



大豆杂种优势利用的研究进展和展望

丁先龙, 贺建波, 杨守萍*, 盖钧铭*

南京农业大学农学院/国家大豆生物育种产教融合创新平台/农业农村部大豆生物学与遗传育种重点实验室/江苏省大豆生物技术与智能育种重点实验室/生物育种钟山实验室/作物遗传与种质创新利用全国重点实验室/江苏省现代作物生产协同创新中心/国家大豆改良中心, 南京 210095

* 联系人, E-mail: sri@njau.edu.cn; spyang@njau.edu.cn

2024-12-31 收稿, 2025-03-02 修回, 2025-04-18 接受, 2025-04-18 网络版发表

国家重点研发计划(2022YFF1003500, 2022YFF1003504, 2024YFD1201400, 2024YFD1201401)资助

摘要 杂种优势利用是提高作物单产的重要途径之一, 它利用了与纯系品种不同的遗传效应. 试验证明大豆具有可资利用的杂种优势, 利用雄性不育系及雄性不育保持系和雄性育性恢复系是作物杂种优势利用中生产杂种种子的的重要途径. 基于质核互作雄性不育系统的“三系法”是当前大豆杂交种制种中应用最为广泛的途径, 迄今已利用“三系”(不育系、保持系和恢复系)杂交种生产体系审定了46个杂种大豆品种, 比对照平均增产近13%. 可见, 杂种优势利用可作为我国大豆单产提升的突破性技术. 本文重点综述了大豆杂种优势的遗传构成与利用途径、大豆质核互作雄性不育与“三系”选育、大豆细胞核雄性不育与利用、大豆杂种品种的审定与杂种种子的生产技术的研究进展, 并就当前大豆杂种优势商业化应用需要进一步攻克的关键问题进行了探讨.

关键词 大豆, 杂种品种(杂交种), 杂种优势, 质核互作雄性不育系, 雄性育性恢复系, 昆虫传粉

大豆是重要的蛋白和油脂作物, 在国民经济中占有重要的地位. 近年来, 在大豆产业振兴计划的支持下, 我国大豆产量有所增加, 但近五年(2020~2024年), 大豆进口量始终维持在9100万吨以上, 对外依存度高达80%以上, 大豆居高不下的进口量给我国粮食安全带来严重的潜在风险, 已成为国家和人民普遍关注的粮食安全问题. 国家高度重视大豆产业发展, 连续多年的中央一号文件先后提出“大豆振兴计划”“盐碱地种植大豆”“玉米大豆带状复合种植”“大力实施大豆和油料产能提升工程”和“巩固大豆扩种成果, 支持发展高油高产品种”等号召, 大豆产能问题受到全国重视, 我国大豆种植面积和总产量出现恢复性增长. 然而, 随着我国人口的增长和居民生活水平的提高, 国内大豆产量无法满足日益增长的需求, 因而国产大豆的单产亟待提高.

杂种优势利用是提高作物单产的重要途径之一,

在水稻、油菜、玉米等作物上已得到广泛应用, 并取得了显著的经济和社会效益. 早在上个世纪国内外就开展了大豆杂种优势利用的探索, 研究结果表明大豆具有明显的杂种优势^[1~4]. 不同年代不同科研人员使用不同的杂交组合进行研究, 均发现大豆杂交种在产量方面具有明显的超亲优势, 超亲优势率可达15.6%以上, 一些高优势组合的超亲优势率达50%以上、超对照可达30%以上^[1~9], 表明大豆在产量性状方面具有明显的杂种优势.

雄性不育系是作物杂种种子生产中的关键材料, 基于质核互作雄性不育(cytoplasmic-nuclear male sterility, CMS)系统的“三系法”和细胞核雄性不育(genic male sterility, GMS)系统的“两系法”是农作物杂交种制种中应用最为广泛的两种方式, 当前大豆在杂交种培育方面主要采用“三系法”. 截至2024年年底, 我国大豆研究人员利用“三系”(不育系、保持系和恢复系)杂交

引用格式: 丁先龙, 贺建波, 杨守萍, 等. 大豆杂种优势利用的研究进展和展望. 科学通报, 2025, 70: 3066–3083

Ding X, He J, Yang S, et al. Research progress and perspectives on the utilization of heterosis in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 3066–3083, doi: [10.1360/TB-2024-1386](https://doi.org/10.1360/TB-2024-1386)

种生产体系已审定46个杂种大豆品种，区试比对照平均增产近13%，其中增产幅度15%以上的杂种大豆品种13个^[10,11](表1)。“十二五”以来审定杂种大豆品种38个，说明近年来我国杂种大豆研究在育种规模上的不断扩大和杂种优势利用技术上的不断提升。本文将全面综述大豆杂种优势利用的研究进展，并对大豆杂种优势利用过程中需要攻克的关键问题进行分析 and 展望。

1 大豆杂种优势的遗传构成与利用途径

大豆是否值得利用杂种优势决定于是否能找到具有足够强的优势组合使杂种优势的增益能超过杂种种子生产的成本。一般来说，杂种优势这个自然现象是广泛存在的，关键是育种工作者能否找到具有一定优势强度的杂种组合。大豆杂种选育过程，主要是杂交亲本的选配和测试过程，只有充分利用适宜的亲本，才有可能配制出高优势的杂交组合。遗传学家为了帮助育种者找到强优势的组 合，致力于揭示杂种优势的遗传机制。早期在分子标记和基因构成未发现时，遗传学家通过杂交试验推测基因及其效应，杂种表现出优势与杂合子有关，所以一般认为与基因的显性程度有关。产量

的杂种优势涉及不止一个基因，而是多个位点的综合表现，所以育种家从应用出发，提出了亲本一般配合力和特殊配合力的概念，而且提出配合力与亲本间的遗传距离有关，认为：(1) 大豆亲本间产量杂种优势既与双亲一般配合力之和及特殊配合力有关，又不完全相关。一般情况下高优势高产组合的亲本产量配合力的特点为双亲具有较高的一般配合力之和，同时有较高的特殊配合力，或亲本之一具有较高的一般配合力；(2) 大豆双亲间有一定的遗传距离是获得高优势高产组合的前提，但利用遗传距离大的双亲获得的杂交组合并不一定都有高产优势，还有生态适应性等一些其他因素决定杂种优势；(3) 大豆杂种产量的遗传构成主要包括超显性效应、部分显性效应以及少量的加性效应等^[9,20-26]。国家大豆改良中心杨加银等人^[22]应用统计遗传主-微位点组方法对来自我国和美国的8个大豆品种双列杂交组合的产量性状遗传构成及其效应进行了系统分析，发现大豆杂种的产量由6个主位点组控制，且显性效应大于加性效应。进一步研究发现大豆杂种的遗传构成主要包括主位点组杂合显性效应、主位点组纯合加性效应、微位点组杂合显性效应和微位点组

表 1 国内各研究单位选育的代表杂种大豆品种

Table 1 Representative hybrid soybean varieties bred by various research institutions in China

杂交种名称	不育系	恢复系	育种单位	审定时间	审定区域	区域试验较对照增产(%)	脂肪含量(%)	蛋白质含量(%)	参考文献
杂交豆1号	JLCMS9A	JLR1	吉林省农业科学院	2002	春播区	21.9	21.09	39.19	[12]
杂优豆1号	W931A	WR016	安徽省农业科学院	2004	夏播区	15.4	18.96	43.56	[13]
杂交豆2号	JLCMS47A	JLR2	吉林省农业科学院	2006	春播区	22.7	20.54	40.75	[14]
阜杂交豆1号	阜CMS5A	阜恢6号	阜阳市农业科学院	2010	夏播区	20.6	19.43	44.65	[15]
吉育609	JLCMS103A	JLR102	吉林省农业科学院	2015	春播区	17.0	22.54	37.52	[16]
吉育610	JLCMS128A	JLR98	吉林省农业科学院	2016	春播区	18.7	21.15	37.32	[17]
吉育612	JLCMS57A	JLR9	吉林省农业科学院	2017	春播区	16.0	20.92	42.07	[18]
吉育639	JLCMS191A	JLR403	黑龙江农业科学院绥化分院 吉林省农业科学院	2019	春播区	13.1	23.78	37.04	[11]
佳吉1号	JLCMS178A	JLR124	黑龙江农业科学院佳木斯分院 吉林省农业科学院	2019	春播区	15.3	22.15	40.46	[11]
吉育641	JLCMS191A	JLR158	吉林省农业科学院	2020	春播区	17.4	22.43	38.58	[11]
吉育643	JLCMS212A	JLR346	吉林省农业科学院	2020	春播区	15.3	21.69	38.14	[11]
吉农H1	JLCMS254A	JLR192	吉林农业大学吉林省农业科学院	2020	春播区	17.8	21.93	38.17	[11]
吉育645	JLCMS234A	JLR9	黑龙江农业科学院佳木斯分院 吉林省农业科学院	2021	春播区	15.4	20.12	44.77	[19]
吉农H2	JLCMS212A	JLR414	吉林农业大学吉林省农业科学院	2021	春播区	17.8	22.91	38.86	[11]
晋豆53号	SXCMS13A	TH46	山西农业大学 (山西省农业科学院) 南京农业大学	2022	春播区	9.8	19.37	41.12	[11]

纯合加性效应等, 它们的相对重要性依次递减, 并进一步提供了挖掘遗传潜力进行优势改良的方法, 但该方法建立在假定无复等位基因、复等位基因被拆分为多个双等位性的主位点组的基础上, 无法明确具体复等位基因的差异类型. 上述统计遗传方法为理解大豆杂种优势的遗传构成和大豆杂种产量的聚合育种提供了初步依据.

随着分子标记和基因构成研究的进展, 杂种基因/数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)定位逐步兴起. 为进一步挖掘与大豆杂种优势相关的基因位点及等位变异用于精准改良杂种大豆产量性状, 大豆研究人员针对大豆杂种优势利用有关的杂种基因/QTL定位、杂合位点遗传效应及相应的杂种设计育种开展了研究. 杂种QTL/基因位点的定位与纯系品种的定位不同, 定位群体应该是杂种, 通常都用双列杂交群体, 相应地定位的统计计算方法也不同. 为此, 研究人员利用大豆多亲本遗传交配设计杂种群体, 先后提出了单标记分析方法和加性-显性多位点模型下偏最小二乘回归结合遗传算法(partial least squares regression plus genetic algorithm, PLSRGA)以及由后者衍生的杂种群体全基因组QTL及其环境互作的高效检测方法(hybrid population QTL mapping, HPQM)等杂种群体QTL检测方法^[22,23,26,27].

1.1 大豆双列杂交群体单标记定位方法

国家大豆改良中心杨加银等人^[23]在考虑复等位基因的情形下, 利用8个不同来源的大豆品种采用单标记分析法检测到38个与产量显著相关的标记基因位点, 其中单个位点可解释产量表型变异的11.95%~30.20%. 同时该研究还发现增效显性杂合位点、增效加性纯合位点、减效加性纯合位点和减效显性杂合位点等为大豆杂种产量相关位点的主要构成, 它们的相对重要性也依次递减. 然而, 单标记分析模型极易受到其他邻近位点的干扰, 从而导致检测结果的假阳性率较高.

1.2 PLSRGA和由此衍生的HPQM

随后, 国家大豆改良中心Wang等人^[26]建立了多位点模型下的杂种QTL-allele的定位方法. 该法以双列杂交和NCII(North Carolina design II)遗传设计的杂种F₁群体为遗传作图群体, 利用测序数据(通过RAD-seq, 基于限制性位点相关DNA的测序)获得的具有复等位变异的全基因组SNP(single nucleotide polymorphism)连

锁不平衡区段SNPLDB为标记, 采用PLSRGA分析方法开展大豆产量杂种优势显著相关的分子标记复等位性分析, 发现在加性-显性遗传模型中, 具有复等位变异条件下的大豆杂种产量超亲优势包含了基因的超显性效应、部分显性效应和少量的加性效应. 在对来自8个亲本的大豆双列杂交群体产量试验结果的PLSRGA分析中, 共鉴定出28个主效QTL(138个等位变异), 它们对表型变异的贡献率为61.8%. 同时, 该方法能够通过全群体定位得到加性效应和显性效应两个矩阵, 从而获得各个组合的遗传效应组成, 从中找出该杂种遗传构成的弱点及其有待改良的位点与方案.

近年来, 随着高通量测序技术的发展, 分子标记密度越来越高, 而在杂种群体中, 由于亲本的多样性, 每个遗传位点上还存在多个等位变异的情况, 上述大豆杂种群体QTL检测多位点模型方法通常只适用于少量分子标记, 难以高效地分析全基因组高密度分子标记或部分算法计算时间较长, 难以满足实际的需求. 为此, 国家大豆改良中心程梦雪^[27]基于全基因组高密度SNP分子标记, 结合染色体区段和位点组分析方法, 构建了包含复等位变异的加性-显性及其环境互作效应多位点模型, 利用优化的偏最小二乘回归(partial least squares regression, PLSR)和遗传算法(genetic algorithms, GA)进行模型估计与变量选择, 提出了适用于大豆杂种群体全基因组水平上的主效及环境互作效应QTL检测方法-HPQM, 同时发现与单标记分析方法、PLSRGA方法相比, HPQM方法在保证检测功效的情况下, 大幅缩短了计算时间, 从而为大豆杂种群体全基因组QTL的检测提供了高效方法. 随后, 程梦雪^[27]利用HPQM方法和基于8个大豆亲本的双列杂交设计杂种群体, 获得12个大豆单株荚数QTL, 其中3个QTL仅有环境互作效应, 1个QTL兼有主效和环境互作效应. 大豆单株荚数所关联的QTL以及各组合的杂种优势显性度分析结果表明, 大豆单株荚数的杂种优势主要由超显性(over-dominance, OD)、部分或完全显性(partial dominance or complete dominance, PD)以及纯合加性效应(homozygous additive, HA)位点共同组成, 其中以正向的超显性位点为主. 同时利用15个亲本构建的NCII设计群体和HPQM方法, 获得10个小区产量QTL, 其中有2个QTL仅有环境互作效应. 大豆小区产量的杂种优势遗传组成类型分析表明, 大豆小区产量的杂种优势形成主要由正向超显性(+OD)与正向加性位点(+HA)共同决定. 可见, 纯合位点、杂合位点及其环境

互作等效应共同决定大豆杂种优势。此外,研究人员开发了大豆杂种群体全基因组QTL检测的高效计算机软件(<https://gitee.com/njau-sri/HPQM>),该软件具有跨平台、高性能、开源免费、操作便捷等特点^[27]。随着基于全基因组高密度分子标记和杂种群体遗传解析方法的不断更新与利用以及配套软件的开发,研究人员对大豆杂种优势的遗传构成研究也在不断深入,为今后进一步研究大豆杂种优势形成的分子机制解析和杂种组合优势的改良提供理论支撑,从而提高优势组合的选育效率。

杂种优势利用除了得到强优势组合是其前提外,大豆作为典型的自花授粉作物,另一关键是产生杂种种子的手段。当前,基于CMS系统的“三系法”和GMS系统的“两系法”是水稻、玉米、油菜等主要农作物杂种制种中应用最为广泛的两种方式,在大豆中主要利用“三系法”进行杂种优势利用,同时对利用途径中的相关技术进行了研发。在大豆不育系的繁殖田和杂种制的制种田中,不育系分别与保持系和恢复系按比例(如2:1)间隔种植^[10,28],通过昆虫传粉,不育系获得保持系的花粉而收获的种子即为不育系,而不育系从恢复系获取花粉后所结的种子则为杂交种子。但是“三系法”受恢保关系的制约而对种质资源利用率低,随着大豆光敏不育基因 $ms3$ 的发掘,“两系法”也正在应用到杂种大豆的育种中。Hou等人^[29]研究发现,大豆 $ms3$ 突变株在短日照条件下表现不育可实现异交制种,在长日照条件下育性得到恢复可自交繁种,省去了传统的“三系法”中借助保持系繁殖不育系的步骤,同时使得该不育系可与任何可育系进行杂交,从而极大拓宽了亲本的遗传基础。以此为基础,吉林省农业科学院开发了一套通过创制大豆光敏不育系进行自交繁种和异交制种的方法,实现了“两系法”在杂交大豆育种中的应用(https://digitalpaper.stdaily.com/http_www.kjrb.com/kjrb/html/2024-11/06/node_7.htm),在一定程度上拓宽了大豆杂种优势利用的途径。

2 大豆质核互作雄性不育与“三系”选育

基于质核互作雄性不育的“三系法”杂种选育系统是当前大豆杂种优势利用的主要途径,本节重点对大豆质核互作雄性不育和“三系”选育进行综述与讨论。

2.1 大豆雄性不育细胞质的挖掘和不育系的创制

大豆质核互作雄性不育现象最早由Davis^[30]报道,

且在随后的专利中对大豆杂交种的生产过程进行了描述^[31,32],此后再无进一步研究报道。随后,大豆质核互作雄性不育研究主要在我国进行。雄性不育细胞质是大豆“三系”杂种优势利用的关键,目前,国内报道实现“三系”配套的大豆不育细胞质类型主要包括RN型^[33,34]、ZD型^[35~37]、N8855型^[38~41]、N21566型^[42]和N23661型^[43]等,这五种类型的不育细胞质分别来源于5个栽培大豆。

(1) 汝南天鹅蛋(RN型)。吉林省农业科学院孙寰等人^[33]以来源于河南汝南的栽培大豆汝南天鹅蛋和一年生野生大豆分别作为母本和父本,通过远缘杂交途径发现获得的杂种 F_1 表现为高度雄性不育,进一步利用正反交试验发现栽培大豆汝南天鹅蛋中含有不育细胞质,随后分别以野生大豆(5090035)和栽培大豆(伊川绿大豆)为核背景通过连续回交育成雄性不育系OA和YA,同时找到了恢复系,实现“三系”配套^[44],进一步研究发现RN型不育系属于配子体不育^[44]。当前,吉林省农业科学院利用RN型不育细胞质已育成适宜不同生态区的不育系300多个^[11]。

(2) 中豆19(ZD型)。中国农业科学院油料作物研究所Peng等人^[45]以来源于湖北的大豆品系ZD8319为母本与栽培大豆开展正反交试验,发现正交高度雄性不育,而反交正常可育,推断ZD8319携带不育细胞质。安徽省农业科学院张磊等人^[37]以中油89B为母本,分别与3个栽培大豆品种杂交,在 F_1 代均发现不育株,并通过连续回交获得3个稳定遗传的不育系W931A、W936A、W933A,证明中油89B含有不育细胞质。阜阳市农业科学院李磊等人^[35]发现以8908和8912为母本的两个杂交组合的 F_1 代植株表现为高度雄性不育,而反交雄性育性正常,推断该雄性不育由质核互作引起,并以此为基础育成阜CMS1A~阜CMS10A等一批不育系^[46]。吉林省农业科学院赵丽梅等人^[36]以RN型CMS不育系的保持系YB为父本,与ZD8319进行测交,育成稳定的以ZD8319细胞质为遗传背景的栽培大豆质核互作雄性不育系ZA并实现“三系”配套。这些不育系无论是来源于中油89B,还是8908、8912或ZD8319,它们的母本效应均源自中豆19或以其作母本衍生系的细胞质,因此将该类不育细胞质称为ZD型。遗传分析发现ZD型不育系属于配子体不育^[47]。

(3) N8855。国家大豆改良中心盖钧镒等人^[38~41]从大量杂交组合的筛选中发现两个栽培大豆N8855×N2899的 F_1 不育,而反交可育,随后通过连续5年重复验

证和多轮回交, 确认来源于湖北的栽培大豆N8855含有不育细胞质并选育出质核互作雄性不育系NJCMS1A, 并实现“三系”配套. 遗传分析发现N8855型不育系属于孢子体不育^[48-50]. 此外, 以NJCMS1A为基础, 已转育出NJCMS2A^[49,50]、NJCMS5A^[51]等适宜不同生态区的几十份不育系.

(4) N21566. 国家大豆改良中心Zhao等人^[42]以不育系NJCMS1A的保持系N21249为父本, 通过广泛测交发现来源于湖北通山的栽培大豆N21566具有不育细胞质, 通过连续回交育成不育系NJCMS3A, 并实现“三系”配套. 该不育系的花粉败育发生在单核居中小孢子期, 要比N8855型CMS不育系NJCMS1A、NJCMS2A的败育时期早^[52,53], 意味着N21566型CMS不育系与N8855型CMS不育系在细胞学特征方面可能有所不同. 遗传分析发现N21566型不育系属于配子体不育^[42].

(5) N23661. 国家大豆改良中心Nie等人^[43]挑选覆盖6个生态区的野生材料和地方品种随机配制杂交组合, 发现两个栽培大豆组合[(N23661×N23658)F₁×N23658]呈现部分不育特性, 随后通过正反交试验和多轮回交, 确认来源于广东大埔的栽培大豆N23661含有不育细胞质并育成不育系NJCMS4A, 且已实现“三系”配套. 地理来源、线粒体分子标记和基因组序列分析发现, N23661型不育细胞质与RN型、ZD型、N8855型和N21249型不育细胞质均存在差异, 但N23661型不育系的不育类型尚未确定.

如上所述, 获得不育系的同时就获得了相应的雄性不育保持系. 除了上述五类不育细胞质, 研究人员还发现栽培大豆XXT、N2877、N1642、WSms和野生大豆N23168均携带不育细胞质^[36,54], 有待于进一步研究与利用. 尽管当前大豆杂种优势利用在不育细胞质挖掘和不育系创制方面取得一定进展, 但仍然存在不育细胞质种类不够丰富、高异交率不育系缺乏等问题, 制约了杂交大豆的产业化进程. 因此, 未来需要挖掘更多类型尤其是孢子体不育类型的不育细胞质, 同时在不育系的选育过程中要注重提高异交率.

2.2 大豆质核互作雄性不育恢复系的鉴定、评价与选育

有优良的不育系和保持系, 还要有相应的恢复系才能实现“三系”配套和杂交种的创制. 大豆CMS恢复系的鉴定主要采用测交法, 即对不育系与恢复系测交所得杂种F₁的雄性育性进行鉴定, 若雄性育性恢复, 则

认为其为恢复系, 但各研究在恢复系的鉴定标准上有所不同. 早期, 国家大豆改良中心Bai和Gai^[48]以及赵团结^[52]将花粉萌发率>5%、花药散粉性正常、成熟期植株结实正常“三系”杂种F₁的父本鉴定为恢复系, 吉林省农业科学院孙寰等人^[55]则将“三系”杂种F₁花粉败育率达到60%以下作为恢复系鉴定的标准. 但在实际应用中发现, 部分“三系”杂种F₁的育性恢复易受高温、短光照和干旱等环境因素的影响^[33,56-61], 出现育性恢复不彻底甚至不恢复的现象, 这可能是由于恢复系所含恢复基因的恢复能力较弱或需多个恢复基因共同作用才能恢复所致. 因此, 恢复系对“三系”杂种F₁育性恢复程度的影响是“三系”杂交种选育必须考虑的重要指标之一, 选用的恢复系务必是强恢复系. 为此, 吉林省农业科学院张井勇等人^[62]在恢复系的鉴定过程中将RN型CMS的易被恢复和难被恢复不育系与强恢复系测交获得F₁植株的花粉败育率标准分别定为0~10%和0~50%. 除此之外, 培育的“三系”杂交种在推广应用之前应首先开展高温、短光照和干旱等环境的评价, 保证鉴定和选育的恢复系为强恢复系, 从而进一步确保“三系”杂种F₁的高产与稳产.

尽管“三系法”已广泛应用于杂交大豆的培育中, 但利用的恢复系种质资源偏少, 为了充分发挥大豆杂种优势的潜力, 杂交大豆研究人员除了在已培育的品种中鉴定强恢复系之外, 还开展了恢复系的选育和创制工作. 针对现有恢复系的恢复能力不够、部分农艺性状不佳等问题, 研究人员采用弱恢×强恢、强恢×强-优恢等传统方式, 创制了一批优异的强恢复系. 此外, 国家大豆改良中心研究人员以细胞核雄性不育系为母本, 以强恢复系、弱恢复系、强-优恢复系等为父本, 通过蜜蜂传粉进行多轮互交, 构建了大豆优异亲本核心种质群, 从中筛选并创制了一些强恢复系, 如INN恢2101等.

2.3 大豆质核互作雄性不育和育性恢复的分子机理

细胞质雄性不育基因符合母性遗传模式, 被认为位于线粒体基因组中^[63]. 早期, 国家大豆改良中心和吉林省农业科学院研究人员发现 $atp6$ 和 $atp9$ 等线粒体基因在大豆CMS不育系和保持系间存在RNA编辑^[64-66], 推测这种变化与大豆质核互作雄性不育有关. 随着生物技术的发展, 大豆CMS不育系与保持系的线粒体基因组已完成测序和组装, 通过二者间的序列差异比较, 国家大豆改良中心研究人员发现 $orf178$ 和 $orf261$ 为大豆N8855型CMS潜在的不育基因^[67]. 为了进一步了解

大豆CMS雄性不育发生的分子机制, 国家大豆改良中心、吉林省农业科学院和安徽省农业科学院研究人员利用多组学对大豆CMS不育系与保持系开展了差异甲基化、基因、蛋白、非编码RNA(miRNA和circRNA)和代谢物的研究, 发现大豆CMS与多个代谢途径的异常有关, 涉及碳水化合物与能量供应、花药与花粉发育调控、活性氧(reactive oxygen species, ROS)代谢、细胞信号转导与程序化死亡(programmed cell death, PCD)等^[64,68-81]。国家大豆改良中心研究人员通过进一步的功能研究发现, 不育系中上调表达的非编码RNA *miR2119b* 过表达会导致拟南芥出现雄性半不育表型^[82]。同时, 大豆CMS不育系与其保持系不同器官蛋白质比较分析发现, 不育基因的表达具有时空性和器官特异性, 与雄性育性有关的蛋白主要在花药中表达^[83-86]。相关研究为今后进一步解析大豆CMS雄性不育发生的分子机理奠定了较好的基础。

恢复系作为“三系”杂交种的父本, 其所含恢复基因的恢复能力对“三系”杂种F₁能否正常结实起着决定性作用。因此, 恢复基因的定位和功能研究是大豆CMS恢复系选育和杂种优势利用的前提, 但大豆中一直存在恢复基因类型和功能不明确等问题。为此, 大豆研究人员针对不同细胞质类型的恢复基因开展了定位和鉴定研究。大多数定位研究结果显示RN型、ZD型和N8855型的恢复基因主要位于大豆第16号染色体上^[87-90]。此外, 吉林省农业科学院研究人员在第9号染色体上鉴定到RN型CMS不育系的其他恢复基因位点 *Rf3*^[91], 国家大豆改良中心研究人员在第3、5、7、17号染色体上鉴定到N8855型CMS不育系的其他恢复基因位点^[92-94], 说明同一CMS不育系可能有不同恢复基因存在。国家大豆改良中心和吉林省农业科学院研究人员进一步通过功能研究发现, 位于第16号染色体上的 *GmPPR576* 和 *GmPPR565* 分别为N8855型和RN型CMS不育系的恢复基因^[88,90]。进一步利用 *GmPPR565* 创制了新恢复系, 开发了能够用于分子标记辅助选育含 *GmPPR565* 基因的恢复系的dCAPS和InDel分子标记^[90], 实现了恢复基因及其分子标记在大豆CMS恢复系创制以及分子标记辅助选择育种上的应用。此外, 不育系与恢复系及其杂种F₁的差异转录组测序发现, 在恢复基因存在的情况下, 与不育系相比, 杂种F₁中参与碳水化合物和能量供应、花粉发育调控、ROS代谢和PCD代谢途径基因的表达水平得到有效的恢复^[95]。以上结果表明, 大豆CMS的雄性不育和育性恢复均与碳

水化合物和能量代谢、花粉发育、ROS代谢和PCD代谢途径紧密相关, 不育基因会导致代谢紊乱从而出现雄性不育表型, 而恢复基因能够通过抑制不育基因来修复相关代谢途径使得雄性育性得以恢复。

针对部分大豆“三系”杂种F₁的雄性育性稳定性易受高温影响而出现结实少甚至不结实的问题, 国家大豆改良中心研究人员发现恢复系作为“三系”杂种F₁的父本, 其恢复能力的强弱决定了高温胁迫下大豆“三系”杂种F₁的雄性育性稳定性^[58,60], 为此挖掘了高温胁迫下大豆CMS恢复系的耐高温基因资源, 并利用生物技术手段创制了耐高温强恢复系及其“三系”杂种F₁^[96]。同样在棉花中, 王学德^[97]研究发现, 高温胁迫下棉花“三系”杂种F₁结铃率较低和不孕籽率较高是不育细胞质负效应和恢复系的恢复能力不够强所致; 在不育系相同的情况下, 往恢复系中引入谷胱甘肽S转移酶等育性增强基因就能够抑制杂种F₁中不育细胞质的负效应, 从而提高恢复系的恢复能力^[98]。以上结果表明在大豆CMS恢复系中通过引入耐高温基因等育性增强基因, 来创制耐高温强恢复系及其“三系”杂种F₁是可行的。大豆质核互作雄性不育和育性恢复的分子机理的研究投入的力量尚不足, 有待系统深入探索。

3 大豆细胞核雄性不育与利用

细胞核雄性不育现象在植物中也普遍存在。与质核互作雄性不育系相比, 细胞核雄性不育系的育性只受细胞核基因控制, 因而不存在细胞质负效应, 且雄性育性稳定、恢复源广。大豆的第一个GMS突变体由Owen^[99]发现, 但该突变体表现为雄性和雌性均不育。目前, 全球已鉴定出约30个大豆GMS突变体, 包括雄性不育且雌性可育、雄性和雌性均不育、光敏雄性不育、结构型雄性不育等类型^[100]。在大豆已知的GMS突变体中, 已有18个GMS基因控制位点通过分子标记的定位, 包括 *ms0*、*ms1~ms4*、*ms6*、*ms8*、*ms9*、*msp*、*msMOS*、*mst-M*、*msNJ*、*st2*和*st4~st8*^[100], 但仅有5个基因(*GmMS1*、*GmMS2/GmAMS1*、*GmMS3*、*GmMS4*和*GmMS6*)被成功克隆和鉴定^[29,101-107]。其中, *GmMS1*编码驱动蛋白(Kinesin)、*GmMS2/GmAMS1*编码bHLH转录因子、*GmMS3*和*GmMS4*编码PHD转录因子, 而*GmMS6*则编码MYB转录因子。目前, 已通过CRISPR/Cas9技术创制了*GmMS1*、*GmMS2/GmAMS1*和*GmMS3*的基因编辑突变体。

然而, 这些大豆GMS基因的具体分子机制仍有待

于进一步研究. 例如, *GmMS1*如何调控成膜体的扩张? *GmMS2*调控的次级代谢和脂代谢途径中有哪些关键基因参与? *GmMS3*调控的碳水化合物代谢途径中涉及哪些基因? *GmMS4*和*GmMS6*具体参与的代谢通路是什么? 能否利用这些*GMS*基因的下游靶基因创制更多类型的不育系? 此外, 根据拟南芥中*GMS*基因的分子调控网络(DYT1-TDF1-AMS-MYB80/MYB103/MS188-MS1), 大豆中的MS6和MS2/AMS1很可能分别为MS2/AMS1和MS3基因的上游调控因子, 因此MS6、MS2/AMS1和MS3这三种类型的*GMS*基因在大豆雄性育性调控中的相互关系需要进一步明确.

与水稻、玉米等作物相比, 大豆中通过功能验证的*GMS*基因种类还很欠缺, 还有待于进一步挖掘. 考虑到目前发现的*GMS*基因在水稻、玉米、拟南芥、大豆等不同植物间具有高度保守性, 完全可以通过生物信息学分析挖掘它们在大豆中的同源基因进行功能研究以发掘更多类型的大豆*GMS*基因.

前期, 大豆*GMS*材料主要应用于大豆轮回选择群体的创制和新品种的选育中. 例如, 我国科研人员利用*ms1*和*ms2*等*GMS*突变体成功构建了针对不同生态区的轮回选择群体, 并从中选育出高油大豆新品种冀豆19和高蛋白大豆新品种冀豆21^[108,109]. 然而, 这些应用尚未充分发挥*GMS*材料的潜力. 随着现代生物技术的发展, 基于*GMS*基因的第三代杂种育种技术已在水稻和玉米等作物的杂交种培育中广泛应用. 该技术的核心是在纯合隐性细胞核雄性不育突变体(*ms*)背景中转入一个组合元件(包括野生型等位基因*MS*、雄配子致死基因和筛选基因), 从而筛选获得可育的新型保持系(组合元件/*-ms/ms*)^[110]. 这种保持系自交后不仅能实现自身繁种, 还能生产不含转基因成分的不育系, 进而用于杂交种的生产. 大豆*GMS*基因的分子克隆和功能验证, 为大豆第三代杂种育种系统的应用提供了重要基因资源、材料及理论支撑, 进一步拓宽了大豆杂种优势利用的途径.

4 大豆杂种品种的审定与杂种种子的生产技术

4.1 大豆杂种品种的审定

2002年我国育成世界上首个大豆杂交种“杂交豆1号”, 比对照增产了21.9%^[10]; 2004年育成第一个夏大豆杂交种“杂优豆1号”, 该杂交种比对照增产15.4%且蛋

白质含量达43.56%^[13]. 随后, 2006~2020年的15年期间每五年分别审定大豆杂交种5、6和19个, 2021~2024年期间已审定14个大豆杂交种, 体现了我国在杂交大豆育种方面的不断进步. 46个杂交种中, 包括“杂交豆5号”在内的14个大豆杂交种达到我国高油品种的最新审定标准22%, 包括“阜杂交豆2号”在内的2个大豆杂交种达到我国高蛋白品种的最新审定标准45%^[111,112]. 总体上, 北方春播区杂种大豆品种在品质方面偏高油, 而黄淮海夏播区杂种大豆品种则偏高蛋白. 目前, 这46个杂交种的不育细胞质主要来源于RN型、ZD型和N21566型, 其中吉林省农业科学院独立或联合选育的吉育606和吉农H2等杂交种不育细胞质均来源于RN型, 安徽省农业科学院和阜阳市农业科学院选育的杂优豆2号和阜豆123等杂交种不育细胞质均来源于ZD型, 山西农业大学(山西省农业科学院)独立或联合选育的6个杂交种中晋豆48、优势豆-A-5、晋豆52、晋豆53和晋品豆7号(https://www.chinaseed114.com/seed/19/seed_92860.html)的不育细胞质来源于RN型^[11], 而晋豆51号的不育细胞质来源于N21566型(https://www.chinaseed114.com/seed/16/seed_78258.html). 尽管N8855型和N23661型不育细胞质在前期已选育出优良“三系”并获得强优势大豆杂交组合, 但由于其所属区域的气候条件导致杂交种制种效率低, 使得这两种不育细胞质尚未得到广泛应用, 目前针对这两类不育细胞质已选育出在适合制种区域使用的优良“三系”, 未来有望投入到杂种大豆品种的培育中. “三系”杂种大豆品种除了在产量等方面具有较好的优势之外, 还有较强的耐非生物胁迫的特性. 2020年, 相关专家在山西省运城市永济董村农场盐碱地(pH: 8.3, 全盐含量: 0.397%)^[113], 对山西农业大学农业基因资源研究中心(山西省农业科学院农作物品种资源研究所)育成的大豆杂交种“优势豆-A-5”和“品优势豆5号”进行现场实收测产, “优势豆-A-5”和“品优势豆5号”亩产分别达245.0和282.5 kg, 比对照晋豆19(184.7 kg/亩)分别增产32.6%和53.0%, 表明杂种大豆品种具有较好的耐盐碱性, 未来可考虑在盐碱地上种植杂种大豆来提高我国大豆的产能. 尽管杂种大豆在产量方面具有较好的优势, 但是尚未实现大面积推广和产业化, 主要在于大豆杂交种的制种技术有待于进一步突破.

4.2 大豆杂种种子的生产技术

大豆的杂种优势利用无论是采用“三系法”、“两系

法”还是第三代杂种育种系统,如何经济有效地生产大量的杂交种子是大豆杂种优势商业化应用的关键。为此,研究人员对大豆杂交种的制种技术开展了一系列研究。

4.2.1 昆虫媒介的有效利用是大豆杂种种子生产的首要关键技术

首先,大豆花有完整的蜜腺,在开花时会泌蜜,泌蜜的时间通常为每天的9:00~15:00,但不同大豆品种花之间的泌蜜量存在显著差异,通常为0~0.2 μL ,表明大豆花具有典型的虫媒花解剖学特征^[114~116],这决定了虫媒传粉为大豆杂交制种的有效方式,因而昆虫媒介的有效利用是大豆杂种种子的商业化生产关键技术之一。早期,研究人员拟利用人工养蜂的方式来作为大豆杂交种制种的传粉媒介,但成本较高且传粉效果并不太好。随后,国家大豆改良中心Dai等人^[117]通过对大豆雄性不育系异交结实传粉媒介的观察发现,田间大豆花的自然昆虫群体包括中华蜜蜂(*Apis cerana cerana* Fabricius)、意大利蜜蜂(*Apis mellifera* Ligustica)、熊蜂(*Bombus* sp. 01)、北方切叶蜂(*Megachile manchuriana* Yasumatsu)、细切叶蜂(*Megachile spissula* Cockerell)、黄鳞切叶蜂(*Megachile derasa* Gestaecker)、玉米毛带蜂(*Pseudapis* sp. 01)和拟绒毛淡脉隧蜂(*Halictus pseudovestitus*)等。其中出现频率最高的是中华蜜蜂,其次是意大利蜜蜂和北方切叶蜂,并且它们访问大豆花的高峰期在全天中的12:00~13:00^[117]。李建平等^[118]研究发现切叶蜂、西蜂、隧蜂等为杂交大豆的主要传粉昆虫,而Dai等人^[117]并未发现西蜂,可能是研究所处的地理位置不同的缘故,但两个研究均发现切叶蜂对于杂交大豆制种比较重要。同时,研究还发现,在制种基地周边穿插种植苜蓿、草木樨等蜜源植物,能够增加野生昆虫媒介的种类和群体数量^[119],从而提高不育系的异交结实性。因而,可在大豆杂交种制种田附近利用当地的环境,大量养殖中华蜜蜂、意大利蜜蜂和北方切叶蜂等天然昆虫群体,从而有效地提高大豆杂交种的制种产量。

4.2.2 高异交能力雄性不育系的选育是大豆杂种种子生产的基础关键技术

大豆雄性不育系的异交结实主要依赖两个步骤,首先,中华蜜蜂等昆虫媒介访问保持系或恢复系,在访问过程中采集花粉,随后,昆虫媒介携带花粉再访问雄性不育系完成传粉以实现异交结实。因此,雄性不育系吸引昆虫访问的花部特性,如花泌蜜量和质量在一定

程度上决定了雄性不育系的异交能力。研究发现,昆虫访大豆花的峰值与大豆花泌蜜量的峰值直接相关,不同大豆材料的花泌蜜量、分泌孔数目与结实率也直接相关,具有更多分泌孔和更高花泌蜜量的不育系有利于更好地异交结实,在开放条件下,利用自然昆虫群体作为传粉媒介,高蜜量不育系异交率高达100.0%^[117]。Zhang等人^[120]研究也发现大豆花蜜的分泌量与异交率呈极显著正相关。可见,选育高异交能力的雄性不育系是实现大豆杂种种子商业化生产的另一关键技术。

4.2.3 大豆杂种种子生产的配套技术

除了昆虫传粉媒介和具有高花泌蜜量的不育系等因子影响大豆不育系异交结实之外,传粉昆虫的选育、引诱、繁殖和保护等对不育系能否正常完成异交授粉也起着关键作用。研究人员发现通过定向选育蜜蜂^[10]、利用引诱剂^[121]等方式能够实现人工驯化蜜蜂为大豆高效授粉。同时,制种环境的选择对于不育系异交结实率的提高也比较重要,研究发现保持系和恢复系在无露水环境下,花粉能够释放良好,可以为不育系异交结实提供更多有效的外源性花粉^[117],重要的是,无露水环境也更有利于昆虫活动,从而提高传粉效果。此外,研究人员通过大量试验发现大豆开花期在降水量40~80 mm、日均气温24~26℃的环境下有利于天然昆虫群体的传粉。在不育系与保持系/恢复系种植模式技术开发方面,发现不育系与保持系/恢复系的种植比例以2:1为佳,可使不育系异交率达到88.9%~100.0%,繁殖系数可达1:30以上,接近常规大豆的水平^[10,44,117]。考虑到大豆杂交种的制种成本,天然昆虫群体+高异交率不育系+合适的制种环境是大豆杂种种子商业化生产方式的最佳选择。

5 大豆杂种优势商业化应用需要进一步攻克的关键问题

目前关于大豆杂种优势的遗传构成与利用途径、关键材料、关键基因和关键技术等方面取得了显著进展,但当前大豆杂交种并未进入到商业化生产阶段,大豆杂种优势距离商业化应用仍存在一定差距,一些关键问题仍需进一步攻克(图1)。

5.1 发掘高效的不育细胞质

目前大豆“三系”杂交种生产上应用的RN型、ZD型和N21566型不育细胞质均为配子体不育类型,使得不育细胞质的种类比较单一。重要的是,配子体不育花

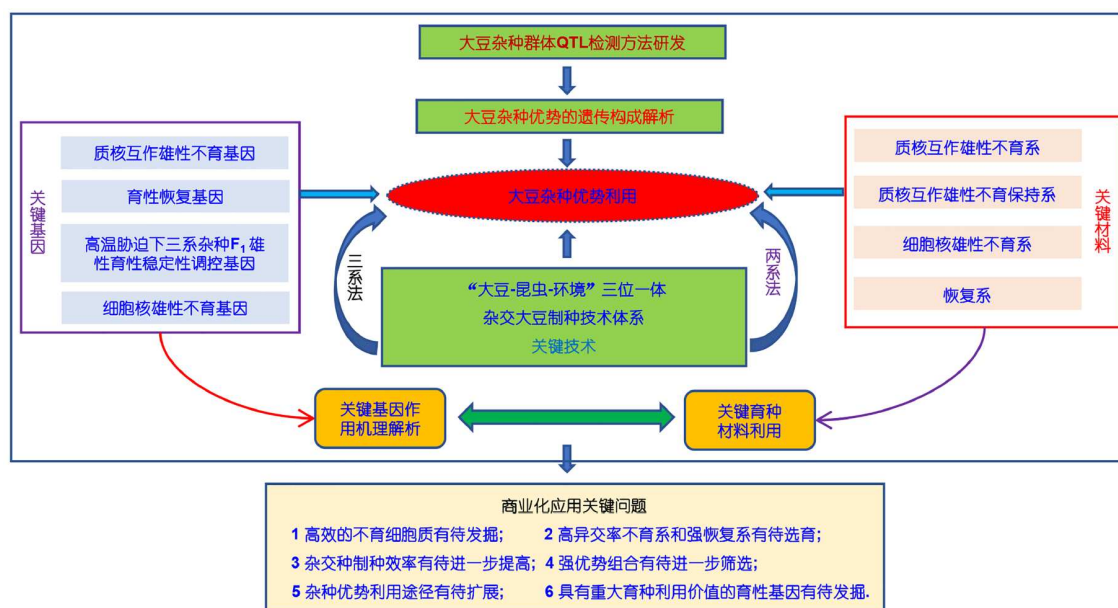


图 1 (网络版彩色)大豆杂种优势利用研究进展汇总

Figure 1 (Color online) Summary of research progress on the utilization of soybean heterosis

粉的育性由于受配子体本身基因控制, 它的育性易受环境影响, 使得部分“三系”杂种 F_1 在极端情况下有减产的风险。从农作物杂种优势利用的历史可以看出, 遗传背景单一的不育细胞质会对作物杂交种的抗病虫能力和适应性造成潜在的风险, 例如玉米中的T型不育细胞质造成杂交玉米小斑病大暴发^[122]。优异的不育细胞质可以实现农作物杂种优势利用的突破, 例如水稻中的野败(简称WA)型不育细胞质是实现杂交水稻“三系”配套育种和杂种优势利用的关键^[123]。作物杂种优势利用中应用的多为孢子体不育细胞质(不育性稳定), 例如水稻中的WA型、玉米中的C型和油菜中的PoI型不育细胞质。可见, 大豆不育细胞质种类单一的问题亟需解决。

因此, 当前亟需扩大我国大豆雄性不育细胞质的遗传多样性。研究人员前期通过大量测交试验, 发现大豆材料中均包含较多的不育细胞质^[54]。鉴于我国拥有丰富的包括栽培大豆和野生大豆在内的种质资源, 可通过以下三种策略来发掘大豆不育细胞质: (1) 扩大大豆种质资源范围, 从中挑选亲本材料, 随机配制杂交组合, 根据 F_1 及后代雄性育性判断母本是否含有不育细胞质。(2) 利用大豆种质资源为母本, 以已有质核互作雄性不育系的保持系为父本, 配制杂交组合, 从中筛选不育细胞质。(3) 利用大豆种质资源为母本, 以已有质

核互作雄性不育系的恢复系为父本配制杂交组合, 若正交 F_1 或 F_2 代及回交后代出现雄性不育株, 而反交育性正常, 则可判断母本中含有不育细胞质, 从而发掘与已有不育细胞质恢保关系不同的新不育细胞质。当前的RN型、ZD型、N8855型和N23661型不育细胞质均是通过第(1)种策略发掘的, 而N21566型不育细胞质是通过第(2)种策略发现的。此外, 研究人员也利用第(1)种和第(2)种策略发现野生大豆中可能包含不育细胞质^[43,54]。相对而言, 第(1)种和第(3)种策略更有可能筛选出同已有不育细胞质不同的细胞质, 其中第(3)种策略应是目前筛选新的大豆不育细胞质的优先选择, 适合解决当前大豆不育细胞质类型单一的问题。但是无论采用哪种策略, 对不育细胞质进行系统的遗传鉴定和归类对于它们未来的进一步利用都十分必要。此外, 考虑到配子体不育类型的不育系及其杂种 F_1 的雄性育性易受高温等环境的影响, 更多孢子体不育类型的细胞质发掘将有利于“三系”杂交大豆的进一步发展。

5.2 选育高异交率不育系和强恢复系

稳定的高异交率不育系和强恢复系是大豆杂种优势利用的关键, 不育系的育性稳定与否和异交率高低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, 恢复系恢复能力的强弱决定了杂交种的育性稳

定以及能否推广应用。尽管通过恢保关系鉴定发掘大量的保持系和恢复系,但在后期的试验中发现:(1)部分保持系在回交转育过程中雄性育性不稳定,导致最终转育出来的不育系育性不稳定。(2)即使转育出来的不育系育性稳定,但是部分不育系却出现异交率低的问题,后期难以实际应用。(3)部分恢复系在不同光照、温度等环境下育性稳定,但其与不育系配制的杂交种育性不太稳定。在相同不育细胞质的遗传背景下,不育系的稳定性和异交率取决于保持系;同时,在相同的不育系背景下,杂交种育性的稳定性取决于恢复系恢复能力的强弱。因此,亟需对现有的不育系和恢复系进行改良以获得稳定的高异交率不育系和强恢复系。

对于不育系的稳定性来说,如果在早期的转育过程中发现其有不稳定的现象应该尽早舍弃,以保证后期不育系的育性一直保持稳定。对于不育系异交率的改良关键是对其异交结实性能相关性状的改良,即对昆虫/蜜蜂的吸引力的改良,因为大豆具有典型的虫媒花解剖学特征,且不育系的花泌蜜量、分泌孔数目与其异交率正相关^[114-117,120]。同时,研究还发现大豆花朵颜色鲜艳的程度以及类黄酮生物合成途径可能与不育系的异交率相关^[124-126]。因此,在稳定高异交率不育系创制中,花泌蜜量和花朵颜色鲜艳的程度是异交率改良的重要研究方向。而恢复系恢复能力的强弱主要依赖于强恢复基因,今后需要鉴定更多类型的恢复基因,通过分子标记辅助选择或生物技术实现多恢复基因的聚合育种,从而创制恢复力强、恢复谱广的新型恢复系。当然,也可以通过挖掘耐高温基因等育性增强基因来创制强恢复系。

大量的育种实践表明,优良的大豆雄性不育系和恢复系应该符合下列标准。优良不育系的标准:(1)高不育度。不育度100%且不育性稳定,不受种植地点和温度等气候条件的影响。(2)高异交率。具有吸引昆虫(尤其是蜂类^[117,120])造访的花蜜腺等特性。(3)可被恢复性好。通过与恢复系杂交获得杂种 F_1 的花粉育性好,且不随种植地点和温度等气候条件的改变而出现较大的波动。(4)高配合力。不育系与恢复系的配合力直接决定杂种 F_1 的优势水平。一般配合力好的不育系,与不同恢复系杂交产生优势组合的机会更多。(5)农艺性状优良。不育系农艺性状的好与差在很大程度上决定了杂种 F_1 的农艺性状。优良恢复系的标准:(1)基因型为 $S(Rf/Rf)$ 或 $N(Rf/Rf)$ 。 $S(Rf/Rf)$ 基因型较好,不会因为种植过程中的异交导致后代恢复基因丢失。(2)强恢复能力。与不育

系杂交获得杂种 F_1 的花粉育性好,且不随种植地点和温度等气候条件的改变而出现较大的波动。(3)高配合力。恢复系的配合力也是通过它与不育系的杂种 F_1 反映出来,一般配合力高的恢复系应用会更广、价值会更高。(4)农艺性状优良。恢复系农艺性状对杂种 F_1 的农艺性状同样起着重要作用,最好能与不育系优势互补。(5)与不育系有较大的遗传差异。遗传差异大的不育系与恢复系获得高优势高产组合的概率更大。

5.3 杂交种制种效率有待进一步提高

杂交种制种成本的高低为杂交大豆产业化的关键。我国当前建立了高蜜量不育系在无露水环境下自然昆虫群体传粉技术和基于人工驯化蜜蜂+引诱剂的大豆雄性不育“三系”制种技术,有效地降低了大豆杂交种的制种成本。但杂交种制种产量高低除了稳定的高异交率不育系和关键的制种技术之外,还需考虑能否为不育系提供足够的外源花粉。在实际的田间制种过程中,仍然存在以下问题:(1)不育系与恢复系花期不遇或相遇时间比较短,导致制种产量下降。在恢复系的选用上首先要考虑恢复系与不育系开花期接近或者恢复系的开花期比不育系长,同时可考虑采用簇状花序的恢复系,将有利于外源花粉的足够供应和吸引昆虫,从而进一步提高杂交种的制种产量。此外,研究发现通过降低空气湿度、温度可以有效地保存大豆花粉生活力^[127,128],但是如何实现保存的花粉高效地传递到不育系柱头上仍需要进一步研究,能否通过改造大豆的花器官使得柱头外露,然后利用无人机技术将带有活力花粉的溶液喷施到不育系柱头上来解决不育系与恢复系开花期不能完全相遇的问题,有待于进一步研究。(2)南方露水环境诱使花粉发芽,影响虫媒传粉和制种。能否发掘调控大豆花药开裂时间的基因,延迟露水存在下大豆花药开裂的时间,从而满足露水散去时有足够活力的花粉供昆虫采集传粉。(3)制种的机械化程度低,增加了制种成本。当前杂交大豆的制种技术是先是将母本培育成雄性不育系,再与恢复系间隔种植于田间,通过虫媒使母本捕获恢复系的花粉而产生杂交种。由于恢复系依然具有自交结实能力,因此在收获时必须先去除恢复系,才能确保用机械收获的杂交种不含父本的种子。这不仅增加了人工成本,而且无法实现全机械化生产。目前,小粒不育系、雌性不育恢复系已成功应用于水稻杂交种的机械化制种中,显著降低了制种成本^[129-131]。在大豆中,我们同样可以利用籽粒大小

的差异性状, 将小粒不育系和大粒恢复系混合种植, 通过种子大小的差异, 通过过筛机械分选杂交种子和恢复系种子. 雌性不育恢复系是指雌性器官失去生育能力但雄性育性正常、能够产生有活力花粉的恢复系. 通过将雌性不育特性引入杂交种的恢复系, 使其雌性不育化并与雄性不育系配合, 可以免除杂交制种中去除恢复系的工序, 实现机械化生产. 由于无需考虑去除恢复系, 可以将其与母本混合播种, 进一步简化制种流程. 此外, 混合播种改变了传统“三系法”或“两系法”制种中隔行播种父、母本的种植模式, 缩短了父母本的相对距离, 有利于自然受精结实, 从而提高杂交种的制种产量. 这种模式极有可能成为未来杂交大豆制种技术的发展趋势. 因而, 未来需要考虑重点挖掘小粒基因、雌性不育基因, 并创制和利用小粒不育系和雌性不育恢复系, 以推动杂交大豆制种技术的革新与应用.

5.4 选育强优势组合

当前已审定的46个杂种大豆品种中增产幅度达15%以上的杂种大豆品种有13个, 占总数的约四分之一, 其中早期培育的杂交种优势较强, 如杂交豆1号和阜杂交豆1号等增产幅度均超过20%. 黄淮海地区后期培育的杂交种在产量方面的杂种优势潜力没有得到充分发挥, 可能与不育细胞质来源的地理位置以及亲本来源、组配数目有一定关系. 白志元^[132]研究发现不育系间平均遗传距离高于恢复系间平均遗传距离. 针对恢复系间遗传距离较窄的问题, 可以利用带有恢复基因的材料与遗传差异较大的材料杂交选育新的恢复系, 或者利用生物技术手段将恢复基因导入到遗传差异较大的材料中, 从而拓宽恢复系间的遗传差异. 此外, 尽管当前对大豆杂种优势的遗传构成开展了系列研究, 但大豆杂种优势形成的分子基础还不清楚, 现代杂交育种过程中父母本杂种优势群的遗传改良规律及其基因组学的分子基础也不清楚, 导致大豆杂交组配选择比较盲目、效率低, 制约了强优势杂种大豆新品种的大规模培育. 目前已有研究表明大豆产量杂种优势与多个QTL位点相关, 然而哪些主效基因调控杂种优势还不明确. 对上述问题的研究, 将为大豆杂交种父母本杂优群的遗传改良、强优势杂交种的选育及全基因组选择育种技术的开发提供重要基因资源, 更为未来预测不同遗传背景材料杂交后代 F_1 的产量杂种优势, 充分利用大豆的杂种优势为实现大豆高产提供理论基础.

5.5 杂种优势利用途径有待扩展

目前, 在大豆中主要利用“三系法”进行大豆的杂种优势利用的研究, 但“三系法”受恢保关系的制约而对种质资源利用率低, 使得当前大豆杂种优势利用的途径过于单一. 同时, “三系法”中的不育系自身需要与保持系杂交繁种, 既增加了杂交种生产成本也易造成混杂, 又极大地限制了“三系”杂交大豆育种的推广与应用. 随着大豆光敏不育基因 $ms3$ 的发掘, “两系法”也逐渐应用到杂交大豆的育种中. 近期, 吉林省农业科学院开发出一套通过创制大豆光敏不育系进行自交繁种和异交制种的方法, 实现了“两系法”在杂交大豆育种中的应用, 从某种程度上拓宽了大豆杂种优势利用的途径. 然而, 基于光敏不育系的“两系法”受自然光照影响大、存在不育系的繁殖产量不稳定、杂交种子纯度不达标的风险, 随着现代生物技术的发展, 基于 GMS 基因的第三代杂种育种技术已广泛应用于水稻和玉米等作物的杂交种培育中, 大豆 $GmMS1$ 、 $GmMS2$ / $GmAMS1$ 、 $GmMS3$ 、 $GmMS4$ 和 $GmMS6$ 等 GMS 基因的克隆和功能验证, 为大豆第三代杂种育种体系的建立打下了基础, 可进一步拓宽大豆杂种优势利用的途径.

5.6 具有重大育种利用价值的育性基因有待发掘

无论是“两系法”、“三系法”还是第三代杂种育种技术都离不开具有重大育种利用价值育性调控基因的有效利用, 如基于“两系法”的光温敏雄性不育基因、基于“三系法”的恢复基因、基于第三代杂种育种技术的 GMS 基因、基于雌性不育恢复系的雌性不育基因、基于吸引昆虫传粉的蜜腺发育调控基因等, 都远远难以满足当前大豆杂种优势利用的需求. 因此, 深入挖掘大豆具有重大育种利用价值的育性基因, 系统解析它们的分子调控机理, 不仅为大豆杂种优势利用提供基因资源和理论基础, 也对通过分子设计提高大豆产量具有重要意义.

6 结论与展望

经过几十年的系统研发, 大豆杂种优势利用研究取得显著进展, 但离商业化应用仍存在一定差距, 有待产区规模化研究. 随着大豆优异种质资源与具有重大育种利用价值育性基因的不断发掘与利用、大豆杂种种子的商业化生产技术体系的不断完善和生物技术的不断发展, 大豆杂种优势利用将会展现出广阔的应用前景和产生显著的经济社会效益.

参考文献

- 1 Veatch C. Vigor in soybeans as affected by hybridity. *Agron J*, 1930, 22: 289–310
- 2 Weber C R, Empig L T, Thorne J C. Heterotic performance and combining ability of two-way F_1 soybean hybrids. *Crop Sci*, 1970, 10: 159–160
- 3 Ma Y H, Gai J Y, Hu Y Z. A study on genetic variability of successive generations after hybridization in soybeans I (in Chinese). Heterosis and inbreeding in soybeans. *Sci Agric Sin*, 1983, (5): 1–6 [马育华, 盖钧镒, 胡蕴珠. 大豆杂种世代的遗传变异研究-I. 杂种优势及其自交衰退. 中国农业科学, 1983, (5): 1–6]
- 4 Gai J Y, Hu Y Z, Ma Y H. Heterosis and combining ability performed in F_1 and F_3 hybrids between soybean cultivars from the PRC and US (in Chinese). *Soybean Sci*, 1984, 3: 183–191 [盖钧镒, 胡蕴珠, 马育华. 中美大豆品种间 F_1 和 F_3 杂种优势与配合力分析. 大豆科学, 1984, 3: 183–191]
- 5 Palmer R G, Gai J Y, Sun H, et al. Production and evaluation of hybrid soybean. *Plant Breed Rev*, 2001, 21: 263–307
- 6 Wang Z X, Guo T, Qi N, et al. Selection of high-superiority cross combination for soybean heterosis and its stability analysis (in Chinese). *Chin Agric Sci Bull*, 2001, 17: 27–29 [王志新, 郭泰, 齐宁, 等. 大豆杂种优势高优势组合筛选及稳定性分析. 中国农学通报, 2001, 17: 27–29]
- 7 Wang S M, Sun H, Wang Y Q, et al. Studies on heterosis and screening of highly heterotic combinations in soybean I. F_1 seed yield heterosis and screening of highly heterotic combinations (in Chinese). *Soybean Sci*, 2002, 21: 161–167 [王曙明, 孙寰, 王跃强, 等. 大豆杂种优势及其高优势组合选配的研究 I. F_1 代籽粒产量的杂种优势与高优势组合选配. 大豆科学, 2002, 21: 161–167]
- 8 Zhao L M, Sun H, Peng B, et al. A review of the utilization of heterosis in soybean (in Chinese). *J Jilin Agric Univ*, 2008, 30: 401–406, 414 [赵丽梅, 孙寰, 彭宝, 等. 国内外大豆杂种优势利用研究概况. 吉林农业大学学报, 2008, 30: 401–406, 414]
- 9 Yang J Y, Gai J Y. Heterosis, combining ability and their genetic basis of yield among key parental materials of soybean in Huang-Huai valleys (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 620–630 [杨加银, 盖钧镒. 黄淮地区大豆重要亲本间产量的杂种优势、配合力及其遗传基础. 作物学报, 2009, 35: 620–630]
- 10 Sun Y Y, Zhao L M, Zhang W, et al. Research progress on utilization of soybean heterosis (in Chinese). *Soybean Sci Technol*, 2021, 23: 26–35 [孙妍妍, 赵丽梅, 张伟, 等. 大豆杂种优势利用研究进展. 大豆科技, 2021, 23: 26–35]
- 11 Zhang C B, Sun Y Y, Zhao L M. Genetic basis and breeding application of cytoplasmic male sterility in soybean (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2024, 25: 857–869 [张春宝, 孙妍妍, 赵丽梅. 大豆细胞质雄性不育遗传基础与育种应用. 植物遗传资源学报, 2024, 25: 857–869]
- 12 Zhao L M, Sun H, Wang S M, et al. Breeding of hybrid soybean hybSoy 1 (in Chinese). *Chin J Oil Crop Sci*, 2004, 26: 15–17 [赵丽梅, 孙寰, 王曙明, 等. 大豆杂交种杂交豆1号选育报告. 中国油料作物学报, 2004, 26: 15–17]
- 13 Zhang L, Dai O H, Huang Z P. Breeding of hybrid soybean Zayoudou No.1 (in Chinese). *Soybean Bull*, 2007, 87: 14–16 [张磊, 戴珣和, 黄志平, 等. 杂交大豆杂优豆1号选育. 大豆通报, 2007, 87: 14–16]
- 14 Peng B, Zhao L M, Wang S M, et al. Studies on breeding of ‘HybSoy 2’ soybean and high yield seed production technique (in Chinese). *J Jilin Agric Sci*, 2008, 33: 3–4, 7 [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. 吉林农业科学, 2008, 33: 3–4, 7]
- 15 Li Z, Zhou H L. The breeding process and cultivation techniques of hybrid soybean ‘FuHybSoy 1’ (in Chinese). *Mod Agric Sci Technol*, 2014, 12: 43, 48 [李智, 周洪利. 强优势阜杂交豆1号选育报告. 现代农业科技, 2014, 12: 43, 48]
- 16 Peng B, Zhang C B, Yan H, et al. Breeding and cultivation points of hybrid soybean JiYu 609 (in Chinese). *Soybean Sci Technol*, 2016, 18: 29–31 [彭宝, 张春宝, 严昊, 等. 杂交大豆吉育609选育及栽培要点. 大豆科技, 2016, 18: 29–31]
- 17 Peng B, Zhao L M, Zhang J Y, et al. Breeding and cultivation pointers of hybrid soybean JiYu 610 (in Chinese). *Soybean Sci Technol*, 2017, 19: 49–51 [彭宝, 赵丽梅, 张井勇, 等. 杂交大豆吉育610选育及栽培要点. 大豆科技, 2017, 19: 49–51]
- 18 Peng B, Zhang C B, Zhang W, et al. The creation and high-yield seed production technology of ‘double high’ soybean hybrid JiYu 612 (in Chinese). *Soybean Sci*, 2019, 38: 501–502 [彭宝, 张春宝, 张伟, 等. “双高”大豆杂交种吉育612创制及高产制种技术研究. 大豆科学, 2019, 38: 501–502]
- 19 Zhao X Q, Wang Z X, Zhao L M, et al. Breeding and cultivation technology of high protein hybrid soybean JiYu 645 (in Chinese). *Soybean Sci Technol*, 2022, 24: 52–55 [赵星棋, 王志新, 赵丽梅, 等. 高蛋白杂交大豆吉育645的选育及栽培技术要点. 大豆科技, 2022, 24: 52–55]
- 20 Leffel R C, Weiss M G. Analyses of diallel crosses among ten varieties of soybeans I. *Agron J*, 1958, 50: 528–534
- 21 Zhang B, Qiu L J, Chang R Z. Primary study on predicting heterosis by SSR marker distance among soybean cultivars (in Chinese). *Soybean Sci*, 2003, 22: 165–171 [张博, 邱丽娟, 常汝镇. 利用大豆育成品种的SSR标记遗传距离预测杂种优势的初步研究. 大豆科学, 2003, 22: 165–171]
- 22 Yang J Y, He J B, Guan R Z, et al. Genetic analysis in terms of major-minor locus group constitutions of yield in hybrid soybean (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2010, 36: 1468–1475 [杨加银, 贺建波, 管荣展, 等. 大豆杂种产量的主-微位点组遗传分析. 作物学报, 2010, 36: 1468–1475]
- 23 Yang J Y, He J B, Wang J S, et al. Analysis of loci and alleles associated with hybrid yield in soybean (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2011, 37: 48–57 [杨加银, 贺建波, 王金社, 等. 大豆杂种产量相关的位点及等位变异分析. 作物学报, 2011, 37: 48–57]
- 24 Yang X B, Liu X D, Liu G N. Research on the prediction of soybean parental heterosis with the genetic distance of SSR marker (in Chinese). *J Anhui Agric Sci*, 2011, 39: 20322–20324 [杨祥波, 刘晓丹, 刘广娜. SSR分子标记遗传距离预测大豆亲本杂种优势的研究. 安徽农业科学,

- 2011, 39: 20322–20324]
- 25 Han Y L, Lin C J, Ding X Y, et al. Analysis of combining ability and heterosis of hybrid soybean (in Chinese). *Chin J Oil Crop Sci*, 2018, 40: 755–761 [韩亚丽, 林春晶, 丁孝羊, 等. 杂交大豆配合力及杂种优势分析. *中国油料作物学报*, 2018, 40: 755–761]
- 26 Wang J S, He J B, Yang J Y, et al. A novel procedure for identifying a hybrid QTL-allele system for hybrid-vigor improvement, with a case study in soybean (*Glycine max*) yield. *Crop J*, 2023, 11: 177–188
- 27 Cheng M X. Establishment of a procedure for detecting whole-genome QTL and QTL-by-environment interaction in hybrid population with its applied software compiled (in Chinese). Master Dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2024 [程梦雪. 杂种群体全基因组QTL及其环境互作效应检测新方法的建立及应用软件编制. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学, 2024]
- 28 Dai J Y. QTL-allele constitutions of yield heterosis and key factors of outcrossing-productivity of CMS lines in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] (in Chinese). Doctor Dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017 [代金英. 大豆产量杂种优势的QTL-等位变异构成和质核互作雄性不育系异交结实性的主要影响因子. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学, 2017]
- 29 Hou J J, Fan W W, Ma R R, et al. *MALE STERILITY 3* encodes a plant homeodomain-finger protein for male fertility in soybean. *J Integr Plant Biol*, 2022, 64: 1076–1086
- 30 Davis W H. Route to hybrid soybean production. US Patent, 4545146, 1985-10-08
- 31 Davis W H. Process for forming seeds capable of growing hybrid soybean plants. US Patent, 4648204, 1987-03-10
- 32 Davis W H. Process for forming substantially uniform seed assemblages capable of growing F₁ hybrid and restorer soybean plants. US Patent, 4763441, 1988-08-16
- 33 Sun H, Zhao L M, Huang M. Studies on cytoplasmic-nuclear male sterile soybeans (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 1993, 38: 1535–1536 [孙寰, 赵丽梅, 黄梅. 大豆质-核互作不育系研究. *科学通报*, 1993, 38: 1535–1536]
- 34 Sun H, Zhao L M, Huang M. Studies on cytoplasmic-nuclear male sterile soybeans. *Chin Sci Bull*, 1994, 39: 175–176
- 35 Li L, Yang Q F, Hu Y M, et al. Discovery and genetic inference of parent-gene interaction type sterility materials in cultivated soybean (in Chinese). *J Anhui Agric Sci*, 1995, 23: 304–306 [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. *安徽农业科学*, 1995, 23: 304–306]
- 36 Zhao L M, Sun H, Huang M. The development and preliminary studies on cytoplasmic male sterile line ZA (in Chinese). *Soybean Sci*, 1998, 17: 268–270 [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. *大豆科学*, 1998, 17: 268–270]
- 37 Zhang L, Dai O H, Huang Z P, et al. Selection of soybean male sterile line of nucleo-cytoplasmic interaction and its fertility (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1999, 32: 34–38 [张磊, 戴瓯和, 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. *中国农业科学*, 1999, 32: 34–38]
- 38 Gai J Y, Cui Z L, Ji D F, et al. A report on the nuclear cytoplasmic male sterility from a cross between two soybean cultivar. *Soybean Genet Newsl*, 1995, 22: 55–58
- 39 Ding D R, Gai J Y, Cui Z L, et al. Development and verification of the cytoplasmic-nuclear male sterile soybean line NJCMS1A and its maintainer NJCMS1B (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 1998, 43: 1901–1902 [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. *科学通报*, 1998, 43: 1901–1902]
- 40 Gai J Y, Ding D R, Cui Z L, et al. Development and performance of the cytoplasmic-nuclear male sterile line NJCMS1A of soybean (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1999, (5): 23–27 [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. *中国农业科学*, 1999, (5): 23–27]
- 41 Ding D R, Gai J Y, Cui Z L, et al. Development of a cytoplasmic-nuclear male-sterile line of soybean. *Euphytica*, 2002, 124: 85–91
- 42 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. *Euphytica*, 2006, 152: 387–396
- 43 Nie Z X, Zhao T J, Yang S P, et al. Development of a cytoplasmic male-sterile line NJCMS4A for hybrid soybean production. *Plant Breed*, 2017, 136: 516–525
- 44 Sun H, Zhao L M, Wang S M, et al. Research progress on utilization of soybean heterosis (in Chinese). *Chin J Oil Crop Sci*, 2003, 25: 94–98, 102 [孙寰, 赵丽梅, 王曙明, 等. 大豆杂种优势利用研究进展. *中国油料作物学报*, 2003, 25: 94–98, 102]
- 45 Peng Y H, Yang G, Yuan J. Genetic analysis of a new type of a male-sterile soybean. In: Napompeth B, ed. *World Soybean Research Conference V Abstract*. Bangkok, Thailand: Funny Publishing Limited Partnership, 1994. 90
- 46 Li Z. Research progress on Fuyang ‘three line’ hybrid soybean (in Chinese). *Crops*, 2007, (5): 87–89 [李智. 阜阳三系杂交大豆研究进展. *作物杂志*, 2007, (5): 87–89]
- 47 Zhang L, Huang Z P, Li J K, et al. Genetic study on soybean nucleo-cytoplasmic male sterile restore gene (in Chinese). *J Anhui Agr Sci*, 2007, 35: 2513–2515 [张磊, 黄志平, 李杰坤, 等. 大豆M型质核互作雄性不育恢复基因的遗传研究. *安徽农业科学*, 2007, 35: 2513–2515]
- 48 Bai Y N, Gai J Y. Inheritance of male fertility restoration of the cytoplasmic-nuclear male-sterile line NJCMS1A of soybean [*Glycine max* (L) Merr.]. *Euphytica*, 2005, 145: 25–32
- 49 Bai Y N, Gai J Y. Development of soybean cytoplasmic-nuclear male-sterile line NJCMS2A and restorability of its male fertility (in Chinese). *Sci*

- Agric Sin, 2003, 36: 740–745 [白羊年, 盖钧镒. 大豆质核互作雄性不育系NJCMS2A的选育及其雄性育性恢复的研究. 中国农业科学, 2003, 36: 740–745]
- 50 Bai Y N, Gai J Y. Development of a new cytoplasmic-nuclear male-sterility line of soybean and inheritance of its male-fertility restorability. [Plant Breeding](#), 2006, 125: 85–88
 - 51 Li J J. Breeding of new cytoplasmic-nuclear male sterile lines and study on differential transcriptomics and proteomics between NJCMS1A and NJCMS1B in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] (in Chinese). Doctor Dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015 [李佳佳. 大豆新质核互作雄性不育系选育和NJCMS1A与NJCMS1B间差异转录组、蛋白质组研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学, 2015]
 - 52 Zhao T J. Study on natural variation, germplasm exploration and genetic improvement of male sterility in soybeans (in Chinese). Doctor Dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2006 [赵团结. 大豆雄性不育性的自然变异、种质发掘与选育研究. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学, 2006]
 - 53 Ding D R, Gai J Y. Cytological studies on pollen abortion in cytoplasmic-nuclear male sterile soybean line NJCMS1A (in Chinese). *Soybean Sci*, 2001, 20: 167–171 [丁德荣, 盖钧镒. 大豆质核互作雄性不育系NJCMS1A花粉败育的细胞学研究. 大豆科学, 2001, 20: 167–171]
 - 54 Zhao T J, Gai J Y. Identification and evaluation of new sources of male-sterile cytoplasm in soybean (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2006, 32: 1604–1610 [赵团结, 盖钧镒. 大豆不育细胞质资源的发掘与鉴定. 作物学报, 2006, 32: 1604–1610]
 - 55 Sun H, Zhao L M, Wang S M, et al. Criterion on classification of pollen fertility in soybean (in Chinese). *Soybean Sci*, 2006, 25: 339–343 [孙寰, 赵丽梅, 王曙明, 等. 大豆花粉育性分类标准的研究. 大豆科学, 2006, 25: 339–343]
 - 56 Xie F T. Review of soybean male sterility and heterosis utilization (in Chinese). *J Shenyang Agric Univ*, 2008, 39: 131–136 [谢甫绵. 大豆雄性不育及杂种优势利用研究进展. 沈阳农业大学学报, 2008, 39: 131–136]
 - 57 Wang S M, Wang Y Q, Zhao L M, et al. Analysis of fertility stability in soybean cytoplasmic male sterility-based F₁ (in Chinese). In: abstract collection of article from the 23rd National Soybean Research and Production Seminar. Daqing, 2012. 53 [王曙明, 王跃强, 赵丽梅, 等. 质核互作雄性不育大豆杂种F₁代育性稳定性分析. 见: 第23届全国大豆科研生产研讨会论文摘要集. 大庆, 2012. 53]
 - 58 Ding X L, Guo Q L, Li Q, et al. Comparative transcriptomics analysis and functional study reveal important role of high-temperature stress response gene *GmHSFA2* during flower bud development of CMS-based F₁ in soybean. [Front Plant Sci](#), 2020, 11: 600217
 - 59 Ding X L, Guo J F, Zhang Q Q, et al. Heat-responsive miRNAs participate in the regulation of male fertility stability in soybean CMS-based F₁ under high temperature stress. [Int J Mol Sci](#), 2021, 22: 2446
 - 60 Ding X L, Guo J F, Lv M L, et al. The miR156b–GmSPL2b module mediates male fertility regulation of cytoplasmic male sterility-based restorer line under high-temperature stress in soybean. [Plant Biotechnol J](#), 2023, 21: 1542–1559
 - 61 Bai Z Y, Yang Y H, Zhang R J. Effects of short light at seedling stage on fertility of three-line hybrid soybean and its parents (in Chinese). *J Chin Agric Univ*, 2021, 26: 11–17 [白志元, 杨玉花, 张瑞军. 苗期短光照对三系杂交大豆及亲本育性的影响. 中国农业大学学报, 2021, 26: 11–17]
 - 62 Zhang J Y, Zhang C B, Zhao L M, et al. Rapid identification procedures for the restorer and maintainer of RN type ‘three line’ hybrid soybean (in Chinese). DB22/T, 3333-2022 [张井勇, 张春宝, 赵丽梅, 等. 杂交大豆RN型“三系”恢保快速鉴定规程. DB22/T, 3333-2022]
 - 63 Chen L T, Liu Y G. Male sterility and fertility restoration in crops. [Annu Rev Plant Biol](#), 2014, 65: 579–606
 - 64 Han L T, Yang S P, Yu D Y, et al. Comparative study on RNA editing of *atp6* gene between soybean cytoplasmic male sterile line and maintaining line (in Chinese). *Soybean Sci*, 2010, 29: 361–365 [韩利涛, 杨守萍, 喻德跃, 等. 大豆细胞质雄性不育系与保持系*atp6*基因的RNA编辑比较研究. 大豆科学, 2010, 29: 361–365]
 - 65 Jiang W, Yang S P, Yu D Y, et al. A comparative study of *ATPase subunit 9 (Atp9)* gene between cytoplasmic male sterile line and its maintainer line in soybeans. [Afr J Biotechnol](#), 2011, 10: 10387–10392
 - 66 Liu H J, Zhao L M, Dong Y S, et al. RNA editing analysis of mitochondrial gene in cytoplasmic male sterile line and maintainer line in soybean (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2014, 12: 694–700 [刘海军, 赵丽梅, 董英山, 等. 大豆细胞质雄性不育系及其保持系线粒体基因的RNA编辑位点研究. 分子植物育种, 2014, 12: 694–700]
 - 67 He T T, Ding X L, Zhang H, et al. Comparative analysis of mitochondrial genomes of soybean cytoplasmic male-sterile lines and their maintainer lines. [Funct Integr Genomics](#), 2021, 21: 43–57
 - 68 Zeng W Y, Yang S P, Yu D Y, et al. Comparative study on the anther proteome of soybean cytoplasmic nuclear interaction male sterile line NJCMS2A and its maintainer line (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2007, 33: 1637–1643 [曾维英, 杨守萍, 喻德跃, 等. 大豆质核互作雄性不育系NJCMS2A及其保持系的花药蛋白质组比较研究. 作物学报, 2007, 33: 1637–1643]
 - 69 Zeng W Y, Yang S P, Gai J Y, et al. Differential proteomic analysis of anthers in soybean cytoplasmic nuclear interaction male sterile line NJCMS1A and its maintainer line (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2007, 40: 2679–2687 [曾维英, 杨守萍, 盖钧镒, 等. 大豆质核互作雄性不育系NJCMS1A及其保持系的花药差异蛋白质组学研究. 中国农业科学, 2007, 40: 2679–2687]
 - 70 Li J J, Han S H, Ding X L, et al. Comparative transcriptome analysis between the cytoplasmic male sterile line NJCMS1A and its maintainer NJCMS1B in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). [PLoS One](#), 2015, 10: e0126771
 - 71 Li J J, Ding X L, Han S H, et al. Differential proteomics analysis to identify proteins and pathways associated with male sterility of soybean using

- iTRAQ-based strategy. *J Proteomics*, 2016, 138: 72–82
- 72 Ding X L, Li J J, Zhang H, et al. Identification of miRNAs and their targets by high-throughput sequencing and degradome analysis in cytoplasmic male-sterile line NJCMS1A and its maintainer NJCMS1B of soybean. *BMC Genomics*, 2016, 17: 24
- 73 Yang L S, Li J J, He T T, et al. Comparative analysis of physiological and biochemical characteristics between soybean cytoplasmic nuclear interaction male sterile line NJCMS1A and its maintainer line NJCMS1B (in Chinese). *Soybean Sci*, 2017, 36: 391–398 [杨龙树, 李李佳, 贺亭亭, 等. 大豆质核互作雄性不育系NJCMS1A与其保持系NJCMS1B的生理生化特性比较分析. *大豆科学*, 2017, 36: 391–398]
- 74 Li Y W, Ding X L, Wang X, et al. Genome-wide comparative analysis of DNA methylation between soybean cytoplasmic male-sterile line NJCMS5A and its maintainer NJCMS5B. *BMC Genomics*, 2017, 18: 596
- 75 Chen L F, Ding X L, Zhang H, et al. Comparative analysis of circular RNAs between soybean cytoplasmic male-sterile line NJCMS1A and its maintainer NJCMS1B by high-throughput sequencing. *BMC Genomics*, 2018, 19: 663
- 76 Han S H, Li Y W, Li J J, et al. Genome-wide analysis of DNA methylation to identify genes and pathways associated with male sterility in soybean. *Mol Breeding*, 2018, 38: 118
- 77 Ding X L, Wang X, Li Q, et al. Metabolomics studies on cytoplasmic male sterility during flower bud development in soybean. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 2869
- 78 Lin C J, Peng B, Li Y, et al. Cytoplasm types affect DNA methylation among different cytoplasmic male sterility lines and their maintainer line in soybean (*Glycine max* L.). *Plants*, 2020, 9: 385
- 79 Zhang C B, Fu F Y, Lin C J, et al. MicroRNAs involved in regulatory cytoplasmic male sterility by analysis RNA-seq and small RNA-seq in soybean. *Front Genet*, 2021, 12: 654146
- 80 Bai Z Y, Ding X L, Zhang R J, et al. Transcriptome analysis reveals the genes related to pollen abortion in a cytoplasmic male-sterile soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 12227
- 81 Wang D G, Wang Y N, Zhang L, et al. Integrated transcriptomic and proteomic analysis of a cytoplasmic male sterility line and associated maintainer line in soybean. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1098125
- 82 Ding X L, Chen L F, Guo J F, et al. A small RNA of *miR2119b* from soybean CMS line acts as a negative regulator of male fertility in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 167: 210–221
- 83 Zeng W Y, Yang S P, Gai J Y. Comparative proteome analysis of different organs between cytoplasmic-nuclear male-sterile line NJCMS1A and its maintainer in soybeans (in Chinese). *Soybean Sci*, 2008, 27: 8–14 [曾维英, 杨守萍, 盖钧镒, 等. 大豆质核互作雄性不育系NJCMS1A和其保持系的不同器官蛋白质组比较. *大豆科学*, 2008, 27: 8–14]
- 84 Zeng W Y, Yang S P, Yu D Y, et al. Comparative proteome study of different organs between male-sterile line and its maintainer in soybeans (in Chinese). *Acta Bot Boreali Occident Sin*, 2008, 28: 1619–1624 [曾维英, 杨守萍, 喻德跃, 等. 大豆雄性不育系与其保持系不同器官蛋白质比较. *西北植物学报*, 2008, 28: 1619–1624]
- 85 Chen P, Zhang L. Electrophoretic analysis of soluble proteins in different organs of soybean cytoplasmic nuclear interaction male sterile line W931A and its maintainer line (in Chinese). *Seed*, 2009, 28: 33–35 [陈培, 张磊. 大豆质核互作雄性不育系W931A及其保持系不同器官的可溶性蛋白的电泳分析. *种子*, 2009, 28: 33–35]
- 86 Chen P, Zhang L, Qiu L J, et al. Comparative analysis of differential proteomics between soybean cytoplasmic nuclear interaction male sterile line W931A and its maintainer line (in Chinese). *Crops*, 2009, (10): 17–21 [陈培, 张磊, 邱丽娟, 等. 大豆质核互作雄性不育系W931A及其保持系的差异蛋白质组学比较分析. *作物杂志*, 2009, (10): 17–21]
- 87 Wang D G, Zhang L, Li J K, et al. The restorer gene for soybean M-type cytoplasmic male sterility, *Rf-m*, is located in a PPR gene-rich region on chromosome 16. *Plant Breeding*, 2016, 135: 342–348
- 88 Wang T L, He T T, Ding X L, et al. Confirmation of *GmPPR576* as a fertility restorer gene of cytoplasmic male sterility in soybean. *J Exp Bot*, 2021, 72: 7729–7742
- 89 Guo F L, Lin C J, Wang P N, et al. Fine mapping of a restorer-of-fertility gene *GmRf1* for the cytoplasmic male sterility in soybean (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2022, 23: 518–526 [郭凤兰, 林春晶, 王鹏年, 等. 大豆细胞质雄性不育恢复基因*GmRf1*的精细定位. *植物遗传资源学报*, 2022, 23: 518–526]
- 90 Zhang C B, Kong F J, Zhao G L, et al. Application of *GmPPR565*, a restorer-of-fertility gene for the cytoplasmic male sterility in soybean (in Chinese). *PRC Patent*, CN202210190020.4, 2022-02-28 [张春宝, 孔凡江, 赵国龙, 等. 大豆细胞质雄性不育育性恢复基因*GmPPR565*及其应用. 中国专利, CN202210190020.4, 2022-02-28]
- 91 Sun Y Y, Zhang Y, Jia S G, et al. Identification of a candidate restorer-of-fertility gene *Rf3* encoding a pentatricopeptide repeat protein for the cytoplasmic male sterility in soybean. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 5388
- 92 Yang S P, Duan M P, Meng Q C, et al. Inheritance and gene tagging of male fertility restoration of cytoplasmic-nuclear male-sterile line NJCMS1A in soybean. *Plant Breeding*, 2007, 126: 302–305
- 93 Dong J S, Yang S P, Yu D Y, et al. Inheritance of fertility restoration and SSR markers of fertility restoration genes in soybean cytoplasmic nuclear

- interaction male sterile line NJCMS2A (in Chinese). *Soybean Sci*, 2008, 27: 181–185 [董建生, 杨守萍, 喻德跃, 等. 大豆质核互作雄性不育系 NJCMS2A 的育性恢复性遗传和育性恢复基因的 SSR 标记. *大豆科学*, 2008, 27: 181–185]
- 94 Tao Y. Study on SSR marker and tagging of male fertility restorer gene of cytoplasmic-nuclear male-sterile line NJCMS1A in soybeans (in Chinese). Master Dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012 [陶银. 大豆质核互作雄性不育系 NJCMS1A 育性恢复基因的 SSR 标记定位研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学, 2012]
 - 95 Li J J, Yang S P, Gai J Y. Transcriptome comparative analysis between the cytoplasmic male sterile line and fertile line in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Genes Genom*, 2017, 39: 1117–1127
 - 96 Ding X L, Lv M L, Liu Y, et al. A small heat shock protein GmHSP18.5a improves the male fertility restorability of cytoplasmic male sterility-based restorer line under high temperature stress in soybean. *Plant Sci*, 2023, 337: 111867
 - 97 Wang X D. Overview of the study and application of cytoplasmic male sterility in cotton (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2019, 52: 1341–1354 [王学德. 棉花细胞质雄性不育的研究与利用. *中国农业科学*, 2019, 52: 1341–1354]
 - 98 Wang X D, Li Y Y. Development of transgenic restorer of cytoplasmic male sterility in upland cotton. *Agr Sci China*, 2002, 1: 375–380
 - 99 Owen F V. A sterile character in soybeans. *Plant Physiol*, 1928, 3: 223–226
 - 100 Fang X L, Sun Y Y, Li J H, et al. Male sterility and hybrid breeding in soybean. *Mol Breeding*, 2023, 43: 47
 - 101 Thu S W, Rai K M, Sandhu D, et al. Mutation in a PHD-finger protein MS4 causes male sterility in soybean. *BMC Plant Biol*, 2019, 19: 378
 - 102 Chen X, Yang S X, Zhang Y H, et al. Generation of male-sterile soybean lines with the CRISPR/Cas9 system. *Crop J*, 2021, 9: 1270–1277
 - 103 Fang X L, Sun X Y, Yang X D, et al. MS1 is essential for male fertility by regulating the microsporocyte cell plate expansion in soybean. *Sci China Life Sci*, 2021, 64: 1533–1545
 - 104 Fang X L, Feng X C, Sun X Y, et al. Natural variation of *MS2* confers male fertility and drives hybrid breeding in soybean. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 2322–2332
 - 105 Jiang B J, Chen L, Yang C Y, et al. The cloning and CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of a male sterility gene *MS1* of soybean. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 1098–1100
 - 106 Nadeem M, Chen A D, Hong H L, et al. *GmMs1* encodes a kinesin-like protein essential for male fertility in soybean (*Glycine max* L.). *J Integr Plant Biol*, 2021, 63: 1054–1064
 - 107 Yu J P, Zhao G L, Li W, et al. A single nucleotide polymorphism in an R2R3 MYB transcription factor gene triggers the male sterility in soybean *ms6* (*Ames1*). *Theor Appl Genet*, 2021, 134: 3661–3674
 - 108 Zhao S J, Zhang M C, Yang C Y, et al. Breeding and cultivation key points of a new high oil soybean variety Jidou 19 (in Chinese). *Crops*, 2010, (1): 128 [赵双进, 张孟臣, 杨春燕, 等. 高油大豆新品种冀豆19的选育及栽培要点. *作物杂志*, 2010, (1): 128]
 - 109 Zhao S J, Liu B Q, Yang C Y, et al. Breeding and cultivation key points of a new high protein soybean variety Jidou 21 (in Chinese). *Bull Agric Sci Technol*, 2011, (6): 184–185 [赵双进, 刘兵强, 杨春燕, 等. 高蛋白大豆新品种冀豆21的选育及栽培要点. *农业科技通讯*, 2011, (6): 184–185]
 - 110 Li W, Yu J P, Xu M. Advances in theory and application of genic male sterility in soybean (in Chinese). *J Shaanxi Normal Univ (Nat Sci Ed)*, 2021, 49: 60–70 [李维, 余君萍, 徐敏. 大豆细胞核雄性不育的理论与应用研究进展. *陕西师范大学学报: 自然科学版*, 2021, 49: 60–70]
 - 111 Peng B, Zhang L F, Zhang W L, et al. A breeding report of hybrid soybean ‘HybSoy 5’ (in Chinese). *J Jilin Agric Sci*, 2011, 36: 7–8 [彭宝, 张连发, 张伟龙, 等. 大豆杂交种杂交豆5号选育报告. *吉林农业科学*, 2011, 36: 7–8]
 - 112 Zhou H L. The breeding process and cultivation techniques of hybrid soybean ‘FuHybSoy 2’ (in Chinese). *Mod Agric Sci Technol*, 2018, (20): 22–23 [周洪利. 大豆杂交种阜杂交豆2号的选育过程及栽培技术. *现代农业科技*, 2018, (20): 22–23]
 - 113 Qu Y L, Pang Y, Hu Z X. Current situation and reclamation of saline land in Yongji city (in Chinese). *J Shanxi Agric Sci*, 2007, 35: 59–61 [屈玉玲, 庞烨, 胡朝霞. 永济盐碱耕地现状及改良利用. *山西农业科学*, 2007, 35: 59–61]
 - 114 Erickson E H. Soybean for bees and beekeeping. *Apiacta: an international technical magazine of apicultural and economic information* XVIII, 1983. 1–7
 - 115 Erickson E H. Soybean floral ecology and insect pollination. *Soybean Genet Newsl*, 1984, 11: 152–162
 - 116 Erickson E H. Soybean pollination and honey production: a research progress report. *Am Bee J*, 1984, 14: 775–779
 - 117 Dai J Y, Zhang R J, Wei B G, et al. Key biological factors related to outcrossing-productivity of cytoplasmic-nuclear male-sterile lines in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Euphytica*, 2017, 213: 266
 - 118 Li J P, Li M H, Yang G H, et al. Study of pollinating insects and pollinating technical of soybean male sterile plants (in Chinese). *J Jilin Agric Sci*, 2002, 27: 4–6 [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. *吉林农业科学*, 2002, 27: 4–6]
 - 119 Wang P N, Zhang W, Zhang C B, et al. A method for industrialized production of hybrid soybean seeds by cultivating wild pollinating insects (in Chinese). PRC Patent, CN201910261550.1, 2019-04-02 [王鹏年, 张伟, 张春宝, 等. 一种培养野生传粉昆虫实现杂交大豆种子产业化生产方法. 中国专利, CN201910261550.1, 2019-04-02]
 - 120 Zhang J Y, Sun H, Zhao L M, et al. Nectar secretion of RN-type cytoplasmic male sterility three lines in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *J*

- [Integr Agr](#), 2018, 17: 1085–1092
- 121 Ge F C, Li Y F, Sun H, et al. Bee attractant and method for bee pollination in soybean hybrid seed production field (in Chinese). PRC Patent, ZL201210183837.5, 2012-12-19 [葛凤晨, 历延芳, 孙寰, 等. 蜜蜂引诱剂及用于大豆杂交种田间制种蜜蜂授粉的方法. 中国专利, ZL201210183837.5, 2012-12-19]
- 122 Levings C S. Thoughts on cytoplasmic male sterility in CMS-T maize. [Plant Cell](#), 1993, 5: 1285
- 123 Chen L T, Liu Y G. Discovery, utilization and molecular mechanisms of CMS-WA in rice (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2016, 61: 3804–3812 [陈乐天, 刘耀光. 水稻野败型细胞质雄性不育的发现利用与分子机理. 科学通报, 2016, 61: 3804–3812]
- 124 Li R, Lin C J, Peng B, et al. Transcriptomic analysis of soybean cytoplasmic male sterile lines with different outcrossing rate (in Chinese). *Chin J Oil Crop Sci*, 2019, 41: 696–704 [李蓉, 林春晶, 彭宝, 等. 不同异交率大豆细胞质雄性不育系的转录组分析. 中国油料作物学报, 2019, 41: 696–704]
- 125 Yan H, Zhang J Y, Zhang C B, et al. Genetic effects and plant architecture influences on outcrossing rate in soybean. [J Integr Agr](#), 2019, 18: 1971–1979
- 126 Lin C J, Duan Y D, Li R, et al. Flavonoid biosynthesis pathway may indirectly affect outcrossing rate of cytoplasmic male-sterile lines of soybean. [Plants](#), 2023, 12: 3461
- 127 Gai J Y, Hu Y Z, Chen J M, et al. Experiments on the retining of pollen viability of soybeans (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 1980, 6: 11–16 [盖钧镒, 胡蕴珠, 陈建民, 等. 保存大豆花粉生活力的试验. 作物学报, 1980, 6: 11–16]
- 128 Jia H C, Liang X, Zhang L X, et al. Improving ultra-low temperature preservation technologies of soybean pollen for off-season and off-site hybridization. [Front Plant Sci](#), 2022, 13: 920522
- 129 Zhang Y X, Cheng S H, Hu X. Application of *OsDESI* gene in rice (in Chinese). PRC Patent, ZL202011283325.7, 2022-05-31 [张迎信, 程式华, 胡霞, 等. 水稻基因*OsDESI*的应用. 中国专利, ZL202011283325.7, 2022-05-31]
- 130 Li J L, Li X P, Long R, et al. Application of a female fertility regulatory gene *FS7* and its mutant in rice (in Chinese). PRC Patent, CN202210169917.9, 2023-09-01 [李京琳, 李新鹏, 龙瑞, 等. 一种水稻雌性育性调控基因*FS7*及其突变体与应用. 中国专利, CN202210169917.9, 2023-09-01]
- 131 Zhou J Q, Zhang G L, Deng H B, et al. Advantages of small grain male sterile lines in seed production for a new combination Zhuoliangyou 141 through the mixed-sowing manner (in Chinese). *Acta Agronom Sin*, 2022, 48: 320–331 [周杰强, 张桂莲, 邓化冰, 等. 水稻小粒不育系新组合卓两优141混播制种优势分析. 作物学报, 2022, 48: 320–331]
- 132 Bai Z Y. Transformation of cytoplasmic male-sterile lines and transcriptome analysis of male sterility and F₁ male fertility recovery in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] (in Chinese). Doctor Dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2022 [白志元. 大豆细胞质雄性不育系转化和雄性不育与F₁雄性育性恢复的转录组分析. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学, 2022]

Summary for “大豆杂种优势利用的研究进展和展望”

Research progress and perspectives on the utilization of heterosis in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.)

Xianlong Ding, Jianbo He, Shouping Yang* & Junyi Gai*

National Innovation Platform for Soybean Breeding and Industry-Education Integration, Key Laboratory of Biology and Genetics and Breeding for Soybean, Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, Jiangsu Key Laboratory of Soybean Biotechnology and Intelligent Breeding, Zhongshan Biological Breeding Laboratory (ZSBBL), State Key Laboratory of Crop Genetics & Germplasm Enhancement and Utilization, Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, National Center for Soybean Improvement, College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

* Corresponding authors, E-mail: sri@njau.edu.cn; spyang@njau.edu.cn

The utilization of heterosis is one of the important ways to improve crop yield, which has been widely applied in crops such as rice, rapeseed, corn, and other crops, and has achieved remarkable economic and social benefits. As early as the last century, both domestic and international researchers-initiated explorations into soybean heterosis, and research results have shown that soybeans have significant heterosis. Across different decades, scientists employing diverse hybrid combinations consistently observed substantial over-parent heterosis in soybean hybrids, particularly in yield traits. The over-parent heterosis rate has been documented to exceed 15.6%, with some high heterosis combinations demonstrating over 50% over-parent heterosis and over 30% superiority compared to control varieties, indicating that soybeans have obvious heterosis in yield traits. Male sterile lines serve as pivotal materials for hybrid seed production in crops. Among the methodologies employed, the cytoplasmic-nuclear male sterility-based “three-line method” and the genic male sterility-based “two-line method” are the two most widely adopted strategies for hybrid breeding in crops. Currently, soybean hybrid breeding predominantly relies on the “three-line method”. At present, the reported soybean sterile cytoplasm types that achieve the “three-line system” in China mainly include RN type, ZD type, N8855 type, N21566 type, and N23661 type. These sterile cytoplasm originate from five distinct cultivated soybean varieties. Importantly, China has established a comprehensive hybrid seed production technology system that integrates soybeans, insects, and the environment, enabling male sterile lines with high outcrossing rates to achieve over 90% outcrossing efficiency. So far, 46 hybrid soybean varieties have been examined and approved using the “three-line system” with an average yield increase of nearly 13% compared with the control. Among them, 13 hybrid soybean varieties increased by more than 15%. Since the “Twelfth Five-Year Plan” period, 39 hybrid soybean varieties have been approved, reflecting both the expanding scale of hybrid soybean breeding and continuous advancements in heterosis utilization technologies in China. With the application of gene editing and transgenic breeding technology, fertility regulation genes such as fertility restorer genes, genic male sterility genes, and high-temperature tolerance genes have gradually been discovered and applied to the utilization of soybean heterosis. It can be seen that the utilization of heterosis can serve as a breakthrough technology for the improvement of soybean yield in China, which has significant strategic significance for enhancing soybean production capacity and ensuring food security. This review article focuses on the research progress of genetic composition and utilization ways of soybean heterosis, the cytoplasmic-nuclear male sterility and “three line” breeding of soybean, the genic male sterility and utilization of soybean, the examination and approval of soybean hybrid variety and the production technology of hybrid seeds. After decades of systematic research and development, significant progress has been made in the utilization of soybean heterosis, but there is still a certain gap in commercial application. Some key issues still need to be further overcome, mainly including efficient sterile cytoplasm needs to be explored, high outcrossing rate male sterile lines and strong restorer lines need to be selected, hybrid seed production efficiency needs to be further improved, strong advantage combinations need to be further screened, the utilization ways of heterosis need to be expanded, and fertility genes with significant breeding value need to be discovered. With the continuous exploration and utilization of excellent soybean germplasm resources and fertility genes with significant breeding value, the continuous improvement of commercial production technology systems for soybean hybrid seeds, and the continuous development of biotechnology, the utilization of soybean heterosis will show broad application prospects and significant economic and social benefits.

soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), hybrid variety (hybrid), heterosis, cytoplasmic-nuclear male sterile line, male fertility restorer line, insect pollination

doi: [10.1360/TB-2024-1386](https://doi.org/10.1360/TB-2024-1386)