



大豆不育系花器官发育特征与结实率的相关性研究

孙贺祥, 李志刚, 张卫国, 刘 鹏, 张冬梅, 迟晓雪

(内蒙古民族大学 农学院, 内蒙古 通辽 028000)

摘要: 为探寻影响不育系异交结实率的因素, 以异交结实率为高、中、低的 3 个不育系与其对应恢复系为试材, 研究不育系的花瓣大小、柱头表面积、泌蜜量和龙骨瓣开张度等性状与异交结实率的关系。相关分析和通径分析表明: 异交结实率与泌蜜量(0.994 8)、龙骨瓣开张度(0.955 8)和花瓣大小(0.324 5)呈正相关, 与柱头表面积(-0.761 7)呈负相关, 其中泌蜜量(0.276 2)与龙骨瓣开张度(1.106 2)对单株荚数有直接积极影响。综上, 在育种过程中应以较高的光能转换率为基础, 选择花朵较大, 蜜量较高, 龙骨瓣开张度较大, 柱头表面积较小的不育系作为母本, 可有效提高结实率, 增加 F_1 产量。

关键词: 大豆不育系; 传粉相关性状; 异交结实率

Correlation Between Floral Organ Development Characteristics and Seed Setting Rate of Soybean Sterile Line

SUN He-xiang, LI Zhi-gang, ZHANG Wei-guo, LIU Peng, ZHANG Dong-mei, CHI Xiao-xue

(Agricultural college of Inner Mongolia University for Nationalities, Tongliao 028000, China)

Abstract: In order to find out the factors that affect the seed setting rate of male sterile lines, three male sterile lines with high, middle and low outcrossing rate and the corresponding restorer lines were used as the test materials. The relationship between petal size, stigma surface area, nectar secretion, keel flap opening of the sterile lines and outcrossing rate were studied. Correlation analysis and path analysis showed that there was a positive correlation between outcrossing rate and nectar secretion (0.994 8), opening degree of dragon bone flap (0.955 8) and petal size (0.324 5), but a negative correlation with stigma surface area (-0.761 7). Among them, the amount of secreting honey (0.276 2) and the opening degree of dragon bone flap (1.106 2) had direct and positive effects on pods per plant. In conclusion, the male sterile lines with larger flowers, higher honey content, larger opening degree of dragon bone flap and smaller stigma surface area should be selected as female parent on the basis of higher conversion rate of light energy, which could effectively increase seed setting rate and yield of F_1 .

Keywords: Soybean sterile line; Pollination related traits; Outcrossing rate

我国大豆 2017 年平均单产 $1.817 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 总产为 1 489 万 t, 2017 年中国大豆进口 9 554 万 t, 高出国内生产总值 6.5 倍, 市场供求关系严重失衡。由于全国耕地面积已经达到 1.2 亿公顷红色警戒线, 所以, 在难以增加种植面积的情况下, 提高大豆单位面积产量, 是解决国内大豆短缺问题的最佳途径。研究表明, 大豆具有较强的杂种优势和虫媒传粉特点^[1], 相比于风媒传粉, 在实际应用中, 虫媒传粉将会制约杂交制种产量的发挥, 虽然吉林省农业科学院利用大豆三系配套及苜蓿切叶蜂辅助授粉技术, 育成的杂交大豆品种“杂交豆 2 号”比对照增产 22.7%, 但由于不育系异交结实率低, 导致种子生产

成本高, 生产上难以普遍推广。提高不育系异交结实率是大豆杂种优势利用的关键^[2], 而限制大豆不育系结实率的主要自身因素就是花器官的结构。所以本研究以异交结实率为高、中、低的 3 个不育系和对应的恢复系为试材, 通过调查花瓣大小、柱头表面积、泌蜜量和龙骨瓣开张度等性状, 研究其与结实率的关系, 旨在为不育系的亲本选择及明确育种目标提供试验数据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料是由吉林省农业科学院大豆国家工

收稿日期: 2018-04-08

基金项目: 内蒙古民族大学硕士研究生科研创新项目 (NMDSS1759); 市校合作项目 (SXZX2017006); 内蒙古自治区饲用作物工程技术研究中心开放课题 (MDK2017004); 内蒙古自治区科技计划项目 2017。

第一作者简介: 孙贺祥 (1993 -), 男, 硕士, 主要从事遗传育种研究。E-mail: 15004738340@126.com。

通讯作者: 李志刚 (1970 -), 男, 博士, 教授, 主要从事遗传育种研究。E-mail: 13948651158@126.com。

程研究中心提供, 异交结实率为高、中、低的 3 个不育系与相应恢复系配套组合, 以下按结实率高中低的顺序将不育系母本(A)与恢复系父本(R)编号为 A2 与 R2、A4 与 R4、A6 与 R6。

1.2 试验设计

试验地点选在内蒙古通辽市科尔沁区平安堡村, 选择肥力均匀一致, 土壤类型为灰色草甸土、土质为壤土的撂荒地试验地, 分为 3 个小区, 父母本 1:1 等行距相间种植, 行距 60 cm, 父本株距 8 cm, 母本株距 10 cm。小区面积为 20 m², 采用网室隔离, 人工放蜂的授粉方式^[3], 试验材料均同一时期播种, 相同的田间管理模式。

1.3 测量项目与方法

在大豆盛花期对各传粉相关性状进行测量, 从 7 月 15 日开始, 每隔 5 d 取一次样本。测量方法如下:

1.3.1 花瓣大小 使用数显卡尺选择当天开放的花朵, 测量其花长、旗瓣宽。花长为花萼底部到旗瓣顶端的距离, 旗瓣宽为旗瓣两侧的最大宽度。瓣大小 = 花长 × 旗瓣宽。

1.3.2 龙骨瓣开张度 目测: ①完全张开, 柱头已露出(占调查总数 60% 以上)为 1 级; ②张开一点, 但柱头不可见(占调查总数 60% 以上)为 2 级; ③紧合在一起(占调查总数 60% 以上)为 0 级^[4]。

1.3.3 泌蜜量 用内径为 0.1 mm 的微量毛细管吸取花蜜, 在 0.01 mm 刻度尺上测量毛细管内花蜜长度。泌蜜量 = 0.05² × 3.14 × 测量长度。

1.3.4 柱头表面积 取新鲜花朵用标准固定液固定带回, 在解剖镜上切下柱头做成切片, 用带有刻度为 0.1 mm 测微尺的显微镜在 10 倍物镜下测量柱头的宽和高。柱头表面积即为宽和高的乘积。

1.3.5 光能转换率 利用 FMS2-1406 型荧光仪, 每隔 2 h 测量 1 次, 在晴天上午 7:00 开始, 对大豆植株顶部下数第 3 复叶中间叶片进行测量, 17:00 结束。可变荧光(*Fv*)与最大荧光(*Fm*)的比值即为光能转换率。

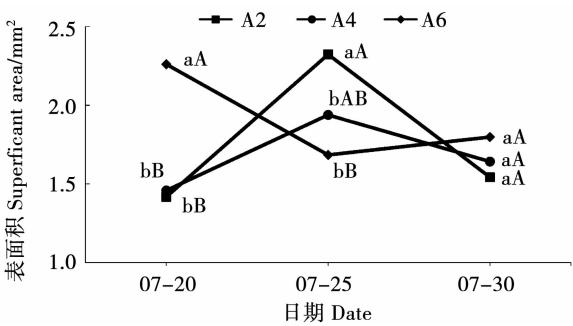
1.4 数据分析

采用 Excel 2003 整理数据, DPS 16.05 处理数据。

2 结果与分析

2.1 柱头表面积对结实率的影响

由图 1 可知, 在 7 月 20 日, 不育系 A6 的柱头表面积积极显著大于 A2 和 A4, A6 比 A2 高 59.4%, 到 7 月 25 日, A2 显著高于 A4, 与 A6 存在极显著相关, A2 比 A6 高 37.9%。在 7 月 30 日 A2 又处于最小值。所以, 不育系柱头表面积越小结实能力越强。



图中大写字母表示 1% 水平差异极显著, 小写字母表示 5% 水平差异显著。下同。

Capital mean significant difference at 1% level, lowercase mean significant difference at 5% level. The same as below.

图 1 不同时期柱头表面积比较

Fig. 1 Comparison on the surface area of stigma of sterile line at different time

2.2 花瓣大小对结实率的影响

由图 2 可知, 在 7 月 10 日 A2 与 A4 和 A6 存在显著差异, A6 高于 A2 20.6%, A4 比 A2 高 19.8%, A4 与 A6 无明显差异。在 7 月 15 日 A4 与 A6 存在显著差异, A4 高于 A6 17.4%, A2 与 A4 和 A6 差异不显著。7 月 10 - 15 日 A2 和 A4 呈上升趋势, A2 增加 25.1%, A4 增加 14.2%, 7 月 15 - 20 日 A2 下降 8.1%, A4 下降 23.4%。A2 的花瓣增长速率快, 下降速率慢, A4 与 A2 变化速率相反, A6 花瓣持续减小。所以, 花瓣增长速度快, 减小速度慢, 缩减时间晚, 有助于吸引昆虫授粉。

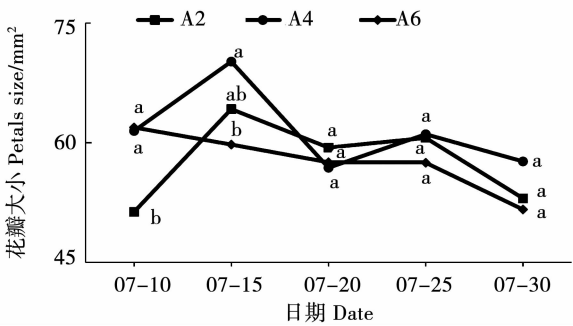


图 2 不同时期花瓣大小比较

Fig. 2 Comparison on the petal size of the sterile line at different time

2.3 泌蜜量对结实率的影响

由图 3 可知, 3 个不育系间的泌蜜量无显著差异, 但是同一不育系不同时期的差异较大。A2 泌蜜量变化平缓, 持续增加, 到 7 月 25 日增加了 16.1%。A4 与 A6 均是先增加后下降, 到 7 月 25 日 A4 增加了 3.9%, A6 下降了 105.2%。3 个不育系平均泌蜜量大小为 A2 (0.255 mm³) > A4 (0.245 mm³) > A6 (0.202 mm³)。A2 平均泌蜜量不仅高于 A4 和 A6, 而且蜜量稳定, 对于持续吸引昆虫具有很大作用。

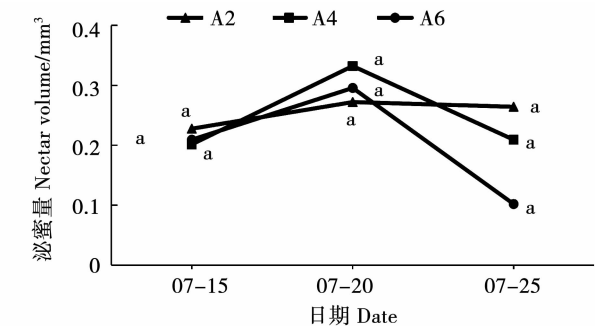


图3 不同时期泌蜜量比较
Fig. 3 Comparison on the amount of nectar volume of sterile line at different time

2.4 光能转换率对结实率的影响

由图4可知,3个不育系全天平均光能转换率大小顺序为 A2 (0.829) > A4 (0.813) > A6 (0.802), 只在上午存在差异, A2 和 A4 在13:00时出现明显的光合午休现象, A6 午休现象不明显。光能转换率高、能量供应充足才能确保花器的发育健全和授粉过程的完成。

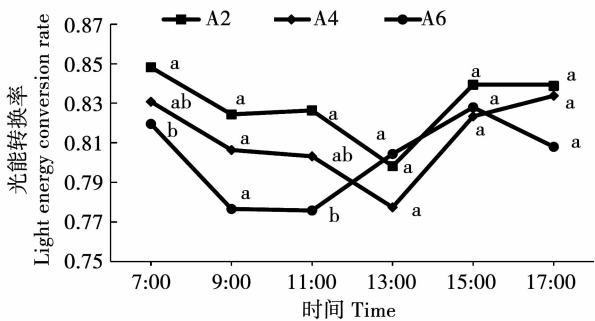


图4 全天光能转换率比较
Fig. 4 Comparison on total light energy conversion rate of sterile line

2.5 龙骨瓣开张度对结实率的影响

由图5可知, A2 龙骨瓣开张度只有1级和2

级, 1级比2级高10%。A4 0级最高, 1级最小, 0级比1级高25%。A6 只有2级和0级, 0级比2级高30%。所以, 龙骨瓣开张1级所占比例越大, 即柱头完全外露所占比例越大, 接触花粉的几率越大, 异交结实率越高。

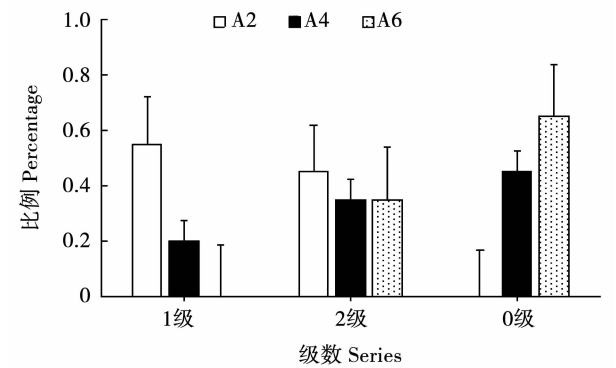


图5 龙骨瓣开张度比较
Fig. 5 Comparison on the keep flap open of sterile line

2.6 各性状间相关分析

从表1可以看出, 单株荚数与各性状的相关系数绝对值大小顺序为泌蜜量(0.994 8) > 龙骨瓣开张度(0.955 8) > 柱头表面积(-0.761 7) > 光能转换率(0.539 8) > 花瓣大小(0.324 5), 只有柱头表面积与单株荚数呈负相关关系。虽然各性状与单株荚数不显著相关, 但是可以通过改善不同性状进一步提高单株结荚数。传粉性状间相关分析表明, 泌蜜量、龙骨瓣开张度和光能转换率之间均呈正相关, 而光能转换率与花瓣大小呈负相关, 与柱头表面积呈正相关, 花瓣大小又与单株荚数呈正相关, 柱头表面积又与单株荚数呈负相关。所以, 在改善性状时要考虑不同性状间的协调与制约关系。

表1 各性状与单株荚数的相关系数

Table 1 The coefficient correlation between each character and pod number per plant						
相关系数 Coefficient correlation	花瓣大小 Petals size	柱头表面积 Stigma superficial area	泌蜜量 Nectar volume	龙骨瓣开张度 The keep flap opening	光能转换率 Light energy conversion rate	单株荚数 Pod number per plant
花瓣大小 Petals size	1	-0.86	0.4192	0.0321	-0.6211	0.3245
柱头表面积 Stigma superficial area	-0.8600	1	-0.8238	-0.5376	0.1342	-0.7617
泌蜜量 Nectar volume	0.4192	-0.8238	1	0.9209	0.4512	0.9948
龙骨瓣开张度 The keep flap opening	0.0321	-0.5376	0.9209	1	0.7634	0.9558
光能转换率 Light energy conversion rate	-0.6211	0.1342	0.4512	0.7634	1	0.5398
单株荚数 Pod number per plant	0.3245	-0.7617	0.9948	0.9558	0.5398	1

相关系数临界值, a=0.05 时, r=0.996 9; a=0.01 时, r=0.999 9。
The correlation coefficient threshold, a=0.05, r=0.996 9; a=0.01, r=0.999 9.

由表2可以看出,各性状对单株荚数的正向作用大小顺序为龙骨瓣开张度(1.1062)>泌蜜量(0.2762)>柱头表面积(-0.4602)>花瓣大小(-0.7341)>光能转换率(-0.8235),其中只有

龙骨瓣开张度和泌蜜量对单株荚数有直接的积极作用。花瓣大小与光能转换率直接系数虽为负值,但间接系数分别为1.3632和1.0586,是通过影响其它性状间接对单株荚数产生积极作用。

表2 各性状相关系数的通径分析

Table 2 Path analysis of the correlation coefficient of each character						
变量 Variate	直接系数 Direct coefficients	通过花瓣大小 By petals size	通过柱头表面积 By stigma superficial area	通过泌蜜量 By nectar volume	通过龙骨瓣开张度 By the keep flap open	通过光能转换率 By light energy conversion rate
花瓣大小 Petals size	-0.7341	—	0.3958	0.1158	0.0355	0.5115
柱头表面积 Stigma superficial area	-0.4602	0.6313	—	-0.2275	-0.5947	-0.1105
泌蜜量 Nectar volume	0.2762	-0.3077	0.3791	—	1.0187	-0.3716
龙骨瓣开张度 The keep flap open	1.1062	-0.0236	0.2474	0.2544	—	-0.6286
光能转换率 Light energy conversion rate	-0.8235	0.4559	-0.0618	0.1246	0.8445	—

3 讨论

在实际生产中如何提高不育系的制种效率,降低种子生产成本,是杂交大豆产业化亟需解决的关键技术。研究表明,大豆不育系的传粉媒介主要是传粉昆虫^[5]。相比其它虫媒花而言,大豆花朵小,花色淡,在开放的田间条件下,怎样吸引传粉昆虫并最大效率地发挥传粉昆虫的作用,是提高大豆不育系异交结实率的关键^[2]。Clement^[6]、Kauffeld 和 Sorensen^[7]指出,吸引蜜蜂采蜜主要有3个因素,首先,花的颜色和大小是吸引蜜蜂的首要因素;其次,蜜蜂的嗅觉反应;最后,报酬程度的大小。所以,花瓣大小是对昆虫视觉最直观的诱惑因素,花蜜是吸引昆虫授粉的最直接因素,泌蜜量决定着昆虫到访的次数,对于依靠昆虫传粉的作物来说,泌蜜量的多少直接影响结实率的高低。

本研究结果表明,不育系的柱头表面积与结实率呈反比,即柱头越小异交结实率越高。这与 Cruden^[8]对19种虫媒植物研究的结果相反。可能的原因是,大豆为闭花授粉植物,柱头很脆弱,在昆虫采蜜时很容易受到破坏,这是为了减小破坏率提高异交率而长期演变的结果。不育系的泌蜜量稳定,平均蜜量高,吸引昆虫到访的次数就会增多,可增加不育系授粉几率。Thorp 等^[9]发现,花蜜是通过吸收紫外光谱而近距离吸引昆虫的,所以蜜量稳定且蜜量较大的花朵,可持续吸引昆虫采食,进而提高授粉几率。不育系龙骨瓣开张度1级所占比率越

大,结实率越高。这与 Nielsen^[10]和 Pankiw 等^[11]研究的苜蓿花柱头裸露能提高蜜蜂授粉几率的结果一致。不育系的花增长速率快,减小速率慢且缩减时间相对较晚,对授粉昆虫具有持续的吸引力。而 Vansell^[12]发现苜蓿从大花上收集的花蜜量比从小花上收集的花蜜量多,说明花朵越大授粉昆虫得到的报酬就越大,间接证明了本研究的结论。不育系的光能转换率越高,结实能力越强。光能转化率是用于计算植株叶片制造有机物效率的指标,可间接得出花期为大豆花提供的能量,光能转换率对结实率的影响主要是通过对植株及花器官提供能源而间接产生的。不育系各性状间的相关分析与通径分析显示,龙骨瓣开张度和泌蜜量与单株荚数呈正相关,直接通径系数均为正值,是直接产生影响的,花瓣大小和光能转换率虽然与单株荚数呈正相关,但是直接通径系数却为负数,是与柱头表面积通过各性状间的相互协调作用间接产生影响的,这与谭静等^[13]对玉米杂交种产量构成因素的相关分析与通径分析结果类似。

4 结论

因此,在实际生产过程中,应以较高的光能转换率为基础,选择花朵较大,蜜量较高,龙骨瓣开张度较大,柱头表面积较小的不育系作为母本。在不育系选育过程中,应以大花,高泌蜜量,高光能转化率,大龙骨瓣开度为目标,选育出在开放田间下异交结实率更高的不育系,提高制种效率,以期将杂

交大豆产业化推广变为可能。

参考文献

[1] Erickson E H. Soybean pollination and honey production a research progress report[J]. American Bee Journal, 1984,124(1): 775-779.

[2] 王曙明,孙寰,赵丽梅,等. 田间开放条件下大豆不育系制种技术研究[J]. 大豆科学,2010,29(3): 385-389. (Wang S M, Sun H,Zhao L M, et al. Study on soybean sterile line under open condition[J]. Soybean Science, 2010,29(3): 385-389.)

[3] 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 (1): 73-76. (Zhao L M, Sun H, Ma C S, et al. Research on soybean insect pollination[J]. Soybean Science, 1999(1):73-76.)

[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. (Bai Y N,Chen J,Yu D Y,et al. Study on flowering pollination traits of soybean male sterile line and soybean resources[J]. Soybean Science, 2002 , 21 (1) :18-24.)

[5] 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(S): 4-6. (Li J P,Li M H,Yang G H,et al. Study of pollinating insects and pollinating technique of soybean male sterile plants[J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences,2002,27(S): 4-6.)

[6] Clement W M. Flower color, a factor in attractiveness of alfalfa clones for honeybees[J]. Crop Science,1965,5(3):267-268.

[7] Kauffeld N M, Sorensen E L. Interrelations of honeybee preference and alfalfa clones and flower color, aroma, nectar volume, and sugar concentration[J]. Publication Kansas Agricultural Experimental Station ,1971;196.

[8] Cruden R W. Pollen-ovule ratios,pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: An hypothesis[J]. Evolution, 1981 , 35 (5) :964-974.

[9] Throp R W, Briggs D L, Estes J R. Nectar fluorescence under ultraviolet irradiation[J]. Science, 1975 , 189 (4201) :476-478.

[10] Nielsen H M. Floral modification in lucerne[J]. Pollination Information Management System,1960,7:60-64.

[11] Pankiw P, Bolton J L. Characteristics of alfalfa flowers and their effects on seed production[J]. Canadian Journal of Plant Science, 2003 , 45(4) :333-342.

[12] Vansell G H. Alfalfa nectar and the honey bee[J]. Journal of Economic Entomology, 1941, 34(1):21-23.

[13] 谭静,陈洪梅,韩学莉,等. 玉米杂交种产量与产量构成因素的相关和通径分析[J]. 华北农学报, 2009 , 24 (b12) :155-158. (Tan J, Chen H M, Han X L,et al. Correlation and path analysis of maize hybrid yield and yield components [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica,2009, 24(b12): 155-158.)