粉,在某些情况下,可育花粉数量降低,造成 F₁ 杂交种空荚。经过多年研究,发现有些组合的育性不稳定,有些组合育性稳定^[37]。

2.2 雄性不育系的异交结实率低 不育系的异交结实率低,制种产量低,制种成本高,所以不能大量繁殖和生产杂交种。虽然 ms 不育系已用于轮回选择的群体合成及育种计划,但很难用于杂交种生产。

2.3 育种单位间缺乏有效的种质交流 国内育种单位之间缺乏必要和有效的种质交流,各个单位主要以自己的不育系为研究材料,导致研究材料单一、内容受限,这在一定程度上影响了对大豆质核互作雄性不育机理的研究进程,对其机理的研究远落后于水稻、玉米等作物,极大地影响了大豆杂种优势育种潜力的发挥。

2.4 制种技术落后,纯度不高 核基因控制的核不育系,在理论上难以找到完全的保持系,在实践中也没有找到保持系,这种不育性不稳定,在大豆杂交制种时,在大田容易出可育株和不育株混淆,不容易鉴别可育株和不育株,杂交种纯度低等问题,严重制约了大豆核不育的应用,同时也影响了大豆杂种优势的广泛应用。

2.5 利用光温敏型雄性不育增加大豆杂交成本 现在利用光温敏型雄性不育系进行两系杂交大豆的选育已经取得很大成果,但是由于该不育系对光(温)反应特性,通过自然光温条件控制,受环境因素的影响太大,较难控制。如果采取人工减光或增光措施,或者是利用南北不同光温条件进行繁殖制种,又会加大制种成本,使得光温敏型不育系的利用较难广泛地推广利用^[38]。

3 建议与展望

张磊等^[39]认为,商业化生产杂交种,配合雄性不育的技术,利用风媒进行传粉,比较节省资源。尽管大豆已经使用虫媒传粉,但是成本较高,不适宜大面积推广,只有成本低,才能有推广应用的价值^[37]。对于隐形核不育 ms 系列,可以通过花期的育性鉴定拔除可育株以获得较纯的不育系,再用

于不同材料间配合力的研究。我国的大豆育种家应充分利用资源优势,发掘现有的核不育材料在种胚世代及生育前期肉眼可见的连锁标记,或发现新的有外观标记性状的核不育材料^[40]。研究利用基因工程创造雄性不育系,将不育基因和抗除草剂基因串联在一起,这样对获得的转基因植株施用除草剂,就可以选择性地杀死对除草剂敏感的可育株,只保留不育株。对于配子体育性的稳定性,要选择组合稳定的F₁。育种单位应加强合作,建议在申请专利和保护知识产权的框架下,开展全国性的相关材料交换和技术交流,争取尽快实现大豆杂种优势在我国农业生产中的应用^[40]。

国外对大豆优势利用研究虽然起步早,但是没有显著的成果。我国虽然起步晚,但是发展很快,已经形成了群体优势,尤其在细胞质雄性不育性恢复基因定位方面已经取得了较好的研究成果,今后通过大豆基因组序列数据,研究和克隆大豆功能基因,将为彻底解决雄性不育的形成机理奠定基础^[31]。雄性不育既可用于提高植物品质,又能提供优良种源,为人类带来物质效益,节省大量人工去雄环节^[41]。随着育种家进行更深入的研究,大豆田间制种技术的进步,人们将最终解决杂种生产成本低、制种产量低等难题,在农业生产中体现出杂交大豆种的优势。

参考文献

- [1] 王瑞霞,马峥,张学敏,等.大豆种植技术问答[M].北京:化学工业出版社,2014.
- [2] 王志新,郭泰,赵丽梅,等.大豆杂种异地鉴定及选育方法初探[J].中国农学通报,2013,29(36):114-118.
- [3] 邓莹莹,赵双进,闫龙,等.定向选择对大豆msl轮回群体遗传基础的影响[J].大豆科学,2015,34(4):548-554.
- [4] 白羊年,陈健,喻德跃,等.大豆雄性不育系和大豆资源有关开花授粉性状的研究[J].大豆科学,2002,21(1):18-24.
- [5] 盖钧镒,胡蕴珠,马育华.中美大豆品种间F₁和F₃杂种优势与配合力分析[J].大豆科学,1984,3(3):183-191.
- [6] BRIM C A, YOUNG M F. Inheritance of male-sterile character in soybean [J]. Crop science, 2010, 29(4): 707-711.
- [7] PALMER R G, PEEIFFER T W, BUSS G R, et al. Qualitative genetics in soybeans: Improvement, production, and uses [M]//SHIBLE R M, HARPER J E, WILSON R F, et al. Madison Wisconsin (WI), USA: ASA, CSSA, and SSSA, 2004: 171-173.
- [8] FRASCH R M, WEIGAND C, PEREZ P T, et al. Molecular mapping of 2 environmentally sensitive male-sterile mutants in soybean [J]. Journey Heredity, 2010, 102(1): 11-16.
- [9] PEREZ-SACKETT P T, PALMER R G. Effect of day and night temperature on the expression of male sterility of nuclear male-sterile (ms8ms8) soybean [J]. Euphytica, 2012, 186(3): 847-853.
- [10] WIEBECKE C E, GRAHAM M A, CIANZIO S R, et al. Day temperature influences the male-sterile locus ms9 in soybean [J]. Crop science, 2012, 52(4): 1503-1510.
- [11] 张井勇,赵丽梅,孙寰,等.大豆不育系育性稳定性研究概况[J].大豆科学,2015,34(4):712-716.
- [12] FEHR W R, CAVINESS C E. Stages of soybean development, special report 80, cooperative extension service [M]. Ames, IA: Iowa State Univ., 1977.
- [13] CAVINESS C E, FAGALA B L. Influence of temperature on a partially

- male-sterile soybean strain [J]. Crop science, 1973, 13: 503-504.
- [14] STELLY D M, PALMER R G. A partially male-sterile mutant line of soybeans, *Glycine max* (L.) Merr.; Characterization of the msp phenotype variation [J]. Euphytica, 1980, 29(3): 539-546.
- [15] CARLSON D R, WILLIAMS C B. Effect of temperature on the expression of male sterility in partially male-sterile soybean [J]. Crop science, 1985, 25(4): 646-648.
- [16] 卫保国.大豆光温敏感型雄性不育系发现初报[J].作物品种资源, 1991(3): 12.
- [17] 卫保国,孙贵臣.大豆光敏雄性不育系的发现鉴定[M].北京:中国农业科学技术出版社, 1995: 185-189.
- [18] 卫保国,王兴玲,畅建武,等.光(温)敏雄性不育大豆(88-428BY)开花期光敏特性初探[J].山西农业大学学报, 1996, 16(S1): 69-71.
- [19] OWEN F A. A sterile character in soybean [J]. Plant physiology, 1928(3): 223-226.
- [20] SUN H, ZHAO L M, HUANG M. Studies on cytoplasmic-nuclear male sterile soybean [J]. Chinese science bulletin, 1994, 39(2): 175-176.
- [21] SUN H, ZHAO L M, HUANG M. A cytoplasmic-nuclear male sterile soybean line from interspecific crosses between G max and G soja [C]. Thailand, Bangkok: World Soybean Research Conference V Proceedings, Kasetsart University Press, 1997: 99-102.
- [22] 孙寰,赵丽梅,王曙明,等.大豆杂种优势利用研究进展[J].中国油料作物学报, 2003, 25(1): 92-96.
- [23] 赵丽梅,孙寰,黄梅.大豆细胞质雄性不育系ZA的选育和初步研究[J].大豆科学, 1998, 17(3): 268-270.
- [24] 赵丽梅,孙寰,王曙明,等.大豆杂种杂交豆1号选育报告[J].中国油料作物学报, 2004, 26(3): 15-17.
- [25] 彭宝,赵丽梅,王曙明,等.杂交豆2号选育及高产制种技术研究[J].吉林农业科学, 2008, 33(2): 3-4, 7.
- [26] 彭宝,赵丽梅,张伟龙,等.大豆杂种杂交豆3号选育报告[J].吉林农业科学, 2010, 35(6): 4-5.
- [27] 许占友,李磊,邱丽娟,等.大豆三系的选育及恢复基因的SSR初步定位研究[J].中国农业科学, 1999, 32(2): 32-38.
- [28] 张磊,戴珏和.大豆质核互作不育系W931A的选育研究[J].中国农业科学, 1997(6): 90-91.
- [29] 张磊,戴珏和,黄志平,等.大豆质核互作M型雄性不育系的选育及其育性表现[J].中国农业科学, 1999, 32(4): 32-38.
- [30] 张磊,戴珏和,张丽亚.大豆质核互作雄性不育系W₉₄₅A、W₉₄₈A的选育[J].大豆科学, 1999, 18(4): 327-330.
- [31] 董德坤,高莎,刘乐承,等.大豆质核互作雄性不育研究进展[J].中国农学通报, 2012, 28(15): 5-9.
- [32] 赵丽梅,彭宝,张伟龙,等.杂交大豆制种技术体系的建立[J].大豆科学, 2010, 29(4): 707-711.
- [33] 张连发,张伟龙,李洪来,等.杂交大豆种子繁育程序的探讨[J].吉林农业科学, 2011, 36(2): 4-6.
- [34] 李杰坤,张磊,黄志平,等.利用M型质核互作不育系配制高产组合的研究[J].大豆科学, 2002, 21(4): 241-244.
- [35] 李杰坤,张磊,孙文琴,等.大豆不育系的恢复系筛选及其杂种优势利用研究[J].大豆科学, 2010, 29(4): 598-600.
- [36] 张磊,戴珏和,黄志平,等.杂交大豆杂优豆1号选育[J].大豆通报, 2007(2): 14-16.
- [37] 谢甫锦.大豆雄性不育及杂种优势利用研究进展[J].沈阳农业大学学报, 2008, 39(2): 131-136.
- [38] 李志华,景小兰,穆婷婷.谷子雄性不育利用及存在问题[J].中国种业, 2016(6): 11-13.
- [39] 张磊,黄志平,李杰坤,等.M型杂交大豆蛋白质和油分含量的初步分析[J].中国油料作物学报, 2004, 26(1): 17-21.
- [40] 白羊年,盖钧镒.大豆三系选育及杂交制种中存在的问题及对策[J].作物杂志, 2002(1): 4-6.
- [41] 范彦君,王瑜,刘齐元,等.植物细胞质雄性不育研究进展[J].中国农学通报, 2016, 32(18): 70-75.