

大豆异交率性状研究概述

闫昊^{1,2,3}, 张井勇¹, 彭宝¹, 王鹏年¹, 丁孝羊¹, 冯献忠^{2*}, 赵丽梅^{1*} (1. 吉林省农业科学院大豆研究所/大豆国家工程研究中心, 吉林长春 130033; 2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林长春 130102; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 异交率是植物不同个体间发生杂交的概率。大豆是一种典型的自花授粉作物, 天然异交率低。在杂交大豆育种实践中, 要实现制种产量高、成本低的目标, 最关键的技术要求是异交性能优良。从异交率研究进展、影响异交率的因素、研究异交率的方法三个方面进行综述, 并对其研究进行展望。

关键词 大豆; 异交率; 研究进展

中图分类号 S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)36-0014-03

Overview of Outcrossing Rate Traits in Soybeans

YAN Hao^{1,2,3}, ZHANG Jing-yong¹, PENG Bao¹, FENG Xian-zhong^{2*}, ZHAO Li-mei^{1*} et al (1. Soybean Research Institute of Jilin Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Research Center of Soybean, Changchun, Jilin 130033; 2. Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun, Jilin 130102; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

Abstract Outcrossing rate is a probability occurrence of hybridization between different individual plants. Soybean is a kind of typical self-pollinating crops and its natural outcrossing rate is low. To achieve high seed production yield and low cost in hybrid soybean breeding practice, outcrossing is the most key technical requirements for high performance. Research progress of outcrossing rate, influencing factors on outcrossing rate and research methods on outcrossing rate were reviewed and its research was prospected.

Key words Soybean; Outcrossing rate; Research progress

作物杂种优势利用育种实践中, 不育系亲本应具有稳定不育性能, 可恢复能力强, 配合力高, 异交结实能力强且异交结实率高。在不育系繁种田(不育系×保持系)和杂交制种田(不育系×恢复系)中要取得较高的制种产量和更好的经济效益, 须考虑母父本行比、花期调节、株高和株型配置、人工辅助授粉等诸多因素的影响, 且没有优良异交性能的不育系、保持系和恢复系作为保障, 要选育具有广阔生产应用前景的杂交种和大幅提高杂交种繁制产量都是不现实的。

一般而言, 天然异交率 5% 以下的植物为自花授粉植物, 5% ~ 20% 为常异花授粉植物, 20% 以上为异花授粉植物^[1]。大豆是一种典型的自花授粉作物, 由于其花器小, 花多, 花粉黏重, 花朵开放时翼瓣和龙骨瓣紧紧包住雄蕊和柱头, 花药和柱头不外露, 异花间传粉不易进行, 且易落花落荚等, 因而天然异交率很低(0.03% ~ 3.62%)^[2-4]。该研究概述了异交率研究进展、影响异交率的因素、研究异交率的方法, 以期在杂交大豆育种实践中实现制种产量高、成本低的目标。

1 异交率研究进展

异交率(Outcrossing rate)是植物不同个体间发生杂交的概率。目前国内外对于异交率的研究多集中在水稻和玉米中, 这与以上 2 种作物三系配套, 且杂交种大量应用于大田生产及制种技术有很大关系, 而对于大豆异交率的研究比较少。孙志强等^[5]于 1992 年对大豆天然异交率进行了测定, 应用控制大豆绿子叶的 2 个重叠隐性基因(d_1d_2)为标志表

型基因, 得到通交 83-932、长农 4 号、吉林 21 号、吉林 20 号、公交 8324-19 的异交率分别为 0.66%、0.50%、0.38%、0.46%、0.41% 的结论。Tyson 等^[6]研究了果园中转基因苹果同非转基因苹果的天然异交率, 其设定的模型是忽略风媒和其他影响因素, 假定蜜蜂为唯一传粉载体, 只以开花性状及给体和受体距离作为影响因子。鉴定异交率是通过转基因种子中是否含有 *GUS* 基因来判定种子是否为异交所得。异交率在距离异交花粉源(含有 *GUS* 基因的转基因苹果植株)20 m 内数值为 4% ~ 40%, 超过异交花粉源 180 m 后趋近于零。

Kawashima 等^[7]于 2006—2008 年探讨了玉米的天然异交率同环境因素的影响, 主要研究了年际间不同开花时期和散粉高峰期 2 个性状与天然异交率的关系, 通过种脐颜色(白色或者黄色)判定是否为异交种子, 结果显示年际间空气中花粉数量以及花粉散播的方式均不一样; 年际间平均异交率总是变化的; 异交率与每年的气候条件紧密相关, 且随父母本距离的增加, 异交率减小。

Ivanovska 等^[8]对玉米田间天然异交率的计算进行了模型化分析, 忽略授粉昆虫等因素的影响, 主要以风媒、角度以及给受体之间距离为变量, 总结了计算不同年际间玉米品种风媒授粉异交率的公式。

2 影响异交率的因素

Arroyo 等^[9]、Erickson 等^[10]、Chiang 等^[11]和 Bock 等^[12]推测大豆在进化历史上是从异交作物转变为高度自交作物的。Fujita 等^[13]估测野生豆的异交率可达 13% 左右。Weber 等^[4]认为蜜蜂、蓟马等昆虫或者风均是造成异交的因子, 种子经不同剂量 X 射线处理后, 得到异交率增加了 4 ~ 6 倍的突变株, 而对照的异交率为 1%。根据目前研究进展, 总结影响大豆天然异交率的因素主要有以下方面。

基金项目 国家自然科学基金青年基金项目(31301399); 吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2017TD002)。

作者简介 闫昊(1980—), 男, 吉林四平人, 副研究员, 在读博士, 从事杂交大豆优质高产育种研究。* 通讯作者, 冯献忠, 研究员, 博士, 从事大豆分子育种研究; 赵丽梅, 研究员, 博士, 从事杂交大豆三系选育研究。

收稿日期 2017-11-10

2.1 传粉途径 目前认为大豆天然异交率的实现主要有 2 种途径:风媒传粉和虫媒传粉。从风媒传粉的角度,大豆柱头外露程度,花粉飘散性以及花粉数量等性状都会影响大豆的异交结实率。白羊年等^[14]提出从利用雄性不育系生产杂种种籽已经成功的作物如水稻、玉米、油菜等来看,均主要利用风媒传粉,节省支出,经济有效。就大豆目前用种量大、经济效益不高的状况来看,久远之计还得利用风媒传粉的途径,或者以风媒为主,辅以自然昆虫传粉。但是赵丽梅等^[15]在田间做了花粉截获量试验,研究风力传粉的可能性,结果表明落到柱头上的花粉概率微乎其微。于伟等^[16]在田间利用吹风机开展传粉试验,结果表明风不能为大豆传粉。

从虫媒传粉的角度,花部结构对访花者的访问频率具有重要意义。Robacker 等^[17]研究表明,具有较多的花、每朵花较多的蜜腺、颜色更鲜艳、花更大、花开放更完全的植株更能吸引传粉者。国内卫保国等^[18]证实花藟马(*Frankliniella intonsa* Trybom)是传播大豆花粉的有益昆虫。赵丽梅等^[19]认为蜜蜂和苜蓿切叶蜂是大豆传粉的有效昆虫。丁德荣等^[20]认为南方地区自然开放条件下大豆传粉媒介主要为花藟马。Rust 等^[21]在美国 3 个地区所做调查发现,除蜜蜂外,还有 29 个种的蜂类活动于豆田。李建平等^[22]调查了吉林省中部地区豆田的昆虫群体,认为有 24 种蜂可为大豆传粉,其中切叶蜂 6 个种,熊蜂 3 个种,地蜂 5 个种,蜜蜂 3 个种,条蜂 1 个种,隧蜂 1 个种。张瑞军^[23]通过数码监控大豆花资料表明,昆虫传粉高峰期在花开当天的 11:00—13:30,高异交率的品种吸引传粉昆虫平均次数为 15.66 次/(朵·h),而相对低异交率的品种为 3.25 次/(朵·h)。

2.2 花部结构生物学特性 开花期长短,开花期长可以令授粉昆虫工作时间更长,增加异花授粉频率,但开花期长也会使给体和受体的花期相遇困难。开花期高峰,它对不同的授粉昆虫会有不同的影响。给体和受体花期拟合度,给体和受体花期拟合度越高,昆虫异花授粉概率越大。张瑞军^[23]认为花器形状、散粉性、柱头和花粉活力以及花泌蜜量、花蜜糖浓度也具有重要的作用,高泌蜜量且花蜜糖浓度大,将提高异交率。

2.3 受体与给体之间的相对距离及隔离条件 Boerma 等^[24]、Nelson 等^[25]认为花粉受体与给体之间的相对距离及隔离条件也是影响异交率的一个重要因素。一般来说,给体与受体相距越远,给体的花粉传播到受体的概率就越小。Caviness 等^[26]用不育系进行的研究表明,当行间距离大于 4.6 m 时,异交很少发生。Boerma 等^[24]研究表明,在 2.75 ~ 13.75 m 的行内距离和 2 ~ 9 m 的行间距离范围内,异交率随距离的增大而减小;当行间距离超过 7 m 或行内距离超过 18 m 时,基本可以排除天然异交。Nelson 等^[25]所做类似试验表明,在小区周围种植 10 m 保护行,几乎可以完全避免外来花粉污染。卫保国等^[18]利用同心圆法观察藟马传粉,传粉距离最远可达 25 m。但是,由于大豆的花粉传播是以昆虫为媒介,在一定距离范围内(10 ~ 80 cm),距离不会影响昆虫活动,对大豆天然异交率无明显影响。

2.4 环境因素 试验地点和当地气候是影响异交率的关键因素,试验地点是否有足够的传粉昆虫源是影响大豆天然异交率的基础,也是大豆杂交种制种的关键。孙寰等^[19]自 1998 年即在东北三省选择适宜大豆杂交种制种且有丰富传粉昆虫源的试验地。当地气候也是影响异交率的因素,在大豆开花授粉期间,如出现极端天气将使异交率显著降低。对 34 个 *ms6* 基因型核雄性不育系在虫媒条件(切叶蜂)下进行连续 3 年结实率的调查,其正交检验的结果为年际间的变化对结实率的影响达到极显著。

2.5 基因型差异 在异交过程中,自花授粉受阻和外源花粉的有效传播这 2 个因素是相对独立,又有着不可分割的联系。基因型的差异可以同时 2 个因素或 1 个因素有影响。Caviness 等^[26]、Brim 等^[27]认为部分或完全不育受体本身的自体受精无法实现,会明显地提高异交率。对于育性正常的大豆基因型,受体与给体的开花习性及其在时间和空间上的协调性,花器形态和结构上的差异,可能是导致基因型间天然异交率不同和受体与给体间产生互作的内在原因。赵丽梅等^[15]报道不育系间异交率差异非常明显,低者不足 10%,高者达 60% ~ 70%,相差 5 ~ 6 倍,甚至更高。

3 研究异交率的方法

已有研究应用差异明显的性状如种脐颜色、花色、子叶颜色等基因作为标记测定异交率^[2,4-5]。理论上,异交指接受来自别的花朵花粉导致的受精结实,这些花粉包括那些来自在标记基因位点上带有与受体相同等位基因的基因型的花粉,甚至来自受体基因型的其他植株或同一植株其他花朵的花粉。因此,用任何标记性状来估计大豆的天然异交率都将低于实际天然异交率。研究植物异交率主要有 2 种方法:间接法和直接法。

间接法又叫居群结构方法(Population structure approach, PSA),是通过居群的自交系数(Inbreeding coefficient, *Fis*)估计异交率的方法。根据居群自交系数(*Fis*)和异交率的关联关系^[28],异交率 *t* 可以用公式 $t = (1 - Fis) / (1 + Fis)$ 进行估算。间接法基于 Hardy-Weinberg 平衡假设,在非完全随机交配的居群中,杂合子的比例会随世代而减少,居群的自交率越高,居群中杂合子缺失程度越严重,因此可以通过居群中杂合子缺失的程度来估计居群自交的程度。假设所指的居群是二倍体无限居群(Infinite population),居群中异交随机发生且已经达到平衡,并且没有选择和自交衰退现象。间接法估计获得的异交率结果可以理解为对居群多世代的综合估计。间接法主要有 2 个缺点:①杂合子缺失现象即使没有发生自交也同样存在;②分子标记有零等位基因的技术缺陷。这些缺点导致间接法的假设基础不能普遍适用或异交率结果被过低估计。间接法由于以居群为单位进行异交率估计,所得到的结果代表居群异交率,无法了解群内各家系的异交率和变异情况。

直接法又叫后代检测方法(Progeny-array approach, PAA),是检测特定母株后代中杂交后代的比例以估计母株异交率的方法。例如,当检测的来自相同母株的 10 个后代

中出现2个杂交后代时,该母株的异交率即为20%。当检测居群中多个母株时,通过母株间的简单平均和异交率模型的估计可以获得居群异交率。检测杂交后代的工具包括表型指标、同工酶标记以及不同类型的分子标记。直接法估计植物异交率常用的模型是混合交配模型(Mixed mating model),该模型最早由Fyfe等^[29]提出。Ritland^[30]指出花粉散布不可能是完全随机的,接受邻近个体花粉的可能性往往较大。一般邻近个体的亲缘关系较近(因为存在遗传结构),因此有些异交可能发生在亲缘关系较近的个体之间,甚至可能发生在相同家系的不同子代个体间,由于这些个体之间的遗传基础十分相似,它们之间的杂交结果与自交结果相似,即杂交后代在大部分位点上出现纯合基因型。其进一步通过多个位点估计的异交率和单个位点估计的异交率比较分析了真实异交(发生在不同个体间的异交)和近亲异交(发生在近缘个体间的异交)的相对程度,完善了混合交配模型对植物异交率的研究方法。他开发的MLTR(Multilocus Mating System Program, MLTR ver. 3.0)软件可用于推测母本基因型,分析总异交率、真实异交率、近亲异交率以及其他相关系数,是目前异交率研究的主要分析工具。

4 展望

深入研究大豆异交率的遗传和分子机制,有助于从理论上进一步阐明杂交大豆应用的关键问题及解决方法,并从杂种优势利用这一角度推进大豆单产的显著提高。异交率基因的分子定位可以指导高异交率三系的选育,缩短育种年限对于解决杂交大豆规模化应用,稳定我国大豆基本供给、持续发展具有重要的实践意义。

参考文献

- [1] 浙江大学. 遗传学[M]. 2版. 北京: 农业出版社, 1986: 101-102.
- [2] BEARD B H, KNOWLES P F. Frequency of crossing-pollination of soybeans after seed irradiation [J]. Crop science, 1971, 11(4): 489-492.
- [3] JARNE P, DAVID P. Quantifying inbreeding in natural populations of hermaphroditic organisms [J]. Heredity, 2008, 100(4): 431-439.
- [4] WEBER C R, HANSON W D. Natural hybridization with and without ionizing radiation in soybeans [J]. Crop science, 1961, 1: 386-392.
- [5] 孙志强, 田佩占, 王继安, 等. 大豆天然异交率的测定[J]. 中国油料, 1992(3): 13-16.
- [6] TYSON R C. A mechanistic model to predict transgenic seed contamination in bee-pollinated crops validated in an apple orchard [J]. Ecological modelling, 2011, 222: 2084-2092.
- [7] KAWASHIMA S, NOZAKI H, HAMAZAKI T, et al. Environmental effects on long-range outcrossing rates in maize [J]. Agriculture, ecosystems and

- environment, 2011, 142(3/4): 410-418.
- [8] IVANOVSKA A, TODOROVSKI L, DEBELJAK M, et al. Modelling the outcrossing between genetically modified and conventional maize with equation discovery [J]. Ecological modelling, 2009, 220(8): 1063-1072.
- [9] ARROYO M T K. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae [D]//POLHILL R M, RAVEN P H. Advances in Legume Systematics. London: Royal Botanic Gardens, 1981: 723-769.
- [10] ERICKSON E H. Soybean floral ecology and insect pollination [J]. Soybean genet newsletter, 1984, 11: 152-162.
- [11] CHIANG Y C, KIANG Y T. Geometric position of genotypes, honeybee foraging patterns and outcrossing in soybean [J]. Bot Bull Sin (Taipei), 1987, 28: 1-11.
- [12] BOCK J H, LINHART Y B. The evolutionary ecology of plants [M]. Westview press, 1989: 469-489.
- [13] FUJITA R, OHARA M, OKAZAKI K, et al. The extent of natural cross-pollination in wild soybean (*Glycine soja*) [J]. J Hered, 1997, 88: 124-128.
- [14] 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比较研究[J]. 大豆科学, 2002, 21(1): 18-24.
- [15] 赵丽梅, 孙寰, 王曙明, 等. 自然条件下大豆花粉的田间漂移[J]. 大豆科学, 2006, 25(1): 84-86.
- [16] 于伟, 李磊, 李智, 等. 大豆质核互作不育系杂交种制种技术研究: I. 不育系繁种技术研究[J]. 中国油料作物学报, 2001, 23(2): 11-13.
- [17] ROBACKER D C, ERICKSON E H. A bioassay for comparing attractiveness of plants to honeybees [J]. J Apic Res, 1984, 23: 199-203.
- [18] 卫保国, 畅建武, 孙贵臣, 等. 大豆田间昆虫传播花粉研究[J]. 中国学术期刊文摘(科技快报), 1997, 3(8): 1020-1021.
- [19] 赵丽梅, 孙寰, 马春森, 等. 大豆昆虫传粉研究初探[J]. 大豆科学, 1999, 18(1): 73-76.
- [20] 丁德荣, 盖钧镒. 南方地区大豆雄性不育材料的传粉昆虫媒介及其传粉异交结实程度[J]. 大豆科学, 2000, 19(1): 74-79.
- [21] RUST R W, MASON C E, ERICKSON E H. Wild bee on soybeans, *Glycine max* [J]. Environmental entomology, 1980, 9(2): 230-232.
- [22] 李建平, 李茂海, 杨桂华, 等. 大豆不育系传粉昆虫及传粉技术研究[J]. 吉林农业科学, 2002, 27(S1): 4-6.
- [23] 张瑞军. 杂交大豆制种父本高异交率性状的研究[D]. 太原: 山西大学, 2010.
- [24] BOERMA H R, MORADSHAHI A. Pollen movement within and between rows to male-sterile soybeans [J]. Crop science, 1979, 15: 858-861.
- [25] NELSON R L, BERNARD R L. Pollen movement to male sterile soybean in southern Illinois [J]. Soybean genetics newsletter, 1979, 6: 100-103.
- [26] CAVINESS C E, WALTERS H J, JOHNSON D L. A partially male sterile strain of soybeans [J]. Crop science, 1970, 10: 107-108.
- [27] BRIM C A, YOUNG M F. Inheritance of a male-sterile character in soybeans [J]. Crop science, 1971, 11(4): 564-566.
- [28] LI C C. Population Genetics [M]. Chicago, USA: University of Chicago Press, 1955.
- [29] FYFE J L, BAILEY N T J. Plant breeding studies in leguminous forage crops: I. Natural cross-breeding in winter beans [J]. Journal of agricultural science, 1951, 41(4): 371-378.
- [30] RITLAND K. Extensions of models for the estimation of mating systems using independent loci [J]. Heredity, 2002, 88(4): 221-228.

科技论文写作规范——数字

公历世纪、年代、年、月、日、时刻和各种计数和计量,均用阿拉伯数字。年份不能简写,如1990年不能写成90年,文中避免出现“去年”“今年”等写法。小于1的小数点前的零不能省略,如0.2456不能写成.2456。小数点前或后超过4位数(含4位数),从小数点向左右每3位空半格,不用“,”隔开。如18 072. 235 71。尾数多的数字(5位以上)和小数点后位数多的小数,宜采用 $\times 10^n$ (n 为正负整数)的写法。数字应正确地写出有效数字,任何一个数字,只允许最后一位存在误差。