

大豆不育系育性稳定性研究概况

张井勇<sup>1,2</sup>, 赵丽梅<sup>2</sup>, 孙 寰<sup>2</sup>, 彭 宝<sup>2</sup>, 李文滨<sup>1</sup>

(1. 东北农业大学 农学院 大豆生物学教育部重点实验室/农业部东北大豆生物学与遗传育种重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 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)

**摘 要:**不育系的育性稳定性是大豆杂种优势利用中不可忽视的问题之一, 本文较为详细地叙述了大豆细胞核雄性不育系和细胞质雄性不育系育性稳定性的研究进展。在细胞核雄性不育系中, 隐性单基因控制的雄性不育系育性较稳定, 个别不育系 ms8、ms9 育性受光周期、温度影响; 核基因控制的部分雄性不育或不完全不育系的育性不稳定, 如 p2、msp、Arkansas 突变体等, 在光周期和温度发生变化时, 育性也会随之变化; 大豆光(温)敏雄性不育系 88-428BY-827 的育性主要受日照长度控制: 在短日照(13.5~14.0 h·d<sup>-1</sup>)下雄性不育; 在长日照(14.5~15.2 h·d<sup>-1</sup>)下雄性可育。在细胞质雄性不育中, RN 型细胞质不育多数不育系育性稳定, 个别不育系受光温影响育性不稳定; N8855 型细胞质雄性不育系 NJCMS1A 育性在不同环境条件下较稳定; M 型细胞质雄性不育系, 在不同的光温条件下育性也较稳定, 后两种类型雄性不育仅对个别不育系做了相关报道, 没有针对细胞质来源相同但细胞核来源不同的大量不育系做更深入研究。本文还阐述了大豆不育系育性稳定性研究的重要性及研究展望。

**关键词:** 大豆; 细胞核雄性不育; 细胞质雄性不育; 育性稳定性

**中图分类号:** S565.1      **文献标识码:** A      **DOI:** 10.11861/j.issn.1000-9841.2015.04.0712

A Review of Fertility Stability in Male Sterility for Soybean

ZHANG Jing-yong<sup>1,2</sup>, ZHAO Li-mei<sup>2</sup>, SUN Huan<sup>2</sup>, PENG Bao<sup>2</sup>, LI Wen-bin<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Soybean Biology in Chinese Ministry of Education/Key Laboratory of Soybean Biology and Breeding / Genetics of Chinese Agriculture Ministry/Agronomy College of Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Research Center for Soybean, Changchun 130033, China)

**Abstract:** The fertility stability in male sterility for soybean is a key subject for its heterosis utilization. In this review, the influence factor of fertility stability in nuclear male sterility and cytoplasmic-nuclear male sterility for soybean are reviewed in details. In nuclear male sterility, male sterile lines controlled by a single recessive locus are stable, but individual sterile lines exception, such as ms8, ms9 are affected by the photoperiod and temperature. Partial male sterile lines or incomplete male sterile lines that are controlled by nuclear genes are unstable, such as P2, MSP, Arkansas mutant and so on, when photoperiod and temperature change, fertility will also change. Photo-thermo sensitive male sterile lines of soybean 88-428BY-827, whose fertility is controlled by day length, which is male sterile under day length from 13.5 to 14.0 h·d<sup>-1</sup>, and male fertile under day length from 14.5 to 15.2 h·d<sup>-1</sup>. For cytoplasmic male sterility, RN type cytoplasmic male sterile lines, found that most sterile lines are stable, individual fertility of male sterile line is affected by light and temperature. N8855 cytoplasmic male sterile line NJCMS1A's fertility is stable under different environmental conditions. Fertility of M cytoplasmic male sterile line is stable under different light and temperature conditions. The related reports of the latter two types male sterile lines only were studied through individual male sterile lines. Further research has not been done in sterile lines that have same cytoplasmic but different nuclear. The importance of fertility stability and its prospect for soybean were also discussed.

**Keywords:** Soybean; Nuclear male sterility; Cytoplasmic male sterility; Fertility stability

不育系的育性稳定性一直是作物杂种优势利用中的关键问题之一, 它决定了一个不育系能否成功应用于育种实践和杂交种生产。在主要作物的杂种优势利用中, 如玉米、高粱、水稻等均发现不育系育性不稳定的现象<sup>[1-4]</sup>, 并均做了较深入的研究。

在大豆不育系中, 核不育系发现及研究利用比较早, 目前在育种的轮回选择中 ms 系列核不育被广泛应用<sup>[5-10]</sup>。而大豆细胞质雄性不育系的育成和利用研究起步较晚, 但发展较快, 孙寰等<sup>[11]</sup>报道了

一个通过汝南天鹅蛋和野生豆 5090035 远缘杂交育成的大豆细胞质雄性不育系并获得专利<sup>[12]</sup>。地方品种汝南天鹅蛋携带不育细胞质, 定名为 RN 型不育系, 并实现了三系配套。此后, 在中国又发现多个不育细胞质源, 李磊等<sup>[13-14]</sup>、赵丽梅等<sup>[15]</sup>、盖钧镒等<sup>[16]</sup>相继发现并育成了不育细胞质来自 ZD8319、XXT 和 N8855 的细胞质雄性不育系, 也均实现三系配套。此外, 已经报道的不育细胞质还有 N21566、N23168(野生豆), N2877, N1642 和 WSms<sup>[17]</sup>, 有些

收稿日期: 2014-11-18  
基金项目: 国家高技术研究发展计划“863 计划”(2011AA10A105); 国家自然科学基金(31201224, 31301399)。  
第一作者简介: 张井勇(1979-), 男, 在读博士, 副研究员, 主要从事大豆杂种优势利用。E-mail: zhangjy@cjaas.com。  
通讯作者: 李文滨(1958-), 男, 教授, 博导, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: wenbinli@neau.edu.cn;  
孙寰(1939-), 男, 研究员, 主要从事大豆杂种优势利用研究。E-mail: sunh@cjaas.com。

还没有进行详细研究和应用。至今,我国已育成了一批大豆细胞质雄性不育三系<sup>[18-21]</sup>,并选育和审定了世界上第一批大豆杂交种<sup>[22-27]</sup>。并提出“昆虫、作物、环境”三位一体的杂交大豆制种技术<sup>[28]</sup>。虽然杂交大豆的研发取得了突破性进展,但仍有一些关键问题制约杂交种选育及杂交种种子生产,不育系的育性稳定性就是其中之一。

细胞质雄性不育大豆的育性稳定性,不仅关系到大豆杂交种生产的可靠性、安全性、杂交种增产效果的有效发挥以及杂交种种子质量的提高,同时也是不育系研究领域的重大科学问题,如诱发育性转换的外部环境和内在生物学因素是什么,如何快速、准确鉴定育性稳定性,如何通过遗传改良手段提高育性稳定性等。这些问题的解决,不仅可以避免由育性转换对生产带来的风险,还可以依据研究结果,寻找有利于不育性表达的环境条件,建立制种基地,保障杂交种生产安全可靠进行,也对育性稳定性的理论研究有所贡献。

## 1 大豆核不育系的育性稳定性

### 1.1 隐性单基因控制的雄性不育系的育性稳定性

Brim<sup>[29]</sup>首先在大豆中发现了雄性不育雌性可育的核不育系 ms1,此后又陆续发现多个与 ms1 不等位的系列核不育系<sup>[30-31]</sup>。一般说来,多数核不育系育性较稳定,在光温条件变化较大的不同地区和不同年度种植时,不育性变化不大;然而,在光周期和温度变化较大时,有些 ms 不育系如 ms8、ms9,育性也发生不同程度的变化。Perez-Sackett 和 Palmer<sup>[32]</sup>发现,在光周期相同,人工气候箱的昼夜温度为 30~35℃/25℃时,ms8 不育度最高,而其它温度处理,均产生一定数量的自交荚,当昼夜温差为 6℃时自交结实率最高,而昼夜温差高于或低于 6℃时,对不育系自交结实均有负向影响,3 个昼夜温度一致的处理,2 个处理表现出在可育植株和不育植株上总的种子数没有显著差异,白天和夜间温度差异大的处理也得到同样的结果,在他们的研究结果中最适合自交结实的昼夜温度是 27℃/21℃。据 Wiebbecke 等<sup>[33]</sup>报道,ms9 不育系育性不稳定,在一定条件下,产生相当数量的自交荚,进一步研究表明,白天高温,有利于不育性的表达,当气候箱白天温度从 30℃增加到 35℃时,ms9 的自交荚大大减少,而夜间温度对不育度无影响。

Perez-Sackett 和 Palmer<sup>[32]</sup>还发现,用 ms8ms8 雄性不育雌性可育植株作母本和几个雄性父本杂交配制杂交种。2004 年 11 月~2005 年 3 月在智利的 Massai 进行了用昆虫传粉的杂交种生产的研究,在智利得到的 ms8ms8 植株上的种子,在衣阿华两个

地点 2 次重复种植,均产生雄性不育雌性可育植株。智利的环境转变了 ms8ms8 植株的育性。作者认为杂交种子原本应是昆虫进行异花授粉的产物,是稳定的,结果 ms8ms8 植株进行了自花授粉,得到了自交种子。

### 1.2 由核基因控制的部分雄性不育或不完全不育系的育性稳定性

除了 ms 系列不育系外,在大豆中还有另一类不育系,称为部分雄性不育或不完全不育,不育性也受核基因控制,但育性相当不稳定,如 p2、msp、Arkansas 突变体等,在光周期和温度发生变化时,育性也会随之变化。Caviness 和 Fagala<sup>[34]</sup>研究了昼夜温度对 Arkansas 突变体雄性不育表达的影响,结果表明开花结荚期的温度影响其雄性不育系的不育度,当白天温度 35℃,夜间温度为 27℃或 21℃时,均表现完全不育;昼夜温度为 29℃/21℃、21℃/16℃时,植株表现为部分可育,均有数量不等的自交荚产生。Stelly 和 Palmer<sup>[35]</sup>同时在生长箱和田间观察 msp 突变体的雄性不育性,发现高温有利于雄性不育的表达,夜间温度高时,不育植株上的自交结实降低。Carlson 和 Williams<sup>[36]</sup>发现,大豆 mspmsp 植株在昼夜温度分别为 24℃/24℃、24℃/21℃、24℃/18℃和 24℃/15℃处理下,可育性随着夜间温度的下降而增加,不育性随着夜间温度的下降而降低。Fehr 和 Caviness<sup>[37]</sup>在观察不同发育阶段外界环境对雄性育性的影响时,发现生殖生长阶段(R1~R8)的环境温度影响雄性不育的表达和结荚。

### 1.3 光-温敏感型雄性不育系的育性变化 (photoperiod-sensitive male sterility, PSMS)

光敏型育性转换主要受光周期控制。在一定的温度范围内(光敏温度范围),温度作用不大,但超出这个光敏温度范围,则育性失去光敏性而受温度控制,把这种类型称为光-温敏感型;温敏感型育性转换主要受温度控制,光周期不起作用或作用很小。卫保国等<sup>[38-40]</sup>在地方品种“土梅豆”中发现的大豆光(温)敏雄性不育系 88-428BY-827,它的育性主要受日照长度控制:在短日照(13.5~14.0 h·d<sup>-1</sup>)下雄性不育;在长日照(14.5~15.2 h·d<sup>-1</sup>)下雄性可育。出苗后 20 d 的 3.5 叶龄的短光周期处理导致雄性不育性表达。温度 23~30℃有利于雄性不育性向高度不育转换。虽然这些核不育系目前还无法用于杂交种生产,但其对光温反应的特性值得关注和借鉴。

## 2 大豆细胞质不育系的育性稳定性

Davis<sup>[41]</sup>在 1985 年申请了一项关于大豆质核互作雄性不育的专利,不育胞质来自大豆品种 Elf。到

目前为止,未见到对这一不育材料的进一步报道。孙寰等<sup>[11]</sup> 1993 年育成了大豆细胞质雄性不育系 OA 及其同型保持系 OB,不育细胞质来自地方栽培品种汝南天鹅蛋,核不育基因来自野生豆 5090035,OA 和 OB 具有一年生野生大豆的表现型,同时,染色体纯合易位,这类不育系被称为 RN 型不育系。

2.1 RN 型细胞质不育系育性稳定性

孙寰等<sup>[11-12]</sup>利用人工气候箱研究发现,不育系 OA 和保持系 OB,在每天光照时间 14 h 恒定,昼夜温度分别为 25℃/15℃、30℃/20℃ 和 35℃/25℃ 时,不育系 OA 均表现高度不育,花粉败育率为 99.60%~100%。在昼夜温度为 30℃/20℃ 不变,光照时间分别为 12.5、14.0 和 15.5 h 时,不育性也极为稳定,花粉败育率为 99.65%~99.96%。保持系 OB 在不同的光照和昼夜温度处理下,均表现高度可育。Smith 等<sup>[42]</sup>利用 OA 和 OB 做类似试验,得到同样的结论,在昼夜温度和光照时间变化很大时,育性也极为稳定。

通常情况下,细胞质雄性不育系没有核不育稳定,像 OA、OB 这样高度稳定的基因型十分罕见,这是否与 OA 的细胞质和细胞核分别来自栽培大豆和野生大豆有关,或与细胞核存在染色体易位有关,尚待进一步研究和证实。

栽培大豆细胞质不育系的细胞质和细胞核均来自栽培种,而且染色体正常,无易位,其育性稳定性如何尚未见详细报道。孙寰等<sup>[43]</sup>发现不同栽培大豆不育系间育性稳定性差异很大,JLCMS29A 和 JLCMS4A 于 2001 年同时在我国吉林省和美国印地安那州种植,花粉败育率均高达 100%。而另一不育系在吉林省不育率为 100%,在美国印地安那州不育率则为 88.6%。初步观察表明,高温干旱有利于不育性的表达,而低温多雨有利于可育性的表达。张井勇等<sup>[44]</sup>发现个别不育系冬季在温室内种植,花粉育性由不育向可育转换,自交结实率达 40% 以上。通过盆栽控制土壤水分,在不同生育时期对不育系、保持系及杂交种进行土壤干旱处理,发现不同发育阶段土壤干旱处理对杂交种花粉败育率都会产生一定的影响,花芽分化期后各生育阶段土壤干旱处理增加了杂交种 F<sub>1</sub> 花粉的败育率。王曙明等<sup>[45]</sup>发现有些组合杂种 F<sub>1</sub> 育性在不同地点种植差异极大,而有些组合则非常稳定。

张井勇等<sup>[46]</sup>将 RN 胞质的不育系分为极易被恢复、易被恢复和不易被恢复 3 类。这 3 类不育系除了被恢复程度不同外,其育性稳定性也存在差异,在赵丽梅<sup>[47]</sup>的研究中,利用 2 个易被恢复不育系 JLCMS9A、JLCMS82A,与强恢复系 JLR1 及恢复系 JLR4 配置杂交组合,分析其 F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub> 代的育性稳定

性,发现在不同纬度环境条件下,组合(JLCMS9A × JLR1) F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub> 的花粉可育率均高于组合(JLCMS82A × JLR4) F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>。

2.2 其它类型不育细胞质育性稳定性

在国内,除吉林省农业科学院外,其它单位如南京农业大学、安徽省农业科学院、安徽省阜阳农科所等,相继发现中豆 19、N8855 及其它不育细胞质源<sup>[13-17]</sup>,并审定了杂交种,盖钧镒等<sup>[16]</sup>对 N8855 细胞质类型不育系 NJCMS1A、NJCMS1B 的育性稳定性做了初步研究,结果表明不育系 NJCMS1A 雌性育性正常,在不同环境条件下雄性不育性稳定。张磊等<sup>[48]</sup>也对育成的 M 型不育系的环境效应作了初步研究,通过不同时期播种,使材料开花期处在不同的光温条件下,开花期平均温度和日照时数分别设定为 24.62℃/14.31 h、29.64℃/13.50 h 和 26.65℃/13.02 h,结果不育株率变化不大,说明 M 型雄性不育系相对较稳定。以上研究仅针对某一类型的个别不育系做了相关报道,没有针对细胞质来源相同但细胞核来源不同的大量不育系做更研究;此外,同一细胞质来源的不同不育系间育性稳定性是否有差异,如果有差异,其育性稳定性受何种因素影响,均有待于进一步研究。在国外,除了 Smith 等<sup>[42]</sup>利用吉林农业科学院的材料做了育性稳定性研究外,由于没有发现可实际应用的大豆细胞质不育系,尚没有其它相关报道。

3 结 语

虽然,在我国大豆杂种优势利用研究已取得较快进展,但距离杂交大豆完全产业化还有一定距离,许多基础研究亟待深入,育性稳定性研究作为其中问题之一,目前已被逐渐重视,大豆不育系的不稳定,将会严重影响杂交大豆产业化的进程。

3.1 不育系不稳定严重影响杂交种制种

不育系不稳定主要表现为:不育系在种植过程中由于环境因素的影响,发生由不育向可育的转变,原本异花授粉的植株产生一定数量自花授粉并结实现象,从而导致制种失败,自花授粉所得 F<sub>1</sub> 种子种植后,其植株如不育,在生产上将造成减产。在水稻杂种优势利用过程中,1989 年长江中下游地区出现 39 年一遇的持续数天异常低温,日平均温度 23℃ 左右<sup>[49]</sup>,导致许多所谓的水稻“光敏”不育系出现严重的育性波动,给水稻杂交种制种造成重大损失。

3.2 杂交种不稳定在生产上将造成重大损失

杂交种不稳定主要表现为:杂交种植后受一定极端天气影响,原本正常结实的杂种 F<sub>1</sub> 植株由于花粉败育率增加而产生结实减少甚至不结实的现

象,造成减产。王曙明等<sup>[45]</sup>在光温差异大的 4 个不同纬度地点进行育性鉴定试验,种植了 10 个不育系与 60 个恢复系配制的 125 个杂交 F<sub>1</sub> 组合。发现有些杂交 F<sub>1</sub> 组合的育性在不同地点种植表现差异显著,这些组合育性稳定性受环境条件影响;同时还得出杂交 F<sub>1</sub> 组合的育性稳定性同时受其母本不育系及父本恢复系的影响。

4 展 望

大豆不育系的育性稳定性,对于同一类型细胞质不育系而言,细胞核不同可能影响其育性稳定性,但不同细胞质间稳定性有无差异,尚需进一步研究。在未来的杂交大豆产业化过程中,首先应筛选高度稳定的不育细胞质源;其次在同类不育细胞质中,选育高度稳定的不育系;最后应重视对恢复系的选育,因为杂交种育性稳定性与恢复系可能也有相关性。

参考文献

[1] Duvick D N. Inference of morphology and sterility on breeding methodology, in“plant breeding” [C]//Frey K J. A symposium held in Iowa State University,Iowa: Iowa State University, 1966: 85-138.

[2] Kidd H J. The inheritance of restoration of fertility in cytoplasmic male-sterile sorghum. A preliminary report[J]. Sorghum Newsletter,1961,4:47-49.

[3] 石明松,邓景扬. 湖北光感核不育水稻的发现、鉴定及其利用途径[J]. 遗传学报,1986,13(2):107-112. ( Shi M S,Deng J Y. The discovery,determination and utilization of the hubei photosensitive genic male-sterile rice ( *Oryza sativa* subsp. *japonica* ) [J]. Acta Genetica Sinica, 1986,13(2):107-112. )

[4] 林生,杨振玉,齐德权,等. BT 秀岭 A 不育性的稳定性分析研究[J]. 杂交水稻,1987(3):9-12. ( Lin S,Yang Z Y,Qi D Q,et al. Study and analysis on fertility stability of BT Xiuling A [J]. Hybrid Rice, 1987,(3):9-12. )

[5] Brim C A, Stuber C W. Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybean[J]. Crop Science,1973,15: 858-861.

[6] 余建章. 大豆轮回选择[C]//全国大豆学术讨论会,武汉,1986:1-13. ( Yu J Z. The recurrent selection on soybean [C]// National Soybean Academic Seminar,Wuhan,1986:1-13. )

[7] Crater T E Jr, Brar G, Burton J W, et al. Seed yield on field-grown ms2 ms2 male-sterile plants[J]. Soybean Genetics Newsletter, 1986,13:159-163.

[8] Rose J L, Buter D G, Ryley M J. Yield improvement in soybean using recurrent selection[J]. Australian Journal of Agricultural Research,1992,43(1):135-144.

[9] 宋启建,吴天侠,盖钧镒. 利用大豆隐性核不育基因进行群体改良的技术和方法的探讨[J]. 大豆科学,1997,16(1):80-84. ( Song Q J,Wu T X,Gai J Y. Application of soybean male sterility to population improvement [J]. Soybean Science, 1997,16(1):80-84. )

[10] 司丽珍,王明军,邱家驹,等. 大豆雄性核不育互交群体 RS6Y 在南京和 Raleigh 的异地产量轮回选择响应[J]. 大豆科学,2002,21(2):32-35. ( Si L Z,Wang M J,Qiu J X,et al. Differential responses to yield recurrent selection under Nanjing and Raleigh conditions on ms1 intermating population RS6Y [J]. Soybean Science, 2002,21(2):32-35. )

[11] 孙寰,赵丽梅,黄梅. 大豆质核互作不育系研究[J]. 科学通报,1993,38(16):1535-1536. ( Sun H,Zhao L M, Hunag M. Studies on cytoplasmic-nuclear male sterile soybean [J]. Chinese Science Bulletin, 1993,38(16):1535-1536. )

[12] 孙寰,赵丽梅,黄梅. 质核互作雄性不育大豆及生产大豆杂交种的方法:中国,Z197112173. 7[P]. 2000. ( Sun H, Zhao L M, Huang M. Cytoplasmic-genetic male sterile soybean and method for producing hybrid soybean:China,Z197112173. 7[P]. 2000. )

[13] 李磊,胡亚敏,杨庆芳. 对 8909 和 8912 两个不育组合的观察与分析[C]//第五届全国大豆会论文集. 承德:河北农业出版,1993:23-24. ( Li L,Hu Y M,Yang Q F. The observation on 2 hybrid sterility combination of 8909 and 8912 [C]//National Soybean conference V. Chengde: Hebei Agricultural Press, 1993: 23-24. )

[14] 李磊,杨庆芳,胡亚敏,等. 栽培大豆双亲基因互作型不育材料的发现及其遗传推断[J]. 安徽农业科学,1995,23(4): 304-306. ( Li L,Yang Q F,Hu Y M,et al. Discovery and genetic analysis on *Glycine max* parents gene interaction sterile material [J]. Journal of Anhui Agricultural Science,1995,23(4):304-306. )

[15] 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. ( Zhao L M,Sun H, Huang M. The development and preliminary study cytoplasmic male sterile soybean line ZA [J]. Soybean Science, 1998, 17(3):268-270. )

[16] 盖钧镒,丁德荣,崔章林,等. 大豆质核互作雄性不育系 NJCMS1A 的选育及其特性研究[J]. 中国农业科学,1999,32(5):23-27. ( Gai J Y,Ding D R,Cui Z L,et al. Development and performance of the cytoplasmic 2 nuclear male sterile line njcms1A of soybean [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1999,32(5):23-27. )

[17] 赵团结,盖钧镒. 大豆不育细胞质资源的发掘与鉴定[J]. 作物学报,2006,32(11):1604-1610. ( Zhao T J,Gai J Y. Identification and evaluation of new sources of male-sterile cytoplasm in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(11):1604-1610. )

[18] Zhao T J,Gai J Y. Discovery of new male-sterile cytoplasm sources and development of a new cytoplasmic-nuclear male-sterile line NJCMS3A in soybean[J]. Eupytica,2006,152:387-396.

[19] 丁德荣,盖钧镒,崔章林,等. 大豆质核互作雄性不育系 NJCMS1A 及其保持系 NJCMS1B 的选育与验证[J]. 科学通报,1998,43(17):1901-1902. ( Ding D R,Gai J Y,Cui Z L,et al. Development and verification of soybean cytoplasmic-nuclear male-sterile line NJCMS1A and NJCMS1B [J]. Chinese Science Bulletin,1998,43(17):1901-1902. )

[20] 许占友,李磊,常汝镇,等. 大豆质核互作雄性不育系核不育基因的遗传分析[J]. 中国农业科学,1999,32(增刊):1-8. ( Xu Z Y,Li L,Chang R Z,et al. Genetic analysis of nuclear male sterile genes of soybean cytoplasmic male sterile lines [J]. Scientia Agricultura Sinica,1999,32(S):1-8. )

[21] 张磊,戴欧和. 大豆质核互作不育系 W931A 的选育研究[J].

- 中国农业科学, 1997, 30 (6): 90-91. (Zhang L, Dai O H. Selection and breeding of nucleo-cytoplasmic male sterile line W931A in soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 1997, 30(6): 90-91. )
- [22] 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, 2003, 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, 2003, 26(3): 15-17. )
- [23] 张磊, 戴瓠和, 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. )
- [24] 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. (Peng B, Zhao L M, Wang S M, et al. Studies on breeding of ‘Hybsoy2’ soybean and high yield seed production technique[J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2008, 33(2): 3-4, 7. )
- [25] 彭宝, 赵丽梅, 张伟龙, 等. 大豆杂交种杂交豆3号选育报告[J]. 吉林农业科学, 2010, 35(6): 4-5. (Peng B, Zhao L M, Zhang W L, et al. A breeding report of hybrid soybean ‘Hybsoy 3’ [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2010, 35(6): 4-5. )
- [26] 彭宝, 张连发, 张伟龙, 等. 大豆杂交种杂交豆5号选育报告[J]. 吉林农业科学, 2011, 36(6): 7-8. (Peng B, Zhang L F, Zhang W L, et al. A breeding report of hybrid soybean ‘Hybsoy5’ [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2011, 36(6): 7-8. )
- [27] 黄志平, 李杰坤, 张磊, 等. 高蛋白杂交大豆“杂优豆2号”选育及栽培技术[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(5): 2029, 2133. (Huang Z P, Li J K, Zhang L, et al. Study on breeding and cultivation technology of hybrid soybean “Zayoudou No. 2” with high-protein[J]. Journal of Anhui Agricultural Science, 2013, 41(5): 2029, 2133. )
- [28] 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. (Zhao L M, Peng B, Zhang W L, et al. Establishment of technology system for hybrid soybean seed production[J]. Soybean Science, 2010, 29(4): 707-711. )
- [29] Brim C A, Young M F. Inheritance of male-sterile character in soybean[J]. Crop Science, 1971, 11: 564-567.
- [30] 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, USA, 2004: 171-173.
- [31] Frasch R M, Weig C, Perez P T, et al. Molecular mapping of 2 environmentally sensitive male-sterile mutants in soybean [J]. Journe Heredity, 2010, 102: 11-16.
- [32] 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]. Euphitica, 2012, 186: 847-853.
- [33] Wiebbecke 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: 1503-1510.
- [34] Caviness C E, Fagala B L. Influence of temperature on a partially male-sterile soybean strain[J]. Crop Science, 1973, 13: 503-504.
- [35] 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: 539-546.
- [36] 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: 646-648.
- [37] Fehr W R, Caviness C E. Stages of soybean development. Spec. Rep. 1977, 80. Iowa Agric. Home Econ. Exp. Stn., Iowa State Univ., Ames, IA.
- [38] 卫保国. 大豆光温敏感型雄性不育系发现的初报[J]. 作物品种资源, 1991(3): 12. (Wei B G. A preliminary report on photothermo sensitive male-sterility soybean [J]. Chinese Seeds, 1991(3): 12. )
- [39] 卫保国, 孙贵臣. 大豆光敏雄性不育系的发现鉴定[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1995: 185-189. (Wei B G, Sun G C. Discovery and identification of photoperiod-sensitive male-sterile soybean[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1995: 185-189. )
- [40] 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(增刊): 69-71. (Wei B G, Wang X L, Chang J W, et al. Photoperiod sensitive characteristics of photo-thermo sensitive male-sterile soybean 88-428 BY in florescence [J]. Journal of Shanxi Agricultural University, 1996, 16(S): 69-71. )
- [41] Davis W H. Route to hybrid soybean production. US, 4545146 [P]. 1985.
- [42] Smith M B, Horner H T, Palmer R G. Temperature and photoperiod effects on sterility in a cytoplasmic male-sterile soybean[J]. Crop Science, 2001, 41: 702-704.
- [43] 孙寰, 赵丽梅, 王曙明, 等. 大豆杂种优势研究进展[J]. 中国油料作物学报, 2003, 25(1): 92-96, 100. (Sun H, Zhao L M, Wang S M, et al. Review of soybean heterosis utilization [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2003, 25(1): 92-96, 100. )
- [44] 张井勇, 赵丽梅, 彭宝, 等. 土壤干旱对大豆杂交种育性稳定性影响的初步研究[C]//第九届全国大豆学术讨论会, 武汉, 2013. (Zhang J Y, Zhao L M, Peng B, et al. Preliminary studies on fertility stability of three-line hybrid soybean under soil drought [C]//National Soybean Academic Seminar IX, Wuhan, 2013: 8. )
- [45] Wang S M, Wang Y, Zhao L M, et al. Analysis of fertility stability of F<sub>1</sub> in hybrid soybean[R]. WSRC XI, oral(92), durban, South Africa, 2013, 2: 17-22.
- [46] 张井勇, 孙寰, 赵丽梅, 等. 大豆 RN 不育胞质不育与恢复类型的研究[J]. 大豆科学, 2010, 29(4): 559-564. (Zhang J Y, Sun H, Zhao L M, et al. Classification of male-sterile lines with RN sterile cytoplasm and their restorers[J]. Soybean Science, 2010, 29(4): 559-564. )
- [47] 赵丽梅. RN型大豆细胞质雄性不育基础研究[R]. 长春: 博士后研究报告, 2012: 25-31. (Zhao L M. Basic research of RN cytoplasmic male sterility in soybean[R]. Changchun: Postdoctoral Research Report, 2012: 25-31. )
- [48] 张磊, 戴瓠和, 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): 34-38. (Zhang L, Dai O H, Huang Z P, et al. Selection of soybean male sterile line of nucleo-cytoplasmic interaction and its fertility [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1999, 32(4): 34-38. )
- [49] 邓国樱, 邓晓娟, 唐俐, 等. 水稻光温敏核不育系育性波动的解决途径和方法[J]. 杂交水稻, 2000, 15(4): 4-5. (Deng G Y, Deng X X, Tang L, et al. Approaches and methods for overcoming male sterility fluctuation of PTCMS lines in rice[J]. Hybrid Rice, 2000, 15(4): 4-5. )