

大豆杂种优势利用: 挑战与创新路径

张春宝^{1*}, 杨向东², 陈澍燕³, 李红菊^{3*}

1. 吉林省农业科学院大豆研究所/农业农村部杂交大豆育种重点实验室, 长春 130033

2. 吉林省农业科学院农业生物技术研究所/吉林省农业生物技术重点实验室, 长春 130033

3. 种子创新全国重点实验室, 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101

* 联系人, E-mail: cbzhang@jaas.com.cn; hjli@genetics.ac.cn

2025-03-23 收稿, 2025-04-09 修回, 2025-06-03 接受, 2025-06-03 网络版发表

国家自然科学基金(32372149, U21A20215, 32425009)、国家重点研发计划(2022YFF1003500)和国家大豆产业技术体系建设专项(CARS-04)资助

摘要 杂种优势利用是攻克大豆产量瓶颈, 有效提升单产的重要途径之一. 杂交大豆为中国首创, 展示出良好的应用前景, 正处于从中试向产业化推广的关键阶段. 近年来, 随着杂种优势利用新技术和新方法不断涌现, 推动了作物杂种优势利用水平持续提升. 然而, 目前杂交大豆仍主要以传统育种为主, 亟需与现代分子设计育种相结合, 以加速其产业化应用进程. 为此, 本文针对大豆杂种优势利用的瓶颈和挑战, 从杂种优势潜力挖掘及提升模式、新型不育系创制与应用策略、亲本异交率提升方法及杂交制种技术体系优化等方面进行论述, 提出了杂交大豆育种和制种创新路径, 旨在为实现大豆杂种优势高效及充分利用提供较为系统的攻关思路, 助力大豆产业高质量发展.

关键词 大豆, 杂种优势, 不育系, 恢复系, 制种技术, 杂交种

大豆是世界重要的粮油兼饲用作物, 广泛种植于世界各地, 在保障全球粮食安全及支撑畜牧业发展中发挥重要作用. 近年来, 受消费增长驱动导致大豆需求量不断增加, 但其平均单产一直未实现大幅增长, 亟需有效提升途径^[1]. 杂种优势利用作为提高作物单产的有效手段, 在玉米^[2]、水稻^[3]和油菜^[4]等主要农作物上已取得显著成效, 推动了全球主要粮食和油料作物单产和总产的大幅提升, 为世界经济发展和粮油安全做出了巨大贡献.

大豆杂种优势利用研究始于20世纪70年代, 孙寰等人^[5]于1993年育成了世界上首个可实际应用的大豆细胞质雄性不育系, 实现了“三系”配套. 2002年审定了全球首个杂交大豆品种“杂交豆1号”^[6], 该品种在两年区域试验中较对照品种增产21.9%, 在生产试验中较对照品种增产20.8%, 表现出较强的杂种优势. 至2024年底, 中国已累计审定杂交大豆品种46个, 区试平均增产

幅度在5.3%~22.7%之间^[7]. 中国大豆杂种优势利用研究整体处于世界领先水平. 尽管如此, 与水稻、玉米和油菜等作物相比, 大豆受制于本身性状特点及效益因素的多重影响, 实现大规模杂种优势利用, 仍面临诸多挑战. 需要同时满足四个关键条件: 一是显著的杂种优势; 二是适配的雄性不育系; 三是高效的异交传粉效率; 四是轻简化低成本制种. 为此, 本文深入分析制约杂交大豆大规模应用的关键因素, 提出大豆杂种优势利用的创新路径, 展望新技术和新方法在该领域的应用前景. 通过理论探讨与实践总结相结合, 为育种工作者和研究人员提供参考, 以期推动杂交大豆产业化应用进程, 助力大豆产业高质量发展.

1 大豆杂种优势潜力挖掘及提升

20世纪30年代, Woodworth^[8]在大豆中首次发现了杂种优势现象. 随后Burton^[9]通过对275个大豆杂交组

引用格式: 张春宝, 杨向东, 陈澍燕, 等. 大豆杂种优势利用: 挑战与创新路径. 科学通报, 2025, 70: 3084–3100

Zhang C, Yang X, Chen S-Y, et al. Utilization of hybrid vigor in soybean: challenges and innovative avenues (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 3084–3100, doi: [10.1360/CSB-2025-0324](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-0324)

合进行杂种优势分析,发现其中62%的组合呈现高亲优势。尽管后续研究进一步证实大豆存在杂种优势,但受限于测试杂交组合数量不足,大豆杂种优势强度的评估仍显保守。为全面揭示大豆杂种优势潜力,王曙明等选用715份优良大豆品种(品系)作为亲本,配制了1326个杂交组合进行F₁产量鉴定。研究结果表明,高亲优势率超30%以上的组合占比达19.8%,超对照优势率30%以上的组合占25.3%,同时兼具高亲与超对照优势的组占22.1%^[10]。这一研究结果有力证明大豆存在较强的杂种优势,为大豆杂种优势利用提供了理论依据。

目前,杂交大豆品种培育主要依赖于“三系”法育种体系。过去20年间,中国育种家已成功选育出500余个细胞质雄性不育系和同型保持系,以及600余个恢复系;通过配制上万个杂交组合进行F₁产量鉴定,但最终产出的杂交种比例仅为4%,其中增产幅度超过20%的品种仅占育成杂交种总数的1/15^[7,11]。这一现状凸显出当前杂交大豆选育过程中存在的两大关键问题:其一,杂交组合亲本的选配缺乏科学指导,存在盲目性;其二,大豆杂种优势潜力尚未得到充分挖掘。基于玉米及水稻等作物杂种优势利用成功经验,可从以下几个方面着手提升大豆杂种优势挖掘与利用效率:首先,通过划分和利用杂种优势群(heterotic group),实现亲本材料精准选配;其次,引入基因组选择(genomic selection, GS)技术,构建高效预测模型,指导强优势杂交组合科学组配;最后,深入研究并利用杂种优势相关基因,提升“三系”亲本资源的利用率。这些策略将为大豆杂种优势潜力的挖掘和高效利用提供理论支撑和技术指导,助力突破性强优势杂交种的创制。

1.1 大豆杂种优势群的建立

作物杂种优势群的研究与应用已成为现代育种学的重要方向之一,在玉米^[12]、水稻^[13]和小麦^[14]等主要粮食作物中均取得了显著进展。尤其是Hallauer早年通过系谱法进行Lancaster和Reid两大杂种优势群的划分,建立了相应的利用模式,为温带地区强优势玉米杂交种的创制提供了理论基础。在大豆领域,王曙明等人^[10]研究发现,“中国材料×国外材料”的杂交组合表现出显著的产量优势,揭示了亲本亲缘关系的差异对大豆杂种优势形成的重要性。韩亚丽等人^[15]进一步研究证实,特殊配合力效应值较高的组合往往来源于国内外不同生态类型材料的杂交,表明打破遗传同质化在大豆杂种优势利用中的重要性。为从分子水平上验证

国外材料与国内材料之间组配是否存在明显的杂种优势,雷蕾等人^[16]采用14个大豆产量性状相关简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)分子标记对来源于中国东北和国外的30个春大豆杂交种43份亲本材料进行遗传多样性分析,将其初步划分为2个主要类群。韩博文等人^[17]进一步利用相关序列扩增多态性(sequence-related amplified polymorphism, SRAP)分子标记对100份核心亲本材料进行了更精细的聚类分析,划分出2个主类群和4个亚类群。这与白志元等人^[18]基于SSR标记将68份杂交大豆亲本中的恢复系和保持系划分为两大类5个亚类的结果相似。研究表明,遗传相似系数并非决定杂种优势的唯一因素。韩博文等人^[17]还发现类群Ⅰ的中国东北材料与类群Ⅱ的国外材料之间杂交配制组合存在较强的杂种优势。结合目前已育成强优势杂交种的亲本组合进行分析发现,并非遗传相似系数越小杂种优势就越强。这一发现与Moll等人^[19]提出的“最佳遗传距离假说”相吻合,即亲本间的遗传距离应处于适中范围以获得最优的杂种表现。这为大豆杂种优势群的有效划分提供了理论基础。近年来,随着测序成本下降和生物信息学的发展,基于全基因组数据的大数据分析方法被引入到作物杂种优势群研究中。通过整合多年多点产量鉴定数据和遗传背景信息,研究人员可以更精细地划分群体,并揭示与杂种优势相关的候选基因^[20],结合机器学习算法的应用^[21],进一步提高了杂种优势群划分水平,这也为大豆杂种优势群构建提供了新的技术手段。

随着国际上大豆品种资源交换的日益频繁,大量审定品种的亲本来源呈现混合血缘特征。这种现象打破了原有优势群的界限,导致已有大豆杂种优势群间的遗传基础受到破坏。因此,从中鉴定和转育出的“三系”材料所配制的组合往往表现出杂种优势缺失或优势率较低的现象。基于此背景,在大豆杂种优势群建立后,将通过“恢×恢”“保×保”“恢×新种质”及“保×新种质”等特定组配方式^[11],为开展群内亲本创新提供理论指导。这一策略不仅能够有效创制出更多优异的亲本材料,还将拓宽杂交大豆亲本选择和利用范围,从而为培育强优势大豆杂交种提供更多优异亲本支撑。

1.2 大豆基因组选择育种应用

基因组选择育种是一种基于全基因组分子标记基因型与表型关联构建遗传模型的高效育种方法^[22],近年来在作物杂种优势预测领域取得了长足进展。Cui等

人^[23]以1495份杂交水稻为训练群体,成功构建了杂种优势预测模型。Li等人^[24]开发了表型代际效应分析流程(joint analysis of phenotype-effect-generation, JPEG),用于鉴定杂交稻米品质相关位点,并显著提高了全基因组选择的预测精度,为杂交水稻育种提供了重要指导。Gu等人^[25]基于超万份材料的基因型和表型数据构建了水稻基因组选择模型,为快速筛选优良杂交组合,缩短杂交育种周期提供了理论基础。在玉米研究中,Xiang等人^[26]利用360份代表性自交系随机构建了2077个杂交组合并对产量相关性状进行了精准鉴定,进一步基于这些自交系产生的64620个组合的产量性状进行全基因组选择预测,成功构建了中国西南玉米区新的杂优模式(Reid+×Suwan+),并选育出了强优势玉米杂交种“优迪899”。由于全基因组选择育种需要结合功能标记、基因型与环境互作、多性状关联和多组分数据等信息,从而显著提升模型的预测能力^[27],因此在杂交作物育种中的应用前景更加广阔且结果更为可靠。近年来,基因组选择育种技术在常规大豆育种中得到了广泛应用,研究已报道其在产量、种子成分^[28]、茎粗和分枝粗^[29]等性状的预测与改良方面取得显著成效。此外,基于表型性状和重测序数据,研究人员开发了SoyDNGP等基于深度学习的高精度预测模型^[30],为通过基因组选择育种技术开展大豆杂种优势预测及强优势杂交种选育提供了新工具。

1.3 大豆杂种优势基因位点的挖掘

目前的研究表明,单一理论假说难以全面解释受多位点控制的数量性状杂种优势,尤其是等位基因间的杂合性也无法完全解释复杂的杂种优势现象。尽管如此,一些已被鉴定为具有超显性效应的杂种优势基因仍然值得深入研究。*IPAI* (*ideal plant architecture 1*)是水稻中重要的多效性基因,调控穗型、株型和分蘖数等重要农艺性状,Jiao等人^[31]首次揭示了该基因的功能。在籼粳杂种中,携带*ipai-1D*等位基因的植株表现出显著增加的每穗粒数,而野生型*IPAI*则促进了穗数和结实率;有趣的是,*IPAI/ipai-1D*杂合子不仅表现出单株产量的强超显性效应,还能解释该亚种间杂种近一半的杂种优势^[32,33]。番茄*SFT* (*single flower truss*)基因编码成花素蛋白,是重要的开花调控因子。研究表明,在有限生长类型(*sp*^{-/-})的番茄中,*sft*处于杂合状态时(*sft*^{+/-}, *sp*^{-/-})可降低开花信号,抑制*sp*突变体过早封顶,导致花序数增加和产量大幅度提高,从而证实*SFT*是一

个典型的超显性杂种优势基因^[34]。而*SFT*的水稻同源基因*Hd3a* (*heading date 3a*)在产量杂种优势中也表现出较强的超显性效应,其杂合植株的籽粒产量和开花时间均优于纯合子亲本^[35]。玉米中也发现了一些特殊的基因互作模式,如Xiao等人^[36]发现*UBI3* (*ubiquitin3*)基因是在母本群体中被*Br2* (*brachytic2*)隐性抑制的位点,通过杂交使父本在*Br2*位点引入显性变异后,可在F₁群体激活*UBI3*基因表达,从而形成株高杂种优势。近年来,随着高通量重测序技术的发展,作物杂种优势相关基因挖掘取得了重要进展。例如,Lv等人^[37]通过分析亲本变异差异频率(frequencies of parental variation differences, FPVDs),在“三系”杂交稻中成功检测到98个杂种优势位点,包括调控抽穗期的基因*Hd3a*、*Ehd2* (*early heading date 2*)和*Ehd4*,多效基因*Ghd7*,调控穗粒数的基因*Gn1A*,穗分支控制基因*LAX1* (*lax panicle1*),矮化基因*Sd1* (*semidwarf1*)等。大豆功能基因组学研究近年来突飞猛进,鉴定到多个产量、品质、抗性、株型及生育期等性状的基因位点^[38],然而上述基因是否在大豆杂种优势形成中起重要作用,尚缺乏深入研究。因此,充分利用组学数据和基因资源,结合田间表型数据开展大豆杂种优势相关基因挖掘和利用,对其优势率的提升具有重要推动作用。

2 新型大豆雄性不育系创制与利用

根据遗传调控方式的不同,雄性不育可分为细胞质雄性不育(cytoplasmic male sterility, CMS)和细胞核雄性不育(genic male sterility, GMS)。在大豆中,目前主要基于CMS的“三系”法进行不育系繁种和杂交大豆制种^[7]。因此,需要从已有大豆品种、资源或改良品系中鉴定出恢复系和保持系。为此,孙寰等人^[39]提出了大豆花粉育性分类标准,为恢复系和保持系的简便而有效划分提供了重要依据。随后,张井勇等人^[40]进一步明确了不育系和恢复系的类型划分标准,这为利用大豆遗传材料进行有效的恢/保关系鉴定提供了可靠的理论基础。目前,吉林省农业科学院基于微型网室建立了杂交大豆遗传材料测交鉴定平台(图1)。该平台通过蜜蜂授粉实现异交,并结合F₁花粉I₂-KI法染色检测技术,可高效完成恢复系和保持系的鉴定工作。此外,该平台还可用于种植不同被恢复能力的不育系,通过与待测恢复系进行杂交,根据F₁花粉败育率,判断被测恢复系的恢复能力。这一创新性研究体系不仅大幅提升了大豆遗传材料恢/保关系的鉴定效率,也为后续杂交组合配制

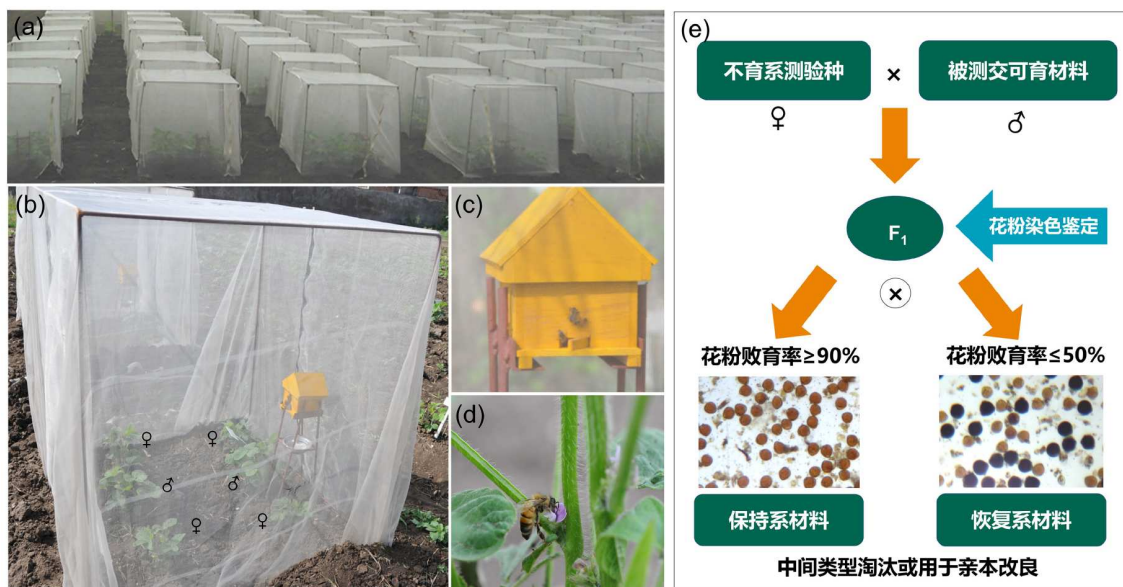


图1 大豆材料高通量恢/保关系鉴定方法。(a) 微型网室平台(长×宽×高=1 m×1 m×1 m); (b) 网室内亲本种植方式; (c) 微型蜂箱(含处女女王); (d) 蜜蜂异交授粉; (e) 保持系和恢复系材料鉴定流程

Figure 1 High-throughput identification method for restorer/maintainer relationships in soybean germplasms. (a) Miniature net chamber platform (Length×Width×Height=1 m×1 m×1 m); (b) planting arrangement of parent plants within the net chamber; (c) miniature beehive (containing a virgin queen bee); (d) cross-pollination by honeybees; (e) identification workflow for maintainer lines and restorer lines

提供了重要技术支撑。

然而, 由于大豆资源材料的遗传多样性差异显著, 其所含效应基因存在明显差异, 导致杂种F₁花粉败育率呈现多样化。仅有约20%~30%的材料可直接作为恢复系或保持系加以利用, 大幅降低了大豆杂种优势潜力的挖掘效率。另外, 在“三系”法大豆杂交种选育过程中, 特殊年份田间种植的杂交种会出现育性恢复不彻底, 部分节位结荚少甚至不结荚的现象。经遗传分析发现, 除环境因素影响花粉发育外, 主要是由于一些父本恢复系所含恢复基因恢复能力较弱或数量较少导致。因此, 在“三系”杂交种选育过程中, 除了要创制具备高不育率、高异交率、高配合力的“三高”不育系, 还要鉴定或创制出高恢复力、高异交率、高配合力的“三高”恢复系。目前, 在大豆中已经发现了*Rf1* (*restorer-of-fertility1*)^[41-43]、*Rf2*^[44,45]和*Rf3*^[46,47]等恢复基因位点, 其中*Rf1*、*Rf2*和*Rf3*同时存在于一个恢复系时, 该恢复系展示出较高的恢复能力。然而, 多数恢复系只含有*Rf1*和*Rf3*或其中单个基因, 这对其育成杂交种的安全应用构成隐患。因此, 未来“三高”恢复系选育的主要方向, 应首先是通过分子标记鉴定恢复基因类型, 再采用“恢×恢”“恢×保”及“恢×非恢非保”等方式进行多恢复基因聚合, 从而创制新型恢复系材料。此外, 作物中已

鉴定的恢复基因多编码PPR (pentatricopeptide repeat)蛋白。Wang和Tan^[48]提出利用PPR蛋白在恢复系创制中的应用前景, 而Sun等人^[49]也提出了人工PPR蛋白具有潜在的应用价值, 这为通过分子设计育种创制强恢复系提供了理论依据。而在不育系创制与利用方面, 除开发新技术和新方法高效创制大豆细胞质雄性不育系外, 还需利用细胞核雄性不育系的恢复系选择灵活的特点, 研发基于GMS的新一代杂交大豆育种技术。这将有助于扩大亲本材料的选择和利用范围, 进一步提升杂种优势利用潜力。

2.1 大豆CMS基因鉴定与线粒体基因编辑技术应用

目前, 关于大豆CMS不育基因研究进展较为缓慢, 至今未能实现不育基因的克隆和鉴定。仅He等人^[50]发现orf178 (*open reading frame 178*)和orf261可能为大豆CMS-N8855型不育的关键基因。在其他植物的研究中发现, 线粒体基因组重排导致毒性蛋白积累、早期异常程序性细胞死亡以及能量供应不足等因素, 一般是造成CMS的主要原因^[51]。随着线粒体基因编辑技术的快速发展, 不仅为CMS基因鉴定提供了有效途径, 同时也为人工创制新型细胞质雄性不育系带来了机遇。Kazama等人^[52]通过优化靶向线粒体的TALEN(mitochon-

drial targeted transcription activator-like effector nucleases, mitoTALEN)编辑工具,成功敲除了水稻和油菜细胞质雄性不育系中的关键不育基因*orf79*和*orf125*,使材料的育性得到恢复,并进一步证实了敲除材料线粒体基因组可通过母系进行传递.此后,多个团队均利用mitoTALEN技术成功验证了水稻细胞质雄性不育基因*orf352*^[53]、*orf312*^[54]和*WA352* (wild abortive 352)^[55];番茄细胞质雄性不育基因*orf137*^[56]以及花椰菜细胞质雄性不育基因*orf138*^[57]. Forner等人^[58]开发了TALEN-GDM (TALEN-gene-drive mutagenesis)技术,在烟草线粒体中敲除了*Nad9*基因,发现突变株表现出不育表型,并实现了*Nad9* (*NADH dehydrogenase subunit 9*)点突变线粒体DNA的同质化,这一成果为人工创制大豆细胞质雄性不育系提供了重要的技术支持. Chang等人^[59]开发了mitoCRISPR/Cas9 (mitochondrial clustered regularly interspaced short palindromic repeats/CRISPR-associated protein 9)系统对烟草细胞质雄性不育基因*ATP9* (*ATP synthase F₀ complex subunit 9*)进行靶向编辑,产生了异质性的*ATP9*等位基因,突变体中野生型*ATP9*基因拷贝数占比为70%,植株表现为雄性不育,这一研究为利用CRISPR/Cas9系统创制大豆细胞质雄性不育系提供了重要的参考.此外, Law等人^[60]通过碳纳米管技术建立了植物线粒体的DNA递送系统,实现了线粒体基因组的直接稳定转化,这一突破也为在任意遗传背景下人工创制大豆细胞质雄性不育系提供了全新思路和方向.

2.2 单倍体诱导技术快速创制大豆细胞质雄性不育系

不同遗传背景的CMS不育系是“三系”法育种的重要基础,然而其回交转育过程耗时费力.单倍体诱导(haploid induction, HI)技术为解决这一问题提供了新的思路.该技术通常只需2代即可获得纯合双单倍体(doubled haploid, DH)系.自1959年国际上首次在玉米中发现具有孤雌生殖特性的自交系Stock6以来,一系列参与单倍体诱导的关键基因如*MTL/PLA/NLD* (*MATRI-LINEAL/PHOSPHOLIPASE A1/NOT LIKE DAD*)^[61]、*DMP* (*domain of unknown function 679 membrane protein*)^[62]、*CENH3* (*centromeric histone H3*)^[63]、*BBM* (*BABY BOOM*)^[64]、*ZmPLD3* (*PHOSPHOLIPASE D3*)^[65]及*ZmPOD65* (*PEROXIDASE 65*)^[66]等被成功克隆;目前,单倍体诱导技术也已在小麦、水稻、谷子、

番茄、油菜和烟草等作物中获得成功^[67].由于*CENH3*和*DMP*基因在单子叶和双子叶中具有较高的保守性,因此通过突变这些基因也为创建多作物通用的单倍体技术提供了新策略和思路^[68]. *CENH3*主要功能是参与着丝粒复合体蛋白的募集和稳定,对着丝粒在染色体上的定位起重要作用. *CENH3*的突变会降低着丝粒的功能,从而导致合子发育过程中缺少*CENH3*蛋白的一方亲本染色体被消除,从而形成一定比例的仅含野生型染色体的单倍体^[63,69]. Wang等人^[70]利用*cenh3*无效突变杂合子进行杂交,成功获得玉米单倍体,这一方法简化了玉米单倍体的获得过程. Lv等人^[71]则设计了一对向导RNA (guide RNA, gRNA),在*CENH3*蛋白N端引入突变,实现了约7%的小麦父本单倍体诱导率;通过将不育系开发成父本单倍体诱导系,将待转育的材料诱导父本单倍体,再利用单倍体加倍技术实现了一步法转育小麦胞质不育系. Han等人^[72]同样通过对*CENH3*进行基因编辑,创制出青花菜突变体,并成功进行了单倍体诱导和筛选,最终通过细胞质替换实现了芸薹属植物细胞质雄性不育系的一步法创制.在大豆单倍体诱导技术研究方面, Wang等人^[73]首次发现*CENH3*的敲除可诱导染色体消除,并证实了通过*CENH3*突变创制大豆单倍体诱导系的可能性.这一发现不仅为大豆细胞质雄性不育系的快速转育提供了新途径,也为提高其选育效率带来了希望.此外, Zhong等人^[74]通过对大豆*GmDMP1*和*GmDMP2*进行突变,初步实现了单倍体诱导,进一步推动了该技术在大豆育种中的应用可能.利用单倍体诱导技术有望大幅降低大豆细胞质雄性不育系选育成本并提高育种效率.

2.3 GMS基因在杂交大豆育种上的应用前景

GMS是由核基因控制的雄性不育现象,可分为显性核不育和隐性核不育两类.在隐性核不育系中,存在一类因光、温等环境条件变化导致雄性育性可逆化的环境敏感核不育(environment-sensitive GMS, EGMS),包括光敏核不育(photoperiod-sensitive GMS, PGMS)和温敏核不育(thermo-sensitive GMS, TGMS).早在1928年, Owen^[75]就在大豆中发现了雄性不育突变体*st1* (*sterility1*).截至目前,已有30个GMS不育系材料被报道^[76],其中*ms1* (*male sterility1*)^[77-79]、*ms2*^[80]、*ms3*^[81]、*ms4*^[82]及*ms6*^[83,84]等隐性GMS位点被克隆和鉴定.

基于EGMS系统的“两系”法,可拓宽亲本选择范围

并提升强优势杂交种的产出几率,在杂交水稻中的应用最为广泛且成功。1973年,石明松在粳稻中首次发现了光敏核不育系农垦58S,其在长日照条件下雄性不育,短日照育性恢复^[85]。由农垦58S转育的籼型不育系培矮64S却表现出温敏不育特性。在大豆中目前仅鉴定了光敏核不育基因MS3,该基因编码PHD-finger蛋白,对不同纬度及短日照处理的ms3突变株的结荚表型进行鉴定发现,随着纬度和日照时数的升高,自交荚数显著增多;而对ms3突变株进行了同一光照时长,不同温度条件的处理,ms3的育性均未恢复,表明ms3突变株的育性恢复由长光照决定^[81]。这为今后创制大豆光敏核不育新材料开展“两系”法杂交大豆育种,提供了可行性思路。

近年来,基于稳定GMS基因的第3代智能多控杂交育种技术,已在水稻^[86,87]、玉米^[88,89]等作物中成功建立。尤其是水稻的应用实践发现,无花粉型不育系的不育特征稳定,其育性恢复基因是第3代杂交育种系统的理想育性基因元件^[86,87]。目前,在大豆中已鉴定的MS2为bHLH家族成员^[80],而MS6则属于R2R3 MYB转录因子^[83]。二者的显著特征是其不育突变体完全不产生花粉,这一特性为基于无花粉型GMS基因的第3代杂交育种系统提供了理想的基因资源。图2展示了基于GMS的第3代杂交大豆育种系统工作流程,该系统可实现高纯度非转基因GMS不育系的快速稳定创制。相较于传统“三系”法和“两系”法,第3代智能多控杂交大豆育种技术不仅能克服环境敏感性问题的,还可实现与任意父本自由组配,充分挖掘大豆杂种优势潜力,显著提升杂交制种和应用的稳定性。

2.4 除草剂诱导技术创制大豆雄性不育系

由于大多数植物花粉对除草剂非常敏感,因此化学杀雄法可被用于大面积杂交制种。然而,传统的化学杀雄剂或杀配子剂选择性较差,易影响雌蕊等其他花器官的正常发育,限制了其在作物育种中的广泛应用^[90]。特别是对于大豆等闭花授粉作物,由于其花器官被花瓣包被,且具有较长花期及叶腋开花特性,传统化学杀雄方法难以有效施用。近年来,除草剂诱导雄性不育技术的发展为新型大豆不育系创制提供了技术思路。Rao等通过在水稻花粉中特异表达细菌来源的N-乙酰鸟氨酸脱酰基酶基因argE,成功实现了除草剂诱导的花粉不育;当外源施用N-乙酰草丁膦(N-ac-PPT)时,argE可以通过脱酰基化作用,将无毒性N-ac-PPT转化

为有毒性的草丁膦,从而造成花粉完全不育;而在未施用N-acyl PPT的情况下,转基因植株花粉仍保持正常可育^[91]。Szeluga等人^[92]通过在大豆中引入Barnase(编码核糖核酸酶)及其抑制蛋白基因barstar,开发了一种育性可恢复的除草剂诱导雄性不育技术;在大豆花药绒毡层中特异性表达barnase,能够降解绒毡层细胞,进而导致花粉致死;而Barstar编码蛋白则可以抑制Barnase活性,从而恢复大豆花粉育性。Feng等人^[93]和Yang等人^[94]开发了一种新型的草甘膦介导雄性不育技术,该技术通过RNA干扰与CP4 EPSPS相结合,利用玉米内源性雄性组织特异性小干扰RNA(mts-siRNA)触发雄穗中CP4 EPSPS mRNA的特异性降解,通过喷施草甘膦诱导玉米花粉雄性不育。除草剂诱导雄性不育技术具有显著优势:一方面可以实现一系两用,另一方面免去人工去雄操作,从而大幅降低杂交制种的人工成本。因此,该技术在杂交制种中展现出较大的应用潜力。然而,由于大豆花期较长且喷施除草剂窗口期较短,可能存在不育性诱导不彻底的风险,仍需进一步优化和验证。

3 大豆异交率的提升途径

在杂交种生产中,不同作物因其生物学特性不同呈现出制种难易差异。大豆作为一种特殊的自花授粉作物,由于其叶腋开花结荚特性,加之花粉黏性强、花期长等特点,导致人工杂交和风媒传粉效率显著受限。值得注意的是,大豆具有蜜腺结构,能够分泌花蜜以吸引采食性昆虫,这使得虫媒传粉成为目前实现大豆杂交制种的最有效途径。在这一过程中,异交率作为衡量亲本组合杂交后母本结实能力的关键指标,不仅直接决定了制种产量高低,更是影响制种成本的重要因素。因此,如何提升大豆异交率已成为制约杂交大豆产业化应用的核心问题。经过30多年的大豆杂种优势利用研究实践发现,不同核遗传背景的大豆不育系材料在异交率方面表现出显著差异(图3)。这一现象表明,深入挖掘和系统解析影响大豆异交率的关键基因,并将其应用于指导高异交率亲本材料的筛选与创制,将是提升杂交大豆虫媒传粉效率的重要突破口。

3.1 花结构改变材料的挖掘和利用

目前,杂交大豆制种主要依赖虫媒传粉,因此与传粉昆虫适配性好的大豆亲本往往具有更高的杂交效率。根据大豆花结构特点,可以从多个角度入手。例如,花

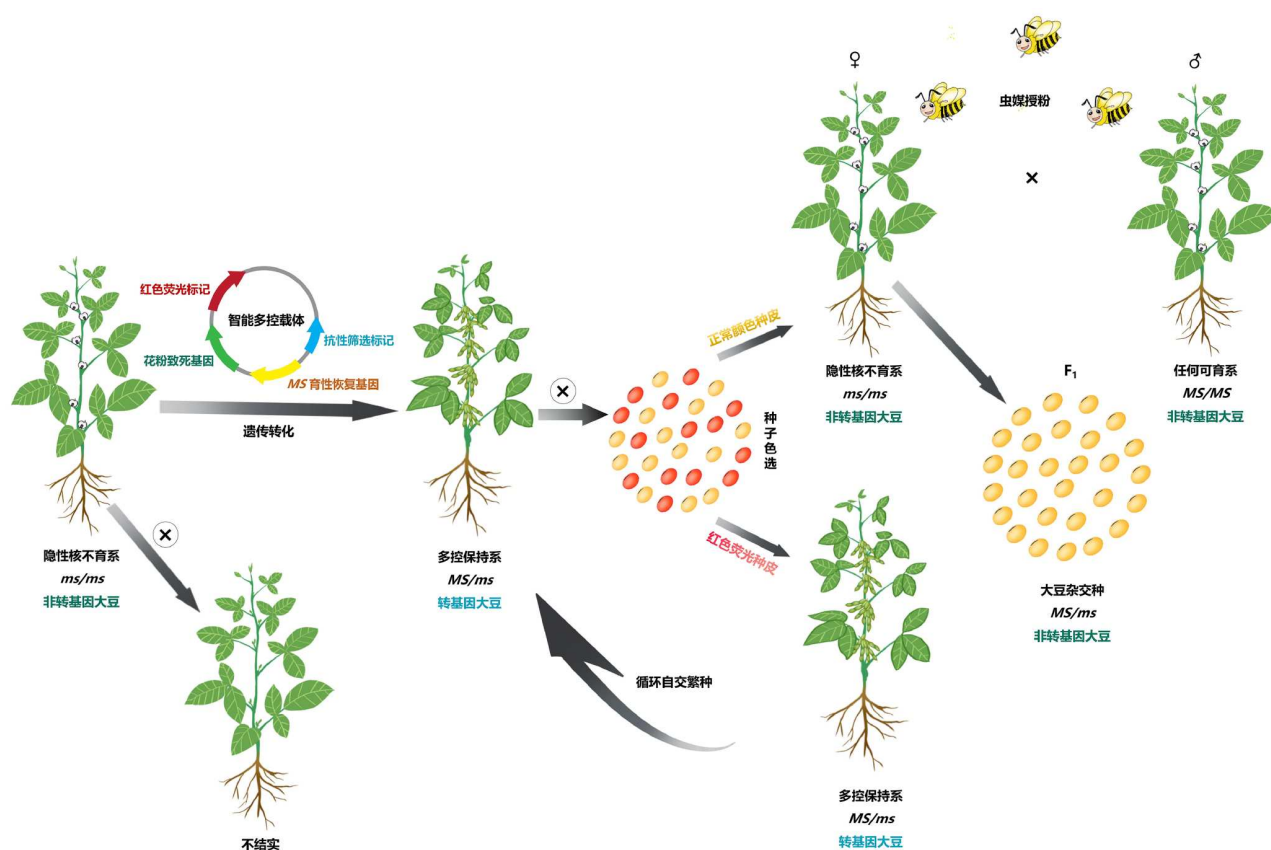


图2 基于GMS的第3代杂交大豆育种系统工作流程。任意大豆稳定隐性核不育系(*ms/ms*)自交不结实, 但通过转入智能多控载体(含MS育性恢复基因+花粉致死基因+红色荧光标记+抗性筛选标记), 创制多控保持系(*MS/ms*); 多控保持系通过自交分离产生正常种皮颜色的隐性核不育系(*ms/ms*), 其可与任何可育系(*MS/MS*)通过虫媒传粉进行杂交, 生产大豆杂交种(*MS/ms*); 多控保持系通过自交分离产生的红色荧光多控保持系(*MS/ms*)种子可继续用来循环繁殖隐性核不育系(*ms/ms*)

Figure 2 The workflow of the third-generation hybrid soybean breeding system based on GMS. Any soybean stable recessive genetic male sterile (GMS) line (*ms/ms*) is incapable of self-fertilization. However, a multi-control maintainer line (*MS/ms*) can be created by introducing an intelligent multi-control vector (containing an MS fertility-restoring gene, a pollen-lethal gene, a red fluorescent marker, and a resistance selection marker) into the GMS line. Through self-pollination, the multi-control maintainer line segregates into recessive GMS progeny (*ms/ms*) with normal seed coat color. These sterile lines can hybridize with any fertile line (*MS/MS*) via insect-mediated pollination to produce hybrid soybean seeds (*MS/ms*). Additionally, the red fluorescent seeds of the multi-control maintainer line (*MS/ms*) generated by self-pollination can be recycled for continuous propagation of recessive GMS lines (*ms/ms*)

期长和花数量多可以增加花粉量, 从而提高异花授粉机率。创制柱头外露亲本材料也是提高异交率的有效途径, 这在番茄和水稻中研究相对较多。番茄柱头外露相关基因*SE3.1* (stigma exertion 3.1)和*Style2.1*^[95,96]和水稻柱头外露基因*GS3* (grain size 3)、*GW8* (grain width 8)和*GS9*等^[97]表达量的改变, 可以使柱头裸露促进异交, 这些基因的同源基因在大豆柱头中的功能有待研究。

大豆作为典型的蝶形花亚科植物, 其龙骨瓣呈闭合状态, 如果能够调控龙骨瓣打开, 也有望提高异交率(图4)。豆科植物中, 龙骨瓣的融合导致了独特的闭花授

粉(cleistogamy)现象, 即雌蕊和雄蕊被包裹在融合的龙骨瓣内无法外露, 从而导致在无传粉者或人工授粉的情况下, 实现严格自交结实。这种机制使植物无须依赖外部传粉者即可完成授粉, 同时也能避免环境干扰对繁殖的影响。而当存在传粉者时, 这些植物又能发生低频率的异花授粉, 促进后代的遗传多样性和适应性。目前, 大豆龙骨瓣融合的分子调控机制还不清楚。研究表明, 在豆科植物中, 花瓣的形态受多基因调控, 如*CYC* (*CYCLOIDEA*)。百脉根中, 通过异位表达*LjCYC2*基因, 可以改变花瓣命运, 使龙骨瓣转化为翼瓣, 从而使花瓣打开, 柱头和雄蕊裸露^[98]。随着相关研究的深入, 利用

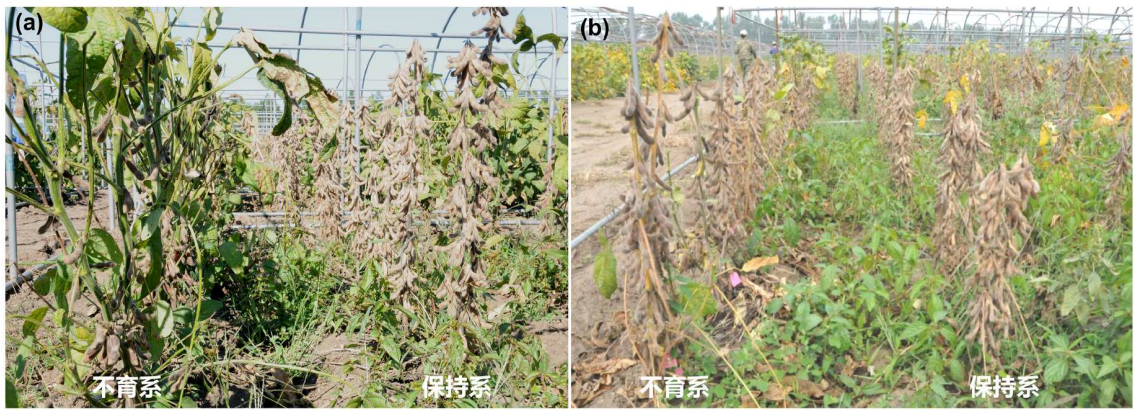


图 3 不同异交率大豆细胞质雄性不育系蜂媒传粉结实情况. (a) 低异交率不育系和配套保持系; (b) 高异交率不育系和配套保持系
Figure 3 Seed-setting performance of soybean cytoplasmic male sterile (CMS) lines with varying outcrossing rates under bee-mediated pollination. (a) Low-outcrossing-rate CMS line paired with its corresponding maintainer line; (b) high-outcrossing-rate CMS line paired with its corresponding maintainer line

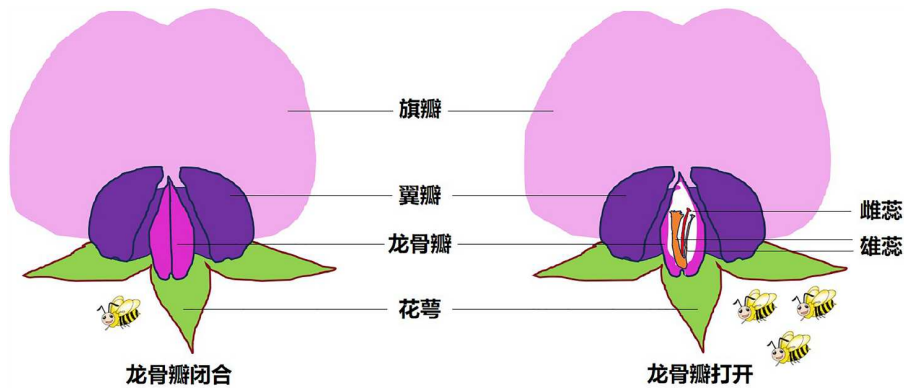


图 4 大豆异交率的提升途径. 培育龙骨瓣不闭合、花药大、花粉量多和蜜腺发达的大豆品系, 有助于风媒和虫媒传粉, 进而提高杂交大豆亲本的异交率
Figure 4 Strategies for enhancing soybean outcrossing rates. Breeding soybean lines with non-fused keel petals, enlarged anthers, high pollen production capacity, and well-developed nectaries promotes both anemophilous and entomophilous pollination, consequently increasing outcrossing rates in hybrid soybean parental lines

基因操控技术, 改变大豆花结构, 将为杂交大豆制种提供新的技术手段.

3.2 传粉昆虫采集物相关性状的改良

蜂类作为典型的大豆异交传粉昆虫, 在大豆杂交制种过程中发挥着重要作用. 蜂类主要通过采集花蜜和花粉进行授粉活动, 其频繁访问不同植株的特性使其成为提升杂交大豆亲本异交率的理想传粉媒介. 因此, 提高花粉寿命和易散粉性, 增加花药大小来提升花粉数量及提高蜜腺功能增加分泌物含量, 是改良亲本遗传特性, 增加蜂类访花频率及提升传粉效果的重要

途径.

被子植物中, 花粉脱水和花药大小发育的机制具有一定保守性, 因此可以通过挖掘大豆花粉脱水和花药发育相关基因, 改良或创制适于异交授粉的亲本材料, 从而提高虫媒异交传粉率. 花粉寿命和含水量受多因素调控, 一般含水量较低的花粉寿命更长. 在很多开花植物中, 花粉粒(雄性配子体)在成熟之前需要经历程序性脱水过程^[99]. 花粉粒脱水的主要目的是在其从花药扩散到雌蕊过程中, 能更好地适应大气环境, 提高存活时间. 花粉脱水是一个水分逐渐流失的过程, 脱水程度从轻度(相对含水量80%至65%)发展为中度(相对含

水量65%~50%)和重度(相对含水量40%),最终完全干燥(相对含水量<35%)^[100]。花粉的寿命与其相对含水量相关,耐干燥型花粉,如烟草和百合,散粉时的相对含水量<30%,相对耐受干燥环境,离体后寿命较长;干燥敏感型花粉,如水稻,散粉时的相对含水量在30%~70%,不耐受干燥环境,离体后寿命较短^[101,102]。耐干燥型花粉,在开花后存活期可达3 d,而干燥敏感型花粉缺乏维持渗透平衡的调控机制^[103]。花粉脱水不充分可能会导致花粉在较高环境湿度时在花药中提前萌发。在拟南芥中,*GPR1* (*GTP-binding protein related 1*)、*GSL10* (*glucan synthase-like 10*)、*5PT12* (*inositol-polyphosphate 6-phosphatase 12*)、*JGB* (*JINGUBANG*)、*TCP4* (*TCP family transcription factor 4*)、*REN1* (*ROPI enhancer 1*)和*GDI2* (*RAB GDP dissociation inhibitor 2*)等基因缺失以及*CALS5* (*Callose synthase 5*)和*ROPI* (*RHO-related protein from plants 1*)基因过表达都会导致花粉在较高环境湿度下于花药中提前萌发^[104~109],这些基因可能通过调控脱水过程来影响花粉休眠状态,但其具体分子机制仍需进一步研究。在高湿度下,大豆不同品种的花粉也会有不同程度的提前萌发(17%~90%),说明不同大豆品种花粉的脱水效率存在差异^[110]。因此,若能鉴定大豆花粉脱水率调控基因和遗传位点,通过定向改良和创制恢复系,提升其花粉脱水效率及耐受干燥环境的能力,进而在异交授粉过程中提高花粉的存活能力,可有效提升昆虫异交授粉的成功率,从而间接提升不育系异交结实能力。在杂交制种过程中,不育系和恢复系按一定的行比和间距相邻种植,二者间行比会直接影响制种产量。提高亲本间花粉传播能力,可实现制种产量最大化。

花粉传播能力的提升主要可以通过增加花药外露程度和提高花粉数量等手段来实现^[111]。花粉数量是种子植物的重要特性,其直接影响结实率,并且在物种和个体间存在差异^[112]。由于雄性配子间的竞争,异交植物通常比自花授粉植物产生更多花粉,而风媒传粉植物的花粉量也普遍高于动物传粉植物^[113]。花药大小和植物自身特性(如传粉方式)决定了花粉的数量。从花药结构来看,其大小由孢原细胞数量决定,通常表现为花药越大、花粉数量越多。尽管花药大小和花粉数量的变化在进化和农作物生产上具有重要意义,但其遗传基础仍未被充分了解。花药细胞学结构包括4个体细胞层:表皮、内层、中间层和绒毡层,这些细胞层共同支持小孢子母细胞在花药室内发育为成熟花粉粒。因此,

在植物有性生殖发育过程中,花药细胞的生长对花药大小、花粉数量和活力具有至关重要的作用。在玉米中,*ZmMs33*基因参与调控花药的伸长和大小,*Zmms33*突变体的花药长度只有野生型的一半^[114]。在小麦中,加入黑麦染色体4R后,花药大小增加16%,花粉粒数增加33%。对花药长度的影响与细胞大小和内皮层细胞数量的增加有关,并归因于染色体4R的长臂;而对花粉粒数的影响则归因于染色体4R的短臂,说明黑麦染色体4R至少含有2个与花药大小增加和花粉粒数相关的遗传因子,对小麦授粉性状产生有利影响^[115]。而要在大豆中增加花药大小和花粉数量,可以通过以下两种策略。(1)通过广泛收集大豆种植资源,分析其花药大小和花粉数量的自然变异情况,结合全基因组关联分析,挖掘相关调控基因。(2)由于被子植物中,花药和花粉发育机制具有一定保守性,所以寻找其他物种中花药大小和花粉数量调控基因在大豆中的同源基因。通过遗传操纵上述调控基因,从而获得具有大花药或花药数量多的授粉亲本材料。

大豆的蜜腺(floral nectaries, FNs)是吸引传粉昆虫(如蜜蜂)的关键结构,通过分泌蜜露(nectar)促进虫媒传粉,从而间接影响杂交大豆亲本的异交率。FNs的发育在豆科植物中显示出高度稳定性,但其遗传调控机制尚不明确。目前,对模式植物蜜腺发育分子调控网络有了较深入的认识^[116]。研究表明,*BOP-like*基因和*CYC-like*基因在豆科植物FNs发育中发挥着核心作用,但其调控路径与拟南芥存在显著差异^[117]。此外,大豆蜜腺分泌的主要成分糖分(蔗糖、葡萄糖)和氨基酸(脯氨酸、谷氨酸)可能受SWEET (sugars will eventually be exported transporter)糖转运蛋白家族调控^[118]。虽然SWEET家族蛋白在拟南芥蜜腺分泌蔗糖过程中起关键作用^[119],但在豆科植物蜜腺中的具体功能还有待进一步研究。值得注意的是,不同大豆材料间的蜜腺大小和分泌量存在显著差异,且大豆花蜜的分泌不仅受昼夜节律调控,还受天气条件影响^[120]。当前,大豆蜜腺发育分子机制尚不清晰,未来可结合单细胞测序技术和空间转录组方法,深入解析其细胞分化过程。此外,借鉴拟南芥等模式植物在蜜腺研究中的成果,可加速大豆相关基因功能验证工作。如通过选育蜜腺发达的亲本或利用基因编辑优化蜜腺功能,有望进一步提升昆虫对大豆花的访问效率(图4)。另外, Lin等人^[121]的研究还发现,黄酮生物合成代谢途径可能间接影响大豆不育系的异交率。因此,深入挖掘和鉴定能够吸引传粉昆

虫的次生代谢物,也是提高杂交大豆亲本异交率的有效途径之一。

4 杂交大豆制种技术的优化

机械化制种是实现大规模杂交种子生产的关键,目前杂交大豆制种通常采用1:1或1:2行比的父母本相间种植模式,在机械化播种和收获过程中不可避免地会产生株行间的种子混杂问题。因此,研发简便高效的混播混收制种技术具有重要意义。

4.1 利用亲本籽粒物理差异分选制种

利用机械分选的方式筛选不同籽粒大小的杂交种和恢复系种子,是一种简便有效获得高纯度杂交种子的方法。唐文帮等人^[122]通过培育小粒不育系并结合大粒恢复系进行制种,在父母本混合收获后利用谷粒厚度差异实现了机械分选,从而建立了杂交水稻轻简化制种技术,并在实践中得到了广泛应用。近年来,随着控制种子大小的基因不断挖掘和鉴定,也为分子设计亲本籽粒大小,提供了更大空间。Huang等人^[123]通过QTL Mapping和MutMap方法成功克隆了小粒基因*GSE3* (*grain size on chromosome 3*),并通过基因编辑技术对杂交水稻品种天优华占和Y两优900的母本进行小粒化改良,不仅实现了混播机械化制种,还显著提高了单位面积杂交种子产量。在大豆中,目前已克隆了多个控制种子大小的基因,如*CYP78A* (*cytochrome P450, family 78, subfamily A*)^[124]、*GmST05* (*seed thickness 05*)^[125]和*GmSW17* (*seed width 17*)^[126]等,这些研究成果为通过分子设计育种创制理想的杂交大豆亲本,开展机械化混合制种提供了重要的基因资源。此外,杂交种籽粒变小不仅可降低种子运输及储存成本,还能显著提升种子的芽率和芽势。结合种子包衣和机械化播种技术,可有效确保大豆均匀整齐生长,从而降低田间管理成本并充分发挥单产潜力。

除了机械分选外,利用亲本种子间的颜色差异同样可以实现混播制种。在杂交水稻中,研究人员研发了利用不育系和恢复系之间颖壳颜色的差异,通过色选设备分选杂交种子的方法^[127]。周桂香等人^[128]选育出具有褐色颖壳的不育系新安S,利用与其恢复系明显的颖壳颜色差异实现了混播制种。在杂交小麦制种中,研究人员尝试了使用蓝粒和白粒亲本进行杂交制种,并通过色选法分离杂交种子^[129]。从野生豆被人工驯化到现代栽培种过程中,大豆种皮颜色呈现出黄色、黑色、

褐色及绿色等多种差异。张春宝等人^[130]利用黑种皮大豆细胞质雄性不育系与黄种皮恢复系进行混播制种测试,实现了黑种皮杂交种的色选分离,为利用色选法开展规模化杂交大豆混播制种提供了前期基础。

4.2 利用雌性不育恢复系混播制种

植物雌性不育材料的雌性器官失去生育能力,但雄性育性正常。这类材料产生的花粉可对雄性不育系进行受精,从而获得杂交种子。通过创制完全失去自交结实能力的雌性不育恢复系与雄性不育系混播制种,收获后的种子仅有杂交种,既确保了制种纯度,又为全程机械化混播混收提供了可能。在水稻中,Li等人^[131]发现了1个表现为雌性不育但雌、雄性器官及胚囊发育均正常的低结实率突变体,并通过图位克隆技术成功分离出控制水稻结实率的主效基因*PTB1* (*pollen tube blocked 1*)。在此基础上,Xia等人^[132]进一步将该基因与花粉致死基因*ZM*和红色荧光蛋白基因*DsRed2*构建为紧密连接的表达载体,转入雌性不育恢复系,获得了工程雌性不育恢复系,其自交结实后产生无荧光的雌性不育恢复系种子和红色荧光工程雌性不育恢复系种子。通过荧光分选设备对种子进行分离,有效解决了雌性不育恢复系批量化繁殖的关键难题。在大豆中,赵团结和盖钧镒^[133]在NJCMS1A的天然杂交后代中发现了一个雌性不育突变体*NJS-10H*,并证实其受1对隐性基因控制。虽然在大豆中已发现雌性不育位点,但至今仍未有雌性不育基因被进一步研究和克隆。这一现状为开发大豆雌性不育恢复系带来了较大挑战。随着大豆雌性不育基因重要性的逐步凸显,相关研究也将深入开展,雌性不育材料在杂交大豆育种中的应用前景将更加广阔。

4.3 利用显性核不育系进行杂交制种

植物显性核不育材料因其稳定的遗传特性和广泛的适用性,在杂交制种领域具有重要的研究价值和应用潜力。显性核不育系的核心特征是其彻底且稳定的不育特性,这使得几乎任何材料均可作为保持系与其配合使用,从而提升杂交制种的灵活性和效率。然而,由于不育性状以显性方式表现,获得对应的恢复系存在一定难度,这也是限制该技术推广的重要因素之一。在玉米研究中,*ZmMs7*基因编码的PHD转录因子被证实是调控核不育的关键因子^[89]。An等人^[134]通过将玉米花药特异性启动子*p5126*与*ZmMs7*基因结合,在玉米

花药中提前表达该基因,显著干扰了花药和花粉发育相关基因的表达网络,成功诱导出完全显性不育表型,为构建跨物种通用的显性核不育技术体系提供了理论依据.基于此,该团队成功开发了一种在玉米、水稻和拟南芥中均适用的显性核不育系统(domesticated male sterility, DMS),为大豆显性核不育基因的挖掘及其相关技术研发提供了重要基础.目前,大豆中的显性核不育材料仍较为罕见,赵团结等人^[135]在进行大豆地方品种阜阳四粒荚(N7241)繁殖时,发现了一份雄性不育种质N7241S,该材料的花粉不能正常萌发而完全败育;通过遗传分析发现,N7241S的雄性不育性状由单显性基因控制,并表现出严格的显性遗传规律.这一发现不仅为大豆显性核不育系研究提供了重要遗传材料,也为后续进一步挖掘或创制更多大豆显性核不育材料,开展显性核不育系创制,用于杂交大豆制种提供理论支撑.

4.4 利用除草剂敏感亲本进行杂交制种

利用基因工程技术,可将除草剂敏感性基因转入恢复系,同时在雄性不育系中导入除草剂抗性基因.通过这种策略,可以借助除草剂的选择作用实现对恢复系父本的定向清除,而不育系由于携带抗性基因则不受影响.这一方法不仅可简化制种流程,大幅降低人工和机械成本,同时可有效提升杂交种纯度.Maeda等人^[136]发现水稻HIS1 (*HPPD inhibitor sensitive 1*)基因对双环磺草酮(benzobicyclon)和 β -三酮(β -triketone)类除草剂具有抗性,其编码蛋白可通过羟基化作用导致

除草剂脱毒.我们近期也通过超表达HIS1,创制了对三酮类除草剂具有抗性的大豆不育系.Yu和Powles^[137]在水稻中鉴定出一种细胞色素P450基因,其表达显著增强了植物对苯达松(bentazone)这类选择性除草剂的耐受性.值得注意的是,破坏该基因的表达则会提高植物对苯达松的敏感性.基于上述研究发现,通过利用相关抗除草剂基因创制稳定的雄性不育系及除草剂敏感型恢复系,同样可实现杂交大豆混播制种.此外,通过上述方法获得的杂交种携带抗除草剂基因,还可满足未来农业生产中对转基因大豆的需求.因此,这一技术在杂交大豆制种上展现出广阔的应用前景.

5 总结与展望

综上所述,本文从杂种优势潜力挖掘、新型不育系创制与利用、亲本异交率提升方法以及杂交制种技术革新等多个维度,深入探讨了大豆杂种优势利用过程中面临的关键瓶颈、技术挑战及可行路径.因此,未来研究不仅需要进一步加强分子设计育种技术的应用,通过大量亲本资源的挖掘、利用和创制,持续优化“三高”不育系和恢复系的选育工作;还需通过杂种优势群理论及全基因组选择技术,有效提升杂交组合配制规模和强优势杂交种产出效率;同时完善规模化制种技术体系,实现杂交大豆潜力的充分发挥和制种成本的持续降低,创制在生产上可广泛应用的强优势大豆杂交种.此外,还应开辟大豆杂种优势利用新模式,探索无融合生殖技术的研发,推动大豆生产由常规种到杂交种的颠覆性跨越,助力大豆单产提升和产业振兴.

参考文献

- 1 Liu S, Zhang M, Feng F, et al. Toward a “green revolution” for soybean. *Mol Plant*, 2020, 13: 688–697
- 2 Jackson D, Tian F, Zhang Z. Maize genetics, genomics, and sustainable improvement. *Mol Breed*, 2022, 42: 2
- 3 Cheng S H, Zhuang J Y, Fan Y Y, et al. Progress in research and development on hybrid rice: a super-domesticated in China. *Ann Bot*, 2007, 100: 959–966
- 4 Li D R. Success in and large-scale extension of the breeding of male sterile line, maintenance line, restorer line in rapeseed (*Brassica napus* L.) (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 1986, 4: 94 [李殿荣. 甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)雄性不育系、保持系、恢复系选育成功并已大面积推广. 中国农业科学, 1986, 4: 94]
- 5 Sun H, Zhao L M, Huang M. Study on cytoplasmic-nuclear male sterile soybean (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]
- 6 Zhao L M, Sun H, Wang S M, et al. Breeding of hybrid soybean HybSoy1 (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]
- 7 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]
- 8 Woodworth C M. Genetics of the soybean. *Agron J*, 1933, 25: 36–51

- 9 Burton J W. Heterosis. In: Wilcox J R, ed. Soybeans: Improvement, Production and Uses. Madison, Wisconsin: ASA, CSSA, SSSA, 1987. 215–2171
- 10 Wang S M, Sun H, Wang Y Q, et al. Studies on heterosis and screening of highly heterotic combinations in soybean I. F₁ 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. F₁代子粒产量的杂种优势与高优势组合选配. *大豆科学*, 2002, 21: 161–167]
- 11 Sun Y Y, Zhao L M, Zhang W, et al. Research progress on utilization of soybean heterosis (in Chinese). *Soybean Sci*, 2021, 6: 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, 6: 26–35]
- 12 Hallauer A R. Methods used in developing maize inbreds. *Maydica*, 1990, 35: 1–16
- 13 Wang K, Qiu F, Larazo W, et al. Heterotic groups of tropical indica rice germplasm. *Theor Appl Genet*, 2015, 128: 421–430
- 14 Zhu X, Xu Y, Li J, et al. Establishment of heterotic groups for hybrid wheat breeding (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2022, 67: 3152–3164 [朱献文, 徐云碧, 李健, 等. 小麦杂种优势群的创制. *科学通报*, 2022, 67: 3152–3164]
- 15 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. *中国油料作物报*, 2018, 40: 755–761]
- 16 Lei L, Guan Z Y, Cao S L, et al. Classification of soybean heterotic groups based on SSR molecular markers for yield-related traits (in Chinese). *Crops*, 2022, 38: 54–61 [雷蕾, 关哲允, 曹士亮, 等. 基于产量相关性状SSR分子标记的大豆杂种优势群划分. *作物杂志*, 2022, 38: 54–61]
- 17 Han B W, Jiang N, Yang X L, et al. Division of the heterotic groups of core parents in spring soybean hybrids based on SRAP molecular markers (in Chinese). *J China Agric Univ*, 2023, 28: 38–49 [韩博文, 姜楠, 杨绪磊, 等. 基于SRAP分子标记的春大豆杂交种核心亲本杂种优势群划分. *中国农业大学学报*, 2023, 28: 38–49]
- 18 Bai Z Y, Yang Y H, Wu G P, et al. Genetic diversity analysis of 68 soybean varieties (in Chinese). *J China Agric Univ*, 2020, 25: 17–24 [白志元, 杨玉花, 武国平, 等. 68个大豆品种(系)遗传多样性分析. *中国农业大学学报*, 2020, 25: 17–24]
- 19 Moll R H, Lonquist J H, Fortuno J V, et al. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, 1965, 52: 139–144
- 20 Li C, Guan H, Jing X, et al. Genomic insights into historical improvement of heterotic groups during modern hybrid maize breeding. *Nat Plants*, 2022, 8: 750–763
- 21 Cao S L, Zhang J, Yu T, et al. Heterosis groups research in maize inbred lines based on machine learning (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2025, 58: 203–213 [曹士亮, 张建, 于滔, 等. 基于机器学习的玉米自交系杂种优势类群研究. *中国农业科学*, 2025, 58: 203–213]
- 22 Wang X, Xu Y Y, Xu Y, et al. Research progress in genomic selection breeding technology for crops (in Chinese). *Biotechnol Bull*, 2024, 40: 1–13 [王欣, 徐一亿, 徐扬, 等. 作物全基因组选择育种技术研究进展. *生物技术通报*, 2024, 40: 1–13]
- 23 Cui Y, Li R, Li G, et al. Hybrid breeding of rice via genomic selection. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 57–67
- 24 Li L, Zheng X, Wang J, et al. Joint analysis of phenotype-effect-generation identifies loci associated with grain quality traits in rice hybrids. *Nat Commun*, 2023, 14: 3930
- 25 Gu Z, Gong J, Zhu Z, et al. Structure and function of rice hybrid genomes reveal genetic basis and optimal performance of heterosis. *Nat Genet*, 2023, 55: 1745–1756
- 26 Xiang Y, Xia C, Li L, et al. Genomic prediction of yield-related traits and genome-based establishment of heterotic pattern in maize hybrid breeding of Southwest China. *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1441555
- 27 Xu Y, Ma K, Zhao Y, et al. Genomic selection: a breakthrough technology in rice breeding. *Crop J*, 2021, 9: 669–677
- 28 Miller M J, Song Q, Li Z. Genomic selection of soybean (*Glycine max*) for genetic improvement of yield and seed composition in a breeding context. *Plant Genome*, 2023, 16: e20384
- 29 Wang J, Yang Q, Chen Y, et al. QTL mapping and genomic selection of stem and branch diameter in soybean (*Glycine max* L.). *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1388365
- 30 Gao P, Zhao H, Luo Z, et al. SoyDNGP: a web-accessible deep learning framework for genomic prediction in soybean breeding. *Brief BioInf*, 2023, 24: bbad349
- 31 Jiao Y, Wang Y, Xue D, et al. Regulation of OsSPL14 by OsmiR156 defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 541–544
- 32 Zhang L, Yu H, Ma B, et al. A natural tandem array alleviates epigenetic repression of IPA1 and leads to superior yielding rice. *Nat Commun*, 2017, 8: 14789
- 33 Wang B, Smith S M, Li J. Genetic regulation of shoot architecture. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 437–468
- 34 Krieger U, Lippman Z B, Zamir D. The flowering gene *SINGLE FLOWER TRUSS* drives heterosis for yield in tomato. *Nat Genet*, 2010, 42: 459–463
- 35 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. *Nature*, 2016, 537: 629–633
- 36 Xiao Y, Jiang S, Cheng Q, et al. The genetic mechanism of heterosis utilization in maize improvement. *Genome Biol*, 2021, 22: 148
- 37 Lv Q, Li W, Sun Z, et al. Resequencing of 1,143 indica rice accessions reveals important genetic variations and different heterosis patterns. *Nat Commun*, 2020, 11: 4778

- 38 Tian Z, Nepomuceno A L, Song Q, et al. Soybean2035: a decadal vision for soybean functional genomics and breeding. *Mol Plant*, 2025, 18: 245–271
- 39 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]
- 40 Zhang J Y, Sun H, Zhao L M, et al. Classification of male-sterile lines with RN sterile cytoplasm and their restorers (in Chinese). *Soybean Sci*, 2010, 29: 559–564 [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. *大豆科学*, 2010, 29: 559–564]
- 41 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]
- 42 Yang X L, Guo F L, Gao M M, et al. Preliminary identification and molecular marker development of the restorer-of-fertility gene *GmRf1* of CMS-RN type sterile lines in soybean (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2023, 24: 1186–1193 [杨绪磊, 郭凤兰, 高萌萌, 等. 大豆CMS-RN型不育系育性恢复基因*GmRf1*的初步鉴定及其分子标记开发. *植物遗传资源学报*, 2023, 24: 1186–1193]
- 43 Wang T, He T, Ding X, et al. Confirmation of *GmPPR576* as a fertility restorer gene of cytoplasmic male sterility in soybean. *J Exp Bot*, 2021, 72: 7729–7742
- 44 Zhao G L. Fine mapping and candidate genes cloning of cytoplasmic male sterility restorer gene *Rf2* in soybean (in Chinese). Master Thesis. Yanbian: Yanbian University, 2020 [赵国龙. 大豆细胞质雄性不育恢复基因*Rf2*的精细定位及候选基因克隆. 延边: 延边大学, 2020]
- 45 Zhang C B, Kong F J, Zhao G L, et al. Soybean cytoplasmic male sterility restorer gene *GmPPR565* and its application (in Chinese). PRC Patent, CN202210190020.4, 2023–09–05 [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, 2023–09–05]
- 46 Jia S G, Guo F L, Lin C J, et al. Mapping of fertility restorer gene *Rf3* of cytoplasmic male sterility in soybean (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2021, 22: 1411–1417 [贾顺耕, 郭凤兰, 林春晶, 等. 大豆细胞质雄性不育育性恢复基因*Rf3*的定位. *植物遗传资源学报*, 2021, 22: 1411–1417]
- 47 Sun Y, Zhang Y, Jia S, 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
- 48 Wang Y, Tan B C. Pentatricopeptide repeat proteins in plants: cellular functions, action mechanisms, and potential applications. *Plant Commun*, 2025, 6: 101203
- 49 Sun F, Zhang Y F, Jiang P P, et al. Advances and prospects of plant mitochondrial pentatricopeptide repeat proteins in post-transcriptional processing. *New Crops*, 2025, 2: 100063
- 50 He T, Ding X, 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
- 51 Yan H X, Lin C J, Fan Y J, et al. Research progress on cloning and molecular mechanism of cytoplasmic male sterility genes in plants (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2022, 58: 61–76 [燕厚兴, 林春晶, 范亚军, 等. 植物细胞质雄性不育基因克隆及分子机制研究进展. *植物生理学报*, 2022, 58: 61–76]
- 52 Kazama T, Okuno M, Watari Y, et al. Curing cytoplasmic male sterility via TALEN-mediated mitochondrial genome editing. *Nat Plants*, 2019, 5: 722–730
- 53 Omukai S, Arimura S, Toriyama K, et al. Disruption of mitochondrial *open reading frame 352* partially restores pollen development in cytoplasmic male sterile rice. *Plant Physiol*, 2021, 187: 236–246
- 54 Takatsuka A, Kazama T, Arimura S, et al. TALEN-mediated depletion of the mitochondrial gene *orf312* proves that it is a Tadukan-type cytoplasmic male sterility-causative gene in rice. *Plant J*, 2022, 110: 994–1004
- 55 Zhou J, Nie L, Zhang S, et al. Mitochondrial genome editing of *WA352* via mitoTALENs restore fertility in cytoplasmic male sterile rice. *Plant Biotechnol J*, 2024, 22: 1960–1962
- 56 Kuwabara K, Arimura S, Shirasawa K, et al. *orf137* triggers cytoplasmic male sterility in tomato. *Plant Physiol*, 2022, 189: 465–468
- 57 Xu F, Su T, Zhang X, et al. Editing of *ORF138* restores fertility of *Ogura* cytoplasmic male sterile broccoli via mitotaleNs. *Plant Biotechnol J*, 2024, 22: 1325–1334
- 58 Forner J, Kleinschmidt D, Meyer E H, et al. Targeted knockout of a conserved plant mitochondrial gene by genome editing. *Nat Plants*, 2023, 9: 1818–1831
- 59 Chang Y, Liu B, Jiang Y, et al. Induce male sterility by CRISPR/Cas9-mediated mitochondrial genome editing in tobacco. *Funct Integr Genomics*, 2023, 23: 205
- 60 Law S S Y, Liou G, Nagai Y, et al. Polymer-coated carbon nanotube hybrids with functional peptides for gene delivery into plant mitochondria. *Nat Commun*, 2022, 13: 2417
- 61 Kelliher T, Starr D, Richbourg L, et al. MATRILINEAL, a sperm-specific phospholipase, triggers maize haploid induction. *Nature*, 2017, 542: 105–109

- 62 Zhong Y, Chen B, Li M, et al. A DMP-triggered *in vivo* maternal haploid induction system in the dicotyledonous *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 2020, 6: 466–472
- 63 Ravi M, Chan S W L. Haploid plants produced by centromere-mediated genome elimination. *Nature*, 2010, 464: 615–618
- 64 Conner J A, Mookkan M, Huo H, et al. A parthenogenesis gene of apomict origin elicits embryo formation from unfertilized eggs in a sexual plant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 11205–11210
- 65 Li Y, Lin Z, Yue Y, et al. Loss-of-function alleles of ZmPLD3 cause haploid induction in maize. *Nat Plants*, 2021, 7: 1579–1588
- 66 Jiang C, Sun J, Li R, et al. A reactive oxygen species burst causes haploid induction in maize. *Mol Plant*, 2022, 15: 943–955
- 67 Quiroz L F, Gondalia N, Brychkova G, et al. Haploid rhapsody: the molecular and cellular orchestra of *in vivo* haploid induction in plants. *New Phytol*, 2024, 241: 1936–1949
- 68 Comai L, Tan E H. Haploid induction and genome instability. *Trends Genet*, 2019, 35: 791–803
- 69 Kuppu S, Ron M, Marimuthu M P A, et al. A variety of changes, including CRISPR/Cas9-mediated deletions, in CENH3 lead to haploid induction on outcrossing. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18: 2068–2080
- 70 Wang N, Gent J I, Dawe R K. Haploid induction by a maize *cenh3* null mutant. *Sci Adv*, 2021, 7: eabe2299
- 71 Lv J, Yu K, Wei J, et al. Generation of paternal haploids in wheat by genome editing of the centromeric histone CENH3. *Nat Biotechnol*, 2020, 38: 1397–1401
- 72 Han F, Zhang X, Liu Y, et al. One-step creation of CMS lines using a BoCENH3-based haploid induction system in Brassica crop. *Nat Plants*, 2024, 10: 581–586
- 73 Wang J, Wang X F, Yang W C, et al. Loss of function of *CENH3* causes genome instability in soybean. *Seed Biol*, 2023, 2: 24
- 74 Zhong Y, Yang M L, Cheng D H, et al. Mutation of *GmDMP* genes triggers haploid induction in soybean. *BioRxiv*, doi: 10.1101/2024.03.24.585499v1
- 75 Owen F V. A sterile character in soybeans. *Plant Physiol*, 1928, 3: 223–226
- 76 Fang X, Sun Y, Li J, et al. Male sterility and hybrid breeding in soybean. *Mol Breeding*, 2023, 43: 47
- 77 Fang X, Sun X, Yang X, 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
- 78 Jiang B, Chen L, Yang C, et al. The cloning and CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of a male sterility gene *MS1* of soybean. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 1098–1100
- 79 Nadeem M, Chen A, Hong H, 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
- 80 Fang X, Feng X, Sun X, et al. Natural variation of *MS2* confers male fertility and drives hybrid breeding in soybean. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 2322–2332
- 81 Hou J, Fan W, Ma 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
- 82 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
- 83 Yu J, Zhao G, 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
- 84 Zhang W N, Yang J, Yang X L, et al. Functional identification of a nuclear male sterility gene *MS6* and creation of new sterile germplasms in soybean (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2023, 24: 801–807 [张万年, 杨静, 杨绪磊, 等. 大豆细胞核雄性不育基因*MS6*的功能验证及不育新种质创制. 植物遗传资源报, 2023, 24: 801–807]
- 85 Shi M S. Preliminary report on the breeding and application of natural dual-use lines of late japonica rice (in Chinese). *Hubei Agric Sci*, 1981, 7: 1–3 [石明松. 晚粳自然两用系选育及应用初报. 湖北农业科学, 1981, 7: 1–3]
- 86 Chang Z, Chen Z, Wang N, et al. Construction of a male sterility system for hybrid rice breeding and seed production using a nuclear male sterility gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 14145–14150
- 87 Song S, Wang T, Li Y, et al. A novel strategy for creating a new system of third-generation hybrid rice technology using a cytoplasmic sterility gene and a genic male-sterile gene. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 251–260
- 88 Wu Y, Fox T W, Trimnell M R, et al. Development of a novel recessive genetic male sterility system for hybrid seed production in maize and other cross-pollinating crops. *Plant Biotechnol J*, 2016, 14: 1046–1054
- 89 Zhang D, Wu S, An X, et al. Construction of a multicontrol sterility system for a maize male-sterile line and hybrid seed production based on the *ZmMs7* gene encoding a PHD-finger transcription factor. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16: 459–471
- 90 Weider C, Stamp P, Christov N, et al. Stability of cytoplasmic male sterility in maize under different environmental conditions. *Crop Sci*, 2009, 49: 77–84
- 91 Rao G S, Tyagi A K, Rao K V. Development of an inducible male-sterility system in rice through pollen-specific expression of L-ornithinase

- (*argE*) gene of *E. coli*. *Plant Sci*, 2017, 256: 139–147
- 92 Szeluga N, Baldrich P, DelPercio R, et al. Introduction of barnase/barstar in soybean produces a rescuable male sterility system for hybrid breeding. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 2585–2596
 - 93 Feng P C C, Qi Y, Chiu T, et al. Improving hybrid seed production in corn with glyphosate-mediated male sterility. *Pest Manag Sci*, 2014, 70: 212–218
 - 94 Yang H, Qi Y, Goley M E, et al. Endogenous tassel-specific small RNAs-mediated RNA interference enables a novel glyphosate-inducible male sterility system for commercial production of hybrid seed in *Zea mays* L. *PLoS One*, 2018, 13: e0202921
 - 95 Chen K Y, Cong B, Wing R, et al. Changes in regulation of a transcription factor lead to autogamy in cultivated tomatoes. *Science*, 2007, 318: 643–645
 - 96 Shang L, Song J, Yu H, et al. A mutation in a C2H2-type zinc finger transcription factor contributed to the transition toward self-pollination in cultivated tomato. *Plant Cell*, 2021, 33: 3293–3308
 - 97 Zhu X, Gou Y, Heng Y, et al. Targeted manipulation of grain shape genes effectively improves outcrossing rate and hybrid seed production in rice. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 381–390
 - 98 Feng X, Zhao Z, Tian Z, et al. Control of petal shape and floral zygomorphy in *Lotus japonicus*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 4970–4975
 - 99 Firon N, Nepi M, Pacini E. Water status and associated processes mark critical stages in pollen development and functioning. *Ann Bot*, 2012, 109: 1201–1214
 - 100 Zhang Q, Bartels D. Molecular responses to dehydration and desiccation in desiccation-tolerant angiosperm plants. *J Exp Bot*, 2018, 69: 3211–3222
 - 101 Pacini E, Dolferus R. Pollen developmental arrest: maintaining pollen fertility in a world with a changing climate. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 679
 - 102 Moon S, Jung K H. First steps in the successful fertilization of rice and *Arabidopsis*: pollen longevity, adhesion and hydration. *Plants*, 2020, 9: 956
 - 103 Franchi G G, Piotto B, Nepi M, et al. Pollen and seed desiccation tolerance in relation to degree of developmental arrest, dispersal, and survival. *J Exp Bot*, 2011, 62: 5267–5281
 - 104 Johnson S A, McCormick S. Pollen germinates precociously in the anthers of *raring-to-go*, an *Arabidopsis* gametophytic mutant. *Plant Physiol*, 2001, 126: 685–695
 - 105 Xie B, Wang X, Hong Z. Precocious pollen germination in *Arabidopsis* plants with altered callose deposition during microsporogenesis. *Planta*, 2010, 231: 809–823
 - 106 Wang Y, Chu Y J, Xue H W. Inositol polyphosphate 5-phosphatase-controlled Ins(1,4,5) P_3 /Ca²⁺ is crucial for maintaining pollen dormancy and regulating early germination of pollen. *Development*, 2012, 139: 2221–2233
 - 107 Ju Y, Guo L, Cai Q, et al. *Arabidopsis* JINGUBANG is a negative regulator of pollen germination that prevents pollination in moist environments. *Plant Cell*, 2016, 28: 2131–2146
 - 108 Yang X, Zhang Q, Zhao K, et al. The *Arabidopsis* GPR1 gene negatively affects pollen germination, pollen tube growth, and gametophyte senescence. *Int J Mol Sci*, 2017, 18: 1303
 - 109 Yan J, Zhou C X, Liu C Z, et al. Inhibition of ROP1 activity is essential for pollen dormancy under moist conditions in *Arabidopsis*. *Seed Biol*, 2023, 2: 18
 - 110 Kaur S, Nayyar H, Bhanwra RK, et al. Precocious germination of pollen grains in anthers of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). Soybean Genet Newslet, 2005. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:3847252>
 - 111 Boeven P H G, Longin C F H, Leiser W L, et al. Genetic architecture of male floral traits required for hybrid wheat breeding. *Theor Appl Genet*, 2016, 129: 2343–2357
 - 112 Tsuchimatsu T, Kakui H, Yamazaki M, et al. Adaptive reduction of male gamete number in the selfing plant *Arabidopsis thaliana*. *Nat Commun*, 2020, 11: 2885
 - 113 Kakui H, Tsurisaki E, Shibata R, et al. Factors affecting the number of pollen grains per male strobilus in Japanese Cedar (*Cryptomeria japonica*). *Plants*, 2021, 10: 856
 - 114 Zhu T, Li Z, An X, et al. Normal structure and function of endothecium chloroplasts maintained by ZmMs33-mediated lipid biosynthesis in tapetal cells are critical for anther development in maize. *Mol Plant*, 2020, 13: 1624–1643
 - 115 Nguyen V, Fleury D, Timmins A, et al. Addition of rye chromosome 4R to wheat increases anther length and pollen grain number. *Theor Appl Genet*, 2015, 128: 953–964
 - 116 Slavković F, Dogimont C, Morin H, et al. The genetic control of nectary development. *Trends Plant Sci*, 2021, 26: 260–271
 - 117 Sinjushin A. Phenotypes of floral nectaries in developmental mutants of legumes and what they may tell about genetic control of nectary formation. *Biology*, 2022, 11: 1530
 - 118 Patil G, Valliyodan B, Deshmukh R, et al. Soybean (*Glycine max*) SWEET gene family: insights through comparative genomics, transcriptome profiling and whole genome re-sequence analysis. *BMC Genomics*, 2015, 16: 520

- 119 Lin I W, Sosso D, Chen L Q, et al. Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9. *Nature*, 2014, 508: 546–549
- 120 Zhang J, Sun H, Zhao L, 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 Lin C, Duan Y, Li R, et al. Flavonoid biosynthesis pathway may indirectly affect outcrossing rate of cytoplasmic male-sterile lines of soybean. *Plants*, 2023, 12: 3461
- 122 Tang W B, Xiong Y D, Ding X C, et al. Breeding methods for small grain sterile rice lines and simplified seed production methods for hybrid rice (in Chinese). PRC Patent, CN106416997A, 2017–02–22 [唐文帮, 熊跃东, 丁新才, 等. 水稻小粒型不育系的育种方法及杂交水稻的轻简制种方法. 中国专利, CN106416997A, 2017–02–22]
- 123 Huang K, Wang Y, Li Y, et al. Modulation of histone acetylation enables fully mechanized hybrid rice breeding. *Nat Plants*, 2024, 10: 954–970
- 124 Zhao B, Dai A, Wei H, et al. *Arabidopsis* KLU homologue GmCYP78A72 regulates seed size in soybean. *Plant Mol Biol*, 2016, 90: 33–47
- 125 Duan Z, Zhang M, Zhang Z, et al. Natural allelic variation of *GmST05* controlling seed size and quality in soybean. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20: 1807–1818
- 126 Liang S, Duan Z, He X, et al. Natural variation in GmSW17 controls seed size in soybean. *Nat Commun*, 2024, 15: 7417
- 127 He L B, Cao L Y, Qian Q, et al. The prospects of hybrid rice seed production by using rice chaff colour marker (in Chinese). *Acta Agric Zhejiangensis*, 2001, 13: 357–360 [何立斌, 曹立勇, 钱前, 等. 稻壳颜色标记在杂交水稻制种中的应用初探. 浙江农业学报, 2001, 13: 357–360]
- 128 Zhou G X, Fang Y, Zhang C H, et al. A preliminary study on the seed production techniques with mixed direct seeding of the parents with distinct husk color for two-line hybrid rice Xinliangyou 106 (in Chinese). *Hybrid Rice*, 2014, 29: 30–32 [周桂香, 方玉, 张从合, 等. 亲本具稃色差异两系杂交水稻新两优106混直播制种技术初探. 杂交水稻, 2014, 29: 30–32]
- 129 Ma S F. A breeding method for elite hybrid wheat utilizing blue dwarf male-sterile wheat germplasm resources (in Chinese). PRC Patent, CN201310074623.9, 2013–09–04 [马士芳. 一种利用蓝色矮败小麦种质资源培育超级杂交小麦的方法. 中国专利, CN201310074623.9, 2013–09–04]
- 130 Zhang C B, Yan H, Liu H, et al. A mixed-planting method for hybrid soybean seed production (in Chinese). PRC Patent, CN202211427046.2, 2023–03–14 [张春宝, 闫昊, 刘浩, 等. 一种杂交大豆混播制种的方法. 中国专利, CN202211427046.2, 2023–03–14]
- 131 Li S, Li W, Huang B, et al. Natural variation in PTB1 regulates rice seed setting rate by controlling pollen tube growth. *Nat Commun*, 2013, 4: 2793
- 132 Xia Y, Tang N, Hu Y, et al. A method for mechanized hybrid rice seed production using female sterile rice. *Rice*, 2019, 12: 39
- 133 Zhao T J, Gai J Y. A new soybean female sterile mutant with abnormal leaves and flowers (in Chinese). *Soybean Sci*, 2005, 24: 1–4 [赵团结, 盖钧镒. 大豆叶与花形态异常、雌性不育突变体NJS-10H的发现. 大豆科学, 2005, 24: 1–4]
- 134 An X, Ma B, Duan M, et al. Molecular regulation of *ZmMs7* required for maize male fertility and development of a dominant male-sterility system in multiple species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 23499–23509
- 135 Zhao T J, Yang S P, Gai J Y. Discovery of a dominant nuclear male sterile uutant N7241S in soybean and analysis of its inheritance (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2005, 1: 22–26 [赵团结, 杨守萍, 盖钧镒. 大豆显性核雄性不育突变体N7241S的发现与遗传分析. 中国农业科学, 2005, 1: 22–26]
- 136 Maeda H, Murata K, Sakuma N, et al. A rice gene that confers broad-spectrum resistance to β -triketone herbicides. *Science*, 2019, 365: 393–396
- 137 Yu Q, Powles S. Metabolism-based herbicide resistance and cross-resistance in crop weeds: a threat to herbicide sustainability and global crop production. *Plant Physiol*, 2014, 166: 1106–1118

Summary for “大豆杂种优势利用: 挑战与创新路径”

Utilization of hybrid vigor in soybean: challenges and innovative avenues

Chunbao Zhang^{1*}, Xiangdong Yang², Shu-Yan Chen³ & Hong-Ju Li^{3*}¹ Key Laboratory of Hybrid Soybean Breeding of The Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China² Jilin Province Key Laboratory of Agricultural Biotechnology, Institute of Agricultural Biotechnology, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China³ State Key Laboratory of Seed Innovation, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China* Corresponding authors, E-mail: cbzhang@jaas.com.cn; hjli@genetics.ac.cn

Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), a globally vital multipurpose crop for food, oil, and feed production, plays a critical role in ensuring global food security and supporting the development of livestock industries. However, its yield per unit area has not experienced significant improvement over the past century compared with crops like maize and rice. The utilization of heterosis is one of the critical strategies to overcome soybean yield bottlenecks and significantly improve yield per unit area. Hybrid soybean breeding, pioneered in China, achieved milestones including the world's first practical cytoplasmic male sterile line in 1993 and the establishment of a three-line breeding system, followed by the approval of the first hybrid soybean cultivar in 2002. To date, 46 hybrid soybean varieties have been certified, showing yield increases of up to 20% in regional trials, indicating strong potential for broader application. Currently, hybrid soybean breeding is in a critical transition phase from pilot testing to industrial-scale commercialization. However, constrained by soybean's inherent biological traits and challenges to economic viability, achieving large-scale heterosis utilization remains a unique challenge. In recent years, the continuous emergence of novel technologies and approaches for heterosis utilization has driven sustained advancements in its application efficiency across crop species. Nevertheless, hybrid soybean breeding still primarily relies on traditional breeding methods and urgently needs to be combined with modern molecular design breeding to accelerate the industrial application process of hybrid soybeans. Therefore, this article summarizes the challenges and bottlenecks in the utilization of soybean heterosis and discusses the innovative approaches from four aspects. Firstly, in terms of mining and enhancing heterosis potential, this article discusses the feasibility of soybean heterotic groups, genomic selection, and heterosis gene design breeding in tapping the potential of hybrid soybeans. Secondly, regarding the creation and application strategies for new sterile lines, this article analyzes the application prospects in soybeans of new technologies for creating cytoplasmic male sterile lines such as mitochondrial gene editing and haploid induction, as well as the two-line systems based on nuclear male sterile lines and third-generation hybrid breeding technology. Then, concerning methods for improving parental outcrossing rates, this article points out effective ways to enhance insect-mediated pollination efficiency by altering flower structure and improving traits related to insect-attracting substances. Finally, in terms of optimizing hybrid seed production technology systems, this article proposes solutions for mixed seed production using parental seed phenotypic differences, fertility gene traits, and herbicide resistance differences to improve seed production efficiency and reduce costs. These approaches aim to systematically harness the potential of soybean heterosis and support the high-quality development of the soybean industry.

soybean, heterosis, sterile line, restorer line, seed production technology, hybriddoi: [10.1360/CSB-2025-0324](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-0324)