

## 杂交大豆制种技术体系的建立

赵丽梅, 彭 宝, 张伟龙, 张连发, 张井勇, 李建平, 李茂海, 孙 寰

(吉林省农业科学院 大豆研究中心, 吉林 长春 130033)

**摘 要:** 阐述杂交大豆制种技术体系建立的依据, 介绍了该技术体系的核心内容和关键技术及环境、昆虫、作物 3 个因素在杂交大豆制种中的作用和相互关系, 并介绍了吉林省农科院在杂交大豆制种技术研究上的最新进展。实践表明: 通过综合调控这 3 个因素, 在开放大田不进行人工放蜂的情况下, 仅利用天然传粉昆虫, 不育系的结荚率可达到 90% 以上。

**关键词:** 大豆; 杂交种; 制种技术

**中图分类号:** S565.1

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-9841(2010)04-0707-05

## Establishment of Technology System for Hybrid Soybean Seed Production

ZHAO Li-mei, PENG Bao, ZHANG Wei-long, ZHANG Lian-fa, ZHANG Jing-yong, LI Jian-ping, LI Mao-hai, SUN Huan

(Soybean Research Centre, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, Jilin, China)

**Abstract:** In this paper, the basis for establishment of hybrid soybean seed production technology system were elucidated and the key techniques were described. The roles of environment, insects and crops in the hybrid soybean seed production and the relationships among the three factors were illustrated in detail. The recent progress in hybrid soybean seed production technology system of Jilin Academy of Agricultural Sciences were introduced. Our results showed that the pod set rate of sterile lines could reach up to 90%, without releasing leafcutter bees in the field, through natural pollinators and integrated control of the three factors.

**Key words:** Soybean; Hybrid of soybean; Seed production technique

杂种优势利用是大幅度提高作物单产的最有效途径之一。我国在大豆杂种优势利用研究上一直处于国际领先地位, 不仅育成了世界上第一个大豆细胞质雄性不育系, 也育成并审定了世界上第一批大豆杂种<sup>[1-2]</sup>。吉林省农科院育成的杂交豆 1 号、2 号、3 号已在生产上推广应用, 累计推广 800 hm<sup>2</sup>, 比当地主推品种增产 16.6% ~ 29.9%。然而, 制种产量低, 制种成本高仍是制约杂交大豆产业化的瓶颈。吉林省农科院通过多年的探索和研究, 建立了“环境-昆虫-作物三位一体综合调控”的高效制种技术体系, 该文重点介绍该制种体系建立的依据和技术内容, 及在生产中的应用效果和研究进展。

### 1 大豆异交授粉的途径

任何作物的杂交种制种必须要使父本的花粉成功地传到母本。植物传粉的途径大致有人工杂交、风媒、虫媒和水媒 4 种。人工杂交适用于花大、单个果实种子量多的植物; 风媒是以风作为授粉的

媒介, 靠风媒传粉的称为风媒花或风媒植物; 虫媒是指以昆虫作为传粉媒介, 这种花称做虫媒花; 水媒是指以水作为授粉媒介, 多为水生植物传粉的方式。大豆是严格的自花授粉作物, 花小、每荚只有 1 ~ 4 粒种子, 授粉发生在开花前, 因此, 利用人工杂交和水媒传粉生产杂交种是不可行的。大豆细胞质雄性不育系的获得, 成功避免了大豆的自花授粉, 为大豆杂种优势利用奠定了基础, 而大豆的杂交制种应该采用风媒还是虫媒, 哪种途径最实用有效, 这是杂交大豆制种技术的关键。

#### 1.1 风媒传粉的可能性

在被子植物中, 靠风媒传粉的约占 19%<sup>[3]</sup>。风媒花一般花被不发达, 也不美丽, 没有蜜腺和气味, 花粉粒不组团, 也不具有附着的特性, 而且小、轻, 易被风传送, 花粉能生存几天到几周。玉米是典型的风媒花, 单株花粉的数量在 1 100 万粒以上, 单株玉米的理论散粉面积可达到 68 m<sup>2</sup>, 保证 100% 授粉率的花粉密度为 26 粒 · cm<sup>-2</sup><sup>[4]</sup>。玉米是雌雄同株异花, 雌蕊处于有利于接受花粉的雄蕊下部。

收稿日期: 2010-03-24

基金项目: 国家高技术研究发展计划资助项目(2009AA101106); 吉林省科技计划资助项目(20076018); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD01A04)

第一作者简介: 赵丽梅(1964-)女, 研究员, 博士, 研究方向为大豆杂种优势利用。E-mail: lmzhao@cjaas.com。

大豆是典型的蝶形花,由旗瓣、翼瓣和龙骨瓣组成,雌雄同花,雄蕊和雌蕊被龙骨瓣包住,不外露。在正常的天气情况下,大豆的自花授粉在8:00之前已经全部完成。大豆的花小、分散、花粉数量少,开花不集中,这些特性都不利于风媒传粉。赵丽梅等<sup>[5]</sup>对12个骨干恢复系的开花时间、开花数量和花粉数量进行了研究,结果表明,大豆平均开花持续时间为32.1 d,大多数材料的单株花数为120~160个,每朵花的花粉数为3 400~4 900个,单株花粉的数量约为60万粒左右,仅是玉米的18%,且不能同时成熟。

由于大豆的雄蕊被包在龙骨瓣中,特殊的小环境使大豆的花粉在每天的12:00之前基本上全部发芽,因此,大豆花粉在田间保持授粉能力的时间不超过6 h,比起风媒作物的几天和几周要短得多。大豆的花粉粘重也是不利于进行风传粉的一个重要原因。

风媒在大豆的异交授粉中是否有一定的作用,尚未见相关报道。2006年吉林省农科院进行了题为“自然条件下大豆花粉的田间漂移”的研究,目的是确认大豆花粉有多少能够漂移到空中,从而推测风为大豆传粉的可能性。研究结果表明,在大豆开花期间每小时截获大豆花粉的数量为0.4个·cm<sup>-2</sup>。一般情况下,在东北地区晴天大豆花开放的时间是8:45左右,假如每天柱头接受花粉的时间为6 h,在这个时间内截获花粉的数量为2.4个·cm<sup>-2</sup>。栽培大豆成熟花柱头表面积为2.27×10<sup>-4</sup> cm<sup>2</sup>,每个柱头在6 h内截获花粉的数量为0.0005个。理论上讲,即使大豆的柱头完全裸露,接受风媒传递外来花粉的机率也非常小,更何况大豆的柱头被龙骨瓣紧紧包住,很难外露。因此,可以确定,在自然状态下风为大豆传粉的可能性很小<sup>[6]</sup>。于伟等<sup>[7]</sup>利用吹风机在大豆开花期间与行垂直方向吹风,结果表明,吹风并没有提高大豆不育系的结实率。

总之,大豆的花小,花粉数量少、粘重,花药、柱头不外露,柱头可接受花粉的相对面积小,在花中处于不利于接受外来花粉的位置,自然条件下花粉的生命力短等因素,都不利于大豆通过风媒的途径进行传粉。

## 1.2 大豆虫媒传粉

虫媒花多具有美丽的花瓣、发达的蜜腺和强的气味,花粉有粘液、粘丝和突起,具有容易附着在昆虫身体上的特点。大豆具有典型的虫媒花解剖学特征,有完整的蜜腺,开花时泌蜜,泌蜜时间为每天的9:00~15:00<sup>[8-10]</sup>。栽培大豆不同品种、同一品

种的不同花之间的泌蜜量都有显著不同,一般为0~0.2 μL,个别花可以达到0.5 μL<sup>[11-13]</sup>。越来越多的研究表明,蜜蜂不仅采集大豆花蜜,而且有助于大豆异花授粉提高大豆产量,在这方面美国做了较多的研究<sup>[14-15]</sup>。

已知除蜜蜂外有29个种的野生蜂类可以为大豆传粉<sup>[16]</sup>。李建平等<sup>[17]</sup>于1997~2001年对吉林省中部地区田间大豆传粉昆虫进行系统调查,结果表明,至少有24个蜂种能够为大豆传粉。其中,切叶蜂属6个种,熊蜂属3个种,地蜂属5个种,蜜蜂属3个种,条蜂属1个种,隧蜂属1个种,还有安棒腹蜂和大豆蓟马,另有一些蜂种待鉴定。

虽然在自然界有许多昆虫能够为大豆传粉,但由于不同传粉昆虫在虫体结构、发生时间、生物学特性及采蜜行为等方面的差异,传粉效率存在显著差异。在众多昆虫中,以膜翅目的昆虫对大豆的传粉效率最高,如切叶蜂属的昆虫,喜欢采集豆科植物的花粉,利用花粉和花蜜繁殖后代。它们的后足或腹部有专门携带花粉的花粉篮,可采集大量的花粉,在自然界中的发生规律与大豆开花期同步,绝大多数切叶蜂飞行活动范围小,喜欢在蜂巢附近的蜜源植物上采集花粉。

切叶蜂属在我国有100多个种,分布范围广,是豆科牧草的最重要传粉昆虫。在吉林省中部地区调查发现的6种切叶蜂中,种群密度最高、传粉能力最强的是北方切叶蜂(*Megachile manchuriana* Yasum.)。

## 2 可人工繁殖的大豆传粉昆虫

### 2.1 苜蓿切叶蜂(*Megachile rotundata*)

尽管在自然界有许多种类的传粉昆虫,但由于耕作栽培措施、农药的大量应用、天敌及气候的影响等原因,种群数量一般都较低,难以达到杂交大豆制种的授粉需求,需要人工释放辅助传粉昆虫,尤其是网室内进行不育系提纯、扩繁、配制组合等必须要进行人工释放传粉昆虫。

在全球近2 000种切叶蜂中,目前能够成功繁殖的切叶蜂只有苜蓿切叶蜂(*Megachile rotundata*) 1个种。苜蓿切叶蜂起源于中亚,由于它可以通过腹部的震动打开豆科花的龙骨瓣,成为豆科作物的主要传粉昆虫。此蜂原为野生蜂种,因其生物学特性的特殊性(可在人工制作的蜂巢内做茧繁殖、具有群居习性)和高的传粉效率,从20世纪50年代开始,国外进行苜蓿切叶蜂研究,到70年代已形成了一套完整的人工繁殖技术体系。

20世纪80年代,国外利用大豆核不育系进行

网室内的苜蓿切叶蜂和蜜蜂传粉,使不育系的结实率得到了显著提高<sup>[18]</sup>。从20世纪90年代初开始,吉林省农科院先后从法国、加拿大引进苜蓿切叶蜂,在进行繁蜂技术研究的同时,开展网室内和开放大田的传粉研究<sup>[17,19-20]</sup>。

1996、1997、1999年吉林省农科院分别从法国和加拿大引进苜蓿切叶蜂0.4万头、30万头、50万头和相应的设备,开展在国内的人工繁殖研究。苜蓿切叶蜂的繁殖要在苜蓿制种田中进行,人工放置蜂巢。切叶蜂羽化后,雌雄蜂交配,交配后的雌蜂取食花粉和花蜜、寻找适宜的做巢地方,开始产卵做茧。在人工蜂巢内苜蓿切叶蜂雌蜂独自做巢、采集花粉和花蜜、产卵。放蜂结束后收回的蜂茧在一定的温、湿度条件下保存,滞育越冬。

经过几年的研究,已确定了最佳繁蜂纬度和地区,掌握了切叶蜂羽化的温、湿度条件及羽化时间与温度的关系、滞育条件,掌握了天敌的种类和防控方法,繁殖系数达到了1:1.3~1.5。

## 2.2 蜜蜂

蜜蜂是最著名的传粉昆虫,也是人类最早成功驯化和饲养的蜂类,若能为大豆传粉,则是理想的首选昆虫。从2001年起,吉林省农科院就与吉林省养蜂研究所合作,开展蜜蜂为大豆传粉的研究,并取得显著进展。

Currie等<sup>[21]</sup>和Sheppard等<sup>[22]</sup>认为,传粉昆虫对花的花蜜、花粉的数量及花的气味都很敏感,根据这种暗示和回报来指导自己的采食行为,并拒绝在任何条件下不经济的行为。大豆的花虽然有蜜腺,具备了虫媒花的基本特点,但花小、隐蔽、花粉和花蜜的数量少,缺乏对传粉昆虫的吸引力。蜜蜂是一种社会性昆虫,同一蜂群中的个体之间靠肢体语言和翅膀发出声音进行信息传递,指引蜂群的活动。蜜蜂的这一特点可以使蜜蜂集体飞往最佳的蜜源作物,同时也使蜜蜂具有了可训练性。根据蜜蜂的这一生物学特性,开发出了1种蜂引诱剂,在大豆开花前14 d对蜂群进行训练,并通过蜜蜂之间的信息传递将这一信息传给更多的蜜蜂,可以成功地做到蜜蜂专为大豆传粉。

目前,此项研究已进行了8 a,蜂引诱剂开发技术已经成熟,同时也形成了一套可操作的蜜蜂训练的方法,应用这项技术,在开放大田条件下,通过释放蜜蜂辅助授粉可使一般结实率的不育系结荚率达到75%以上,比不放蜂的同一材料结荚率提高30%以上,从而大大降低了杂交大豆的制种成本。

## 3 杂交大豆制种技术体系

杂交大豆制种必须要借助昆虫传粉,但这并不

是唯一的条件。因为不论是传粉昆虫的行为,还是大豆的生长发育都与环境和气候条件密切相关,在长期的杂交大豆制种实践中,建立了“环境-昆虫-作物三位一体综合调控”的制种技术体系,利用该技术体系,不论是网室制种还是开放大田制种均取得理想效果。

### 3.1 环境

环境是杂交大豆制种技术体系中的第一要素,也是最为关键的要素。因为,不论是野生传粉昆虫的群体数量,还是人工释放的传粉昆虫的存活和传粉行为,都直接受环境条件的影响,一般干旱少雨,阳光充足,温度在25~34℃之间有利于昆虫传粉。同时,大豆的生长发育、花的开放、泌蜜量和芳香物质的释放等都与温度、降雨、昼夜温差和土壤条件密切相关。阴天下雨不仅影响大豆花的开放,而且影响下雨当天和之后几天大豆花蜜的分泌。根据大豆开花的生物学特性、大豆泌蜜与气候和环境的关系,及传粉昆虫活动、繁殖和传粉习性与气候的关系等,杂交大豆制种基地的选择要求满足高温、少雨(大豆开花期降雨量少于100 mm)、有灌溉条件、野生传粉昆虫数量较多等条件。同时,在制种基地和周边地区要减少农药的施用。

为大豆传粉的野生昆虫以蜂类为主,主要有切叶蜂属、熊蜂属、地蜂属和家蜂属类的蜂类,这些野生蜂在自然界多在土表(4~12 cm)、树洞、墙体或屋檐等处做茧、繁殖和越冬。因此,有利于野生蜂繁殖和生存的地方野生蜂群体数量也就越大。这些多为生产条件比较落后、栽培粗放的地区。而生产条件好的地区,土地连片,精耕细作,中耕、秋翻、灌水及农作物打药等田间作业使野生蜂很难存活。

根据多年的气象资料分析,我国适于杂交大豆制种的地区为西部,包括吉林西部、内蒙、甘肃、宁夏、山西、陕西、新疆等地。

### 3.2 昆虫

昆虫是传粉的主体,如何在适宜的生态环境条件下尽可能多地培养当地的野生传粉昆虫,提高野生和人工释放传粉昆虫的传粉效率,是这个因素中需要考虑的问题。通过在制种区域内间隔一定的距离人工种植蜜源作物并免耕、人为放置竹管等为野生蜂提供生存和繁殖的环境,可大大提高野生传粉昆虫的群体数量。近年来,在吉林省西部干旱地区,通过对当地野生传粉昆虫的培养,使天然传粉昆虫的数量基本能够满足制种的需要,在不进行人工放蜂的情况下,利用高异交率不育系,结荚率可达到90%以上,制种产量达到1 000 kg·hm<sup>-2</sup>。

对人工释放的传粉昆虫,要研究不同地区经济

的放蜂数量、蜂箱田间配置、蜂的管理等,提高传粉效率。

**3.2.1 网室传粉技术** 在隔离网室内制种,必须要人工释放传粉昆虫。

苜蓿切叶蜂:一般当有 1/3 的大豆开始开花时进行放蜂,放蜂数量为每 3 m<sup>2</sup> 放 1 头雌蜂,并随机放入一些雄蜂。尽管只有雌蜂可以传粉,但放雄蜂的目的是为了完成和雌蜂的交配。目前,网室内传粉不育系的结荚率可稳定达到 70% 以上,有的不育系能够达到 100%。

蜜蜂:根据网室大小确定蜂群大小,在大豆开花前 14 d,利用蜂引诱剂对蜂群进行训练,在大豆开花前 2 d 将蜂箱移入网室,可以得到与苜蓿切叶蜂相近的传粉效果。

**3.2.2 大田传粉技术** 在开放大田制种,为了确保传粉昆虫的数量,也要适当的人工释放传粉昆虫。

苜蓿切叶蜂:由于苜蓿切叶蜂的活动范围很小,一般个体成蜂的活动范围直径仅 400 m 左右。大多在以蜂巢为中心的 30 m 的半径范围内采集花粉,因此,制种田隔离距离 400 m 足够,蜂巢的田间布置以相隔 60 m 最适。2001 年在吉林省洮南地区制种,不育系的结荚率平均达到 80%;2002 年在内蒙古奈曼旗结荚率达到 70%,制种产量达到 1 003 kg·hm<sup>-2</sup>。

蜜蜂:蜜蜂辅助授粉适用于大面积单一组合的制种。由于蜜蜂的飞翔能力强,有效活动范围在离巢 2 500 m 以内,因此,制种田有效的隔离距离为 3 000 m 以上。蜂箱放置在制种田的中心位置,集中训练。一群蜂可以覆盖 2 500 m 半径内的制种田。

### 3.3 作物

作物——大豆,是花粉和花蜜的供体,也是传粉昆虫授粉的主体。已知不同基因型的不育系异交率存在显著差异,通过筛选鉴定已获得一批高异交率的不育系,在不放蜂的自然条件下结荚率能够达到 60%。在相同条件下,高异交率不育系的结荚率要比低异交率不育系高 30%~50%。利用高异交率材料可大大提高制种产量,这是杂交大豆制种的关键技术之一。

另外,大豆的父母本种植比例、父母本种植方式等也直接影响制种产量。在一定范围内,母本的比例高,单位面积的制种产量就会高,但这受制于花粉供体父本花粉数量的多少。2003 年在内蒙古奈曼旗的研究结果表明,当父母本 1:2 时母本单株荚数与 1:1 时没有显著差异,而当父母本的种植比例增加到 1:3 时,母本单株荚数明显减少。在相同

面积上,父母本 1:1、1:2 和 1:3 种植比例时,母本的面积分别占总面积的 50%、67% 和 75%,而绝对产量以 1:2 最高,比 1:1 增加 41.2%;而当父母本 1:3 时,由于母本的单株荚数减少,尽管母本所占的面积增加了,但产量并没有显著的提高,只比 1:1 增加了 25.83%,比 1:2 减少了 10.88%。这表明在父母本 1:3 的情况下,恢复系的花粉数量已成为制约制种产量的限制因素。因此,培育大花粉量的恢复系也是提高制种产量的关键技术之一。

总之,杂交大豆制种只能借助昆虫传粉来实现,环境、昆虫、作物是制约制种产量的三大因素,三者之间既相互联系、又相互影响。其中,环境是起决定作用的因素,它直接影响昆虫生存、活动和作物的生长发育、花蜜的分泌;昆虫是传粉的实施者,传粉的好坏直接决定制种产量的高低,但昆虫的数量取决于生态环境,昆虫的活动取决于天气和作物对它的吸引力;大豆本身的异交率和花粉数量决定了制种产量的高低,但大豆的生长发育、花的开放、泌蜜量多少等关系到昆虫是否愿意光顾,而这些又都与生态环境、气候有直接关系。因此,只有综合协调好环境、昆虫和作物三者之间的关系,才能获得高的制种产量。

### 参考文献

- [1] 赵丽梅,孙寰,王曙明,等. 大豆杂交种杂交豆 1 号选育报告[J]. 中国油料作物学报,2004,26(3):15-17. (Zhao L M, Sun H, Wang S M, et al. Breeding of hybrid soybean HybSoy 1[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2004,26(3):15-17.)
- [2] 张磊,戴欧和,黄志平,等. 杂交大豆杂优豆 1 号选育[J]. 大豆通报,2007(2):14-16. (Zhang L, Dai O H, Huang Z P, et al. Breeding of hybrid soybean Zayoudou No. 1[J]. Soybean Bulletin, 2007(2):14-16.)
- [3] 张明峰,卢诗卿,赵鸽,等. 植物的传粉媒介[J]. 生物学通报,2004,39(5):19-20. (Zhang M F, Lu S Q, Zhao G, et al. Pollinators of plants[J]. Bulletin of Biology, 2004,39(5):19-20.)
- [4] 张士龙,王冰,李伟彦,等. 玉米花粉量、散落分布及有效授粉范围研究[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2006,18(1):30-34. (Zhang S L, Wnag B, Li W Y, et al. Study on the distribution of maize tassel pollen and the effective pollinating range[J]. Journal of Heilongjiang August First Land Reclamation University, 2006,18(1):30-34.)
- [5] 赵丽梅,彭宝,程延喜,等. 大豆骨干恢复系花和花粉数量的研究[J]. 大豆科学,2008,27(2):238-241. (Zhao L M, Peng B, Cheng Y X, et al. Pollination ability of main restorer lines of soybean (*Glycine max*) [J]. Soybean Science, 2008,27(2):238-241.)
- [6] 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. (Zhao L M, Sun H, Wnag S M, et al. The soybean pollen flow in nature[J]. Soybean Science, 2006,25(1):84-86.)

- [7] 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. (Yu W, Li L, Li Z, et al. Studies on hybrid seed production of cytoplasmic male sterile lines in soybean I. Seed production of male sterile lines[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2001, 23(2):11-13.)
- [8] Erickson E H. Soybean pollination and honey production a research progress report[J]. American Bee Journal, 1984, 124(1):775-779.
- [9] Erickson E H. The soybean for bees and beekeeping[J]. Apiacta, 1983, XVIII:1-7.
- [10] Severson D W, Erickson E H. Quantitative and qualitative variation in floral nectar of soybean cultivars in southeastern Missouri [J]. Environmental Entomology, 1984, 13:1091-1096.
- [11] Erickson E H. Variability of floral characteristics influences honey bee visitation to soybean blossoms[J]. Crop Science, 1976, 15:767-771.
- [12] Erickson E H. Soybean pollination and honey production; A research progress report[J]. American Bee Journal, 1984, 14:775-779.
- [13] Erickson E H. Soybean floral ecology and insect pollination [J]. Soybean Genetics Newsletter, 1984, 11:152-162.
- [14] Elbert R J. Ecological relationships between honey bees and soybeans[J]. American Bee Journal, 1970, 8:306-307.
- [15] Robert I A, Edwards C R, Harris T. Yield and cross-pollination of soybeans as affected by honey bees and alfalfa leafcutting bees [J]. American Bee Journal, 1978, 8:555-558.
- [16] Richard W R, Charles E M, Eric H E. Wild bees on soybeans [J]. Environmental Entomology, 1980, 9:230-232.
- [17] 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(增刊):4-6. (Li J P, Li M H, Yang G H, et al. Study of pollinating insects and pollinating technical of soybean male sterile plants[J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2002, 27 (Supplement):4-6.)
- [18] Koelling P D, Kenworthy W J, Caron D M. Pollination of male-sterile soybean in caged plots[J]. Crop Science, 1981, 21:559-551.
- [19] 赵丽梅,孙寰,马春森,等.大豆昆虫传粉研究初讨[J].大豆科学,1999,18(1):73-76. (Zhao L M, Sun H, Ma C S, et al. Preliminary study of soybean pollination by bees [J]. Soybean Science, 1999, 18(1):73-76.)
- [20] 王跃强,王曙明,赵丽梅,等.杂交大豆昆虫传粉及制种技术研究进展[J].吉林农业科学 2008,33(3):5-8. (Wang Y Q, Wang S M, Zhao L M, et al. Progress in studies of insect pollinators and seed producing techniques of soybean hybrids [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2008, 33(3):5-8.)
- [21] Currie R W, Winston M L, Slessor K N. Effect of synthetic queen mandibular pheromone sprays on honeybees (*Hymenoptera: Apidae*) pollination of berry crops [J]. Journal of Economic Entomology, 1992, 85:1300-1306.
- [22] Sheppard W S, Jaycox E R, Parise S G. Selection and management of honeybees for pollination of soybeans [R]. Proc. IVth International Symp. On Pollination, Maryland Agr. Expt. Sta. Spec. Misc. Publ. 1, 1979:123-130.
- (上接第 706 页)
- [29] Wang Z Y, Wang Y C, Chen X R, et al. Differential screening reveals genes differentially expressed in low-and high-virulence near-isogenic *Phytophthora sojae* lines [J]. Fungal Genetics and Biology, 2006, 43:826-83.
- [30] Gao B L, Allen R, Maier T, et al. Identification of putative parasitism genes expressed in the esophageal gland cells of the soybean cyst nematode *Heterodera glycines* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2001, 14 (10):1247-1254.
- [31] 张淑珍,徐鹏飞,吴俊江,等.大豆疫霉根腐病菌诱导下 SSH 文库构建及初步分析[J].大豆科学,2008,27(3):543-545. (Zhang S Z, Xu P F, Wu J J, et al. Construction and analysis of a SSH library of soybean upon infection with *Phytophthora sojae* [J]. Soybean Science, 2008, 27(3):543-545.)
- [32] Zeng J, Wang Y C, Shen G, et al. A *Phytophthora sojae* gene of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) induced in host infection and its anti-oxidative function in yeast [J]. Chinese Science Bulletin, 2006, 51(11):1316-1323.
- [33] Mathilde C, Annie L, Didier H, et al. Identification of new up-regulated genes under drought stress in soybean nodules [J]. Gene, 2008, 426:5-22.
- [34] Liao H, Wong F L, Phang T H, et al. GmPAP3, a novel purple acid phosphatase-like gene in soybean induced by NaCl stress but not phosphorus deficiency [J]. Gene, 2003, 318:103-111.
- [35] Cho C, Lee H, Chung E, et al. Molecular characterization of the soybean L-asparaginase gene induced by low temperature stress [J]. Molecules and Cells, 2007, 23(3):280-286.
- [36] Kim K Y, Park S W, Chung Y S, et al. Molecular cloning of low-temperature-inducible ribosomal proteins from soybean [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55:1153-1155.
- [37] Beilinson V, Moskalenko O V, Ritchie R D, et al. Differentially expressed genes during seed development in soybean [J]. Physiologia Plantarum, 2005, 123:321-330.
- [38] Wei W H, Chen B, Yan X H, et al. Identification of differentially expressed genes in soybean seeds differing in oil content [J]. Plant Science, 2008, 175:663-673.
- [39] 赵琳,罗秋兰,杨春亮,等.大豆在暗诱导条件下差异表达 cDNA 文库的构建及分析[J].大豆科学,2007,26(2):134-139. (Zhao L, Luo Q L, Yang C L, et al. Construction and analysis of differentially expressed cDNA library from soybean induced by darkness [J]. Soybean Science, 2007, 26(2):134-139.)
- [40] Zhao L, Luo Q L, Yang C L, et al. A RAV-like transcription factor controls photosynthesis and senescence in soybean [J]. Planta, 2008, 227:1389-1399.
- [41] Helge K, Anke B, Christian F, et al. Development of bioinformatic tools to support EST-sequencing, *in silico*-and microarray-based transcriptome profiling in mycorrhizal symbioses [J]. Phytochemistry, 2007, 68:19-32.