

大豆遗传连锁图谱研究进展

蒋恩君, 张 君, 姚 丹, 马 建, 付永平, 张 鹏

(吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118)

摘 要: 高密度分子遗传连锁图谱在大豆重要性状基因定位、精确图位基因克隆、比较基因组研究以及分子标记辅助育种等方面具有极其重要的应用价值。目前, 大豆分子遗传连锁图谱日趋饱和, 分子标记类型主要有限制性片段长度多态性(RFLP)、随机扩增多态性(RAPD)、简单序列重复(SSR)、扩增片段长度多态性(AFLP)、序列标签位点(STS)、表达序列标签(EST)和单核苷酸多态性(SNP)等; 作图群体主要有 F_2 群体、重组自交系(RIL)和双单倍体(DH)等。简要论述了大豆遗传连锁图谱的研究现状并展望了其发展趋势, 以期促进大豆遗传连锁图谱的发展及在大豆育种工作中的应用。

关键词: 大豆; 分子遗传图谱; 分子标记

中图分类号: S565.1; Q946

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2013)03-0420-05

Advances on Genetic Linkage Maps in Soybean

JIANG En-jun, ZHANG Jun, YAO Dan, MA Jian, FU Yong-ping, ZHANG Peng

(Agronomy College of Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: High-density molecular genetic linkage map is extremely important in studies of QTL, accurate map-based cloning, comparative genomics and molecular assisted selection in soybean. At present, several soybean genetic linkage maps have been constructed and integrated. The main molecular makers include restriction fragment length polymorphism (RFLP), random amplified polymorphic DNA (RAPD), simple sequence repeat (SSR), amplified fragment length polymorphism (AFLP), sequence tagged site (STS), expressed sequence tag (EST) and single-nucleotide polymorphism (SNP), etc. The mapping population involve F_2 , recombinant inbred line (RIL) and double haploid (DH), etc. The research status and future trends of soybean genetic linkage map were briefly discussed to promote the application of the soybean genetic linkage map in soybean breeding.

Key words: Soybean; Molecular genetic linkage map; Molecular markers

大豆(*Glycine max*)属于豆科,蝶形花亚科,大豆属,是重要的经济作物。大豆是由古四倍体演变而来的二倍体作物,执行严格的自花授粉,遗传变异程度低,其基因组大而染色体小,有丝分裂时染色体压缩致使细胞难以观察,种种因素导致大豆遗传研究难度较大,限制了大豆高密度遗传连锁图谱的构建工作^[1]。

遗传连锁图谱(genetic linkage map)又称遗传图谱(genetic map),是显示物种基因或遗传标记相对位置的染色体线状图谱,对选育植物优良性状具有理论指导意义。利用DNA标记构建高密度的遗传图谱,要求用于作图的DNA遗传标记能够揭示亲本的多态性,在基因重组和染色体交换的基础上建立分离群体(作图群体)或家系,测定作图群体中不同个体或株系的标记基因型,以染色体重组交换率为相对长度单位连锁分析遗传标记的基因型数据,从而构建标记连锁图^[2-7]。

遗传连锁图谱在数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)定位、基因的定位克隆(positional cloning)、比较基因组研究、分子标记辅助选择育种(molecular assisted selection, MAS)等研究领域都具有重要的理论和实践意义^[8]。构建高密度遗传图谱有助于人们进一步了解大豆基因组的结构和组成,促进遗传学理论和应用研究,使大豆优良性状的早期选择成为可能。

1 遗传图谱研究进展

1.1 初期大豆遗传图谱的构建

在分子标记出现前,遗传学家通常采用形态和生理生化等常规标记构建遗传图谱,其精确度和饱和度方面都与实际应用有很大的距离,而大豆更是没有一个较为完整的遗传连锁图。直至20世纪末期,借助迅速发展的分子标记技术,遗传图谱的构建工作才得以快速进行。

收稿日期:2013-01-13

基金项目:吉林省科技厅项目(20110213)。

第一作者简介:蒋恩君(1986-),男,硕士,主要从事作物遗传育种研究。E-mail:enjoy5025@163.com。

通讯作者:张君(1968-),男,副教授,硕士生导师,主要从事作物遗传育种研究。E-mail:zhangjun969@yahoo.com.cn。

最早构建的大豆分子遗传图谱是 RFLP 连锁图, 1988 年 Apuya 等^[9]首次用 RFLP 标记构建大豆遗传图谱, 共 11 个标记组成 4 个连锁群。1997 年张德水等^[10]以杂种 F₂ 群体构建了国内第一张大豆分子标记连锁框架图, 使用 63 个 RFLP 标记和 8 个 RAPD 标记组成 20 个连锁群, 总遗传距离 1 446.8 cM。

RFLP 标记重复性好, 共显性, 被广泛应用于早期的遗传作图。但大豆染色体数目 $2n = 40$, 是基因组二倍体化的古四倍体, 等位基因频率经常不对称, RFLP 探针难以检测到多于两个的等位基因, 并且常与多个 DNA 片段进行杂交, 导致大豆 RFLP 标记相对贫乏, 在一定程度上限制了大豆 RFLP 标记的筛选和应用。

1.2 多种分子标记高密度遗传图谱的构建

目前, 用于遗传图谱构建的分子标记主要有限制性片段长度多态性 (restriction fragment length polymorphism, RFLP)、随机扩增多态性 (random amplified polymorphic DNA, RAPD)、简单序列重复 (simple sequence repeat, SSR)、扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP)、序列标签位点 (sequence tagged site, STS)、表达序列标签 (expressed sequence tag, EST) 和单核苷酸多态性 (single-nucleotide polymorphism, SNP) 等^[11]。其中, 用于构建遗传图谱最为常用的 4 种分子标记为 AFLP、SSR、RAPD 和 RFLP^[12]。

RAPD 标记自 1991 年开始用于遗传作图, 并因其经济性和实用性而比 RFLP 更易为育种家所接受。邹继军^[13]等利用东农 91212 × 东农 9674 的 F₂ 群体筛选到 OPA041100、OPQ12500 和 OPS03620&580 与抗大豆灰斑病基因连锁的 3 个 RAPD 标记。由于在端粒、重复序列及 RFLP 标记区都可找到 RAPD 位点, 所以理论上 RAPD 标记是无限的, 可以做出高密度的遗传图谱。但大豆基因组较大, DNA 串联重复序列多, 用随机引物扩增时易产生非特异性扩增, 导致 RAPD 标记检测受反应条件影响较大, 重复性较差, 难以将该标记转化为 RFLP 探针, 从而限制了 RAPD 技术在构建大豆遗传图谱中的应用。

SSR 标记可以检测基因组串联重复序列, 而且比 RFLP 标记拥有更高的多态性^[14]。Cregan 等^[15]于 1999 年构建了第一张大豆 SSR 分子标记的公共图谱, 该图谱包含 20 个与大豆染色体相对应的连锁群, 利用 606 个 SSR 标记整合了 MS (A81-356022 × PI468916)、CH (Clark × Harosoy) 和 MN (Minsoy ×

Noir1) 群体的 3 个遗传连锁图谱。宋启健等^[16]对该大豆整合遗传图谱进行加密, 增加了 420 对新引物和 MA (Minsoy × Archer)、AN (Arch-er × Noir1) 2 个 RIL 群体的图谱, 成功构建了迄今应用最广泛也最具代表性的一张大豆“公共图谱”, 该整合图谱包含 1 849 个 SSR 标记, 总遗传距离 2 524.6 cM, 标记间的平均距离达到 2.5 cM。

由于具有高多态性及高稳定性等优点, SSR 标记已成为图谱整合的锚定标记, 其应用范围越来越广。目前, 大豆上已公开了 900 余个 SSR 标记的引物序列, 其中 443 个 SSR 标记已分别在下列 1 ~ 3 个群体中定位: A81-356022 × *G. soja* (PI468816) F₂ 群体, Minsoy × Noir1 纯系, Clark × Harosoy F₂ 群体, 并将 3 个群体各自原有连锁群对应合并为 20 个连锁群。

AFLP 技术是 Vos 等以 RFLP 技术和 RAPD 技术为基础发明的一种分子标记技术, 兼具 RFLP 可靠性和 RAPD 的方便性, 又克服了 RFLP 的多态性低和 RAPD 的稳定性差等缺点, 具有高效、稳定的显著特点, 曾被认为是最有效的分子标记^[12]。

在所有应用于大豆遗传图谱构建的分子标记中, AFLP 和 SSR 标记技术应用最为广泛, 贡献也最为突出。而随着许多植物全基因组测序工作的进行或完成, 越来越多的标记方法已被应用到遗传连锁图谱的构建工作中来, Yamanaka 等 2001 年构建遗传连锁图谱时首先采用了 189 个 EST 标记, Choi 等 2007 年利用 1 141 个基因的 SNP 定位在宋启健的公共图谱上, 构建了第一张遗传转录图谱, 第一次将遗传图谱与具体基因联系起来, 为大豆基因组研究和育种工作开辟了新的途径。

目前, 构建遗传图谱仍然是大豆结构基因组学研究的重点, 而图谱标记加密饱和是大豆图谱构建面临的关键问题。近年来, 新的分子标记不断被发现, 新群体不断被构建, 遗传连锁图谱的标记位点不断增加, 连锁群趋于完整, 连锁图对全基因组的覆盖率逐渐增加, 标记间的平均距离日趋减少 (表 1), 但图谱的饱和和工作单靠某一个群体或某一种标记是难以完成的, 结合多种标记构建遗传连锁图谱也成为一种趋势。Xia 等^[17]利用 RFLP、SSR、AFLP 和 STS 等方法对 Misuzudaizu (*Glycine max*) 和 MoshidouGong 503 (*Glycine gracilis*) 杂交后代 F₂ 群体构建的遗传连锁图谱进行加密, 得到一张全长约为 3 080 cM 的遗传图谱, 其标记平均间距达到 2.2 cM。

表 1 大豆遗传图谱的发展历程

Table 1 Progress of genetic map in soybean

时间 Year	群体 Population	亲本 Parents	标记类型 Markers	标记数 No. of markers	连锁群 Linkages	覆盖长度 Length/cM	参考文献 References
1987	—	—	—	57	17	420	Palmer
1988	F ₂	Minsoy × Noirl	RFLP	11	4	197	Apuya
1990	F ₂	A81-356022×P1468916	RFLP	130	26	1200	Keim
1993	F ₂	Minsoy × Noirl	RFLP 等	132	31	1550	Lark
1993	F ₂	A81-356022×P1468916	RFLP 等	383	25	3000	Shoemaker
1995	F ₂	Clark × Harosoy	SSR、RFLP 等	172	29	1486	Akkaya
1996	RIL	Minsoy × Noirl	—	196	30	1981	Mansur
1997	F ₂	长农 4 × 新民 6 号	RFLP、RAPD	71	20	1446.8	张德水
1998	F ₂ /RIL	Minsoy × Noirl、Clark × Harosoy	—	68	20	—	Palmer
1999	F ₂ /RIL	Minsoy × Noirl、Clark × Harosoy	SSR、RFLP、RAPD、AFLP	1423	20	—	Cregan
2000	RIL	长农 4 × 新民 6 号	SSR、RFLP、RAPD、AFLP	240	22	3713.5	刘峰
2001	RIL	科丰 1 号 × 南农 1138-2	SSR、RFLP、RAPD、AFLP	792	24	2320.7	吴晓雷
2002	RIL	晋豆 23 × 灰布支黑豆	SSR、ISSR、AFLP	117	32	824.5	宛煜嵩
2004	RIL	科丰 1 号 × 南农 1138-2	SSR、RFLP、EST	452	21	3595.9	Zhang
2005	RIL	晋豆 23 × 灰布支黑豆	SSR	227	20	1900	宛煜嵩
2006	RIL	晋豆 23 × 灰布支黑豆、哈交 96 × ZYD667、黑农 33 × ZDD 23415	SSR	356	20	1951.7	巩鹏涛
2007	RIL	Misuzudaizu × Moshidou Gong503	EST-SSR、RFLP、SSR	935	20	2700.3	Hisano
2008	RIL	Pureunkong × Jinpungkong 2	SNP、AFLP	325	20	2379	Cai
2009	RIL	Jack × Fukuyutake、Peking × Akita、Misuzudaizu × Moshidou	EST-SSR、STS、Genomic-SSR	1810	20	2442.9	Huang
2010	RIL	Minsoy × Noirl、Minsoy × Archer、Evans × Peking	SNP、SSR、RFLP	5500	20	2296.4	Hyten
2011	RIL	Forrest × Villiams82	SNP、SSR、STS	990	20	2723.8	Wu

1.3 多种作图群体遗传图谱的构建

选择合理的作图群体构建遗传连锁图谱可以降低工作强度,减少实验费用,并有效提高作图效率。F₂群体、回交群体(BC)、回交自交系(BIL)、重组自交系(RIL)、双单倍体(DH)、近等基因系群体(NIL)等都可用于构建大豆遗传连锁图谱(表2),其中F₂群体、RIL群体和DH群体是常用群体。F₂群体所提供的信息量大,但实验可重复性差;相较于F₂群体,RIL和DH群体具有以下特点:(1)稳定性较好,属于永久性作图群体,能够保证遗传作图的成功率和高效性;(2)可重复性好,适用于抗性分析和数量性状的分析等;(3)通过分析多个自交植株的混合样品可以准确测定分子标记基因型;(4)遗传结构简单,排除了显性效应和上位性效应,待估测参数少;(5)DH家系具有良好的选择响应,其加性遗传方差大于相应的二倍体系统。利用RIL和

DH群体作图,可以研究控制数量性状的基因加性、上位性效应及连锁,并可在多个环境或季节进行重复试验,是研究基因型和环境互作的理想材料。

作图群体的作图效率表现在两个方面:一是父母本基因组的位点在杂交后形成的作图群体中组成各种组合对作图的有效与否;二是杂交方式产生的位点分离在小群体中被检测到的位点有多少符合孟德尔分离比例。谭远德^[18]对自交(F₂)、回交(BC)和双单倍体(DH)3种群体的作图效率进行比较,发现双单倍体群体的作图效率最高,自交群体与回交群体的作图效率相同,因此使用双单倍体群体作图不仅所用费用低,而且作图速度快。回交群体作图位点仅由非回交亲本提供,单一亲本基因组中可检测的标记位点有限。因此,自交群体比回交群体更适合作高密度的分子标记连锁图谱。

表 2 主要作图群体类型及特点

Table 2 Types and characteristics of main mapping populations

	F ₂	BC	BIL	DH	RIL	NIL
群体的形成 Formation of population	F ₁ 自交个体	F ₁ 回交后代	F ₂ 自交回交后代	F ₁ 花培	F ₂ 自交后代	F ₂ 回交自交后代
准确度 Accuracy	低	低	高	高	高	最高
需群体大小 Population size	大	大	小	小	小	小
是否永久群体 Permanent colony(Y/N)	否	否	否	是	是	是
分离比率 Separation ratio	1:2:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1
构建费用 Construction cost	低	低	高	中等	中等	高
构建时间 Construct time	短	短	长	短	长	长

2 大豆遗传图谱的应用研究

2.1 数量性状基因位点的定位和分析

QTL 定位是以高密度的遗传图谱为基础,依据遗传学原理进行实验设计,获得分子标记,利用 Mapmarker 等软件对分离群体中单株的标记基因型和性状的表型值进行统计分析,确定控制某一性状的基因在染色体上的位置。传统的数量遗传学研究方法难以确保所要鉴定 QTLs 的真实性,方宣钧等^[19]研究表明遗传图谱分子标记平均间距为 10 ~ 20 cM 才能够进行 QTL 的初级定位,分子遗传连锁图谱的饱和度已基本能满足 QTL 定位的要求。目前大豆已定位了许多重要的农艺性状,美国大豆界正致力于以 SSR 图谱为基础定位 200 多个大豆农艺性状。

2.2 图位克隆

图位克隆(map-based cloning)是基于遗传连锁图谱的基因克隆,又称定位克隆(positional cloning)。基因定位和克隆的先决条件是构建高密度遗传图谱和物理图谱,利用与目标基因连锁的分子标记,构建并筛选含有大插入片段的基因组文库,染色体步移,逼近目标基因,从而构建目的基因区域跨叠克隆群,整合已有图谱,找寻新的分子标记,对目的基因区域精细作图,进而精确定位目的基因,实现染色体登陆,获得含有目的基因的阳性克隆,最终再辅之以转化和互补测验加以验证。近年来,运用图位克隆技术已分离得到了大量的植物基因,尤其是与抗病有关的基因。

2.3 比较基因组研究

比较基因组学(comparative genomics)是以遗传连锁图谱为基础,对比相关物种的基因与基因结构,分析基因组内在结构,阐明基因功能及其表达机理,从而揭示物种的起源进化关系。比较基因组

有效增加了各物种可用标记的数量,使作物的遗传研究工作更加深入。

目前,大豆基因组的测序工作已经完成^[21]。豆科的两个模式植物百脉根(*Lotus japonics*)和蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)已开始进行全基因组的测序工作。大豆遗传连锁图谱的研究即将进入新的阶段,借鉴其他已经完成测序工作的作物的基因组信息(如水稻、拟南芥等),实现在 DNA 序列水平上直接对大豆基因组进行研究分析,使人们更深刻地了解大豆的遗传本质。

2.4 分子标记辅助选择育种(MAS)

MAS 是利用与基因紧密连锁的分子标记,对目的基因进行辅助选择,从而实现对基因的有效利用。高质量的饱和分子遗传连锁图谱是分子标记辅助选择育种的先决条件,能使 MAS 摒弃植株生长状况的影响,克服性状基因型和性状表现型难以鉴定的困难,直接从 DNA 水平检测目的基因的有无,在早期进行非破坏性的性状评价并进行更广泛的选择,从而提高回交育种效率。

3 问题与展望

高饱和化、实用化和通用化是大豆遗传连锁图谱的发展趋势。其中高饱和化仍是大豆遗传图谱构建工作的重中之重,也是实用化和通用化的先决条件。高饱和的遗传图谱要求所有染色体上标记间隔小于 20 cM, QTL 定位要求图谱标记平均间隔在 10 cM 以下,图位克隆则要求图谱目标区域标记的平均间隔小于 1 cM^[20]。大豆遗传图谱尚未达到饱和要求,而且分子标记分布不均匀,高密度图谱上存在较大间隔区域^[5],限制了图位克隆等技术在大豆基因上的应用,制约着大豆连锁图谱实用化和通用化的研究进程。为解决这一难题,遗传学家们不断探索互补多种标记特性,发展新型分子标记,

利用不同来源杂交组合的作图群体,力求减少遗传连锁图谱的间隔。

目前,大豆已经完成了全套初级三体(primary trisomics) ($2n + 1 = 41$),并已确立了部分连锁群与染色体的一一对应关系,不久的将来会完全确定大豆 20 个连锁群在连锁群上的位置,大豆全基因组精细物理图谱也将完成构建。届时,利用种内或种间的图谱信息导入野生种的有益等位基因将成为可能。

参考文献

- [1] 黄昆. 大豆遗传图谱的构建[J]. 现代农业科技, 2008(7): 121-130. (Huang K. The establishment of the soybean genetic map [J]. Modern Agricultural Sciences, 2008(7): 121-130.)
- [2] Staub J E, Serquen F C, Gupta M. Genetic markers, map construction, and their application in plant breeding [J]. HortScience, 1996, 31(5): 729-741.
- [3] 杨业华. 普通遗传学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 202-230. (Yang Y H. General genetics [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 202-230.)
- [4] 张德水, 陈受宜. DNA 分子标记、基因组作图及其在植物遗传育种上的应用[J]. 生物技术通报, 1998(5): 15-22. (Zhang D S, Chen S Y. DNA Molecular markers, genomemapping and their applications for plant breeding [J]. Biotechnology Information, 1998(5): 15-22.)
- [5] 方宣钧, 吴为人. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 35-42. (Fang X J, Wu W R. The crop DNA markers assisted breeding [M]. Beijing: Science Press, 2002: 35-42.)
- [6] 阮成江, 何祯祥, 钦佩. 中国植物遗传连锁图谱构建研究进展[J]. 西北植物学报, 2002, 22(6): 1526-1536. (Ruan C J, He Z X, Qin P. Research progress of plant genetic linkage map in China [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(6): 1526-1536.)
- [7] 刘旭. 遗传标记和遗传图谱构建[J]. 作物品种资源, 1997(3): 29-32. (Liu X. Genetic markers and the establishment of genetic map [J]. Crop Germplasm Resources, 1997(3): 29-32.)
- [8] 刘勋甲, 尹艳, 郑用琰. 分子标记在农作物遗传育种中的运用及原理[J]. 湖北农业科学, 1998(3): 27-32. (Liu X J, Yin Y, Zheng Y L. Application and principle of molecular markers in crop genetics and breeding [J]. Hubei Agricultural Sciences, 1998(3): 27-32.)
- [9] Apuya N R, Frazier Keim P, Roth E J, et al. Restriction fragment length polymorphisms as genetic markers in soybean, *Glycine max* (L.). Merri [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1988, 75: 889-901.
- [10] 张德水, 董伟, 惠东威, 等. 用栽培大豆与半野生大豆间的杂种 F_2 群体构建基因组分子标记连锁框架图[J]. 科学通报, 1997, 42(12): 1326-1330. (Zhang D S, Dong W, Hui D W, et al. Build genome molecular marker linkage framework map with hybrids F_2 groups between cultivated soybean and semi-wild soybeans [J]. Chinese Science Bulletin, 1997, 42(12): 1326-2330.)
- [11] 王永飞, 马三梅, 刘翠萍, 等. 分子标记在植物遗传育种中的应用原理及现状[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2001, 29(增刊): 106-113. (Wang Y F, Ma S M, Liu C P, et al. Application of molecular markers in plant genetics and breeding [J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science), 2001, 29(Supp): 106-113.)
- [12] Vogel J M, Powell W, Rafalski A, et al. Application of genetic diagnostics to plant genome analysis and plant breeding [J]. HortScience, 1996, 31(7): 1107-1108.
- [13] 邹继军, 董伟, 杨庆凯, 等. 大豆对灰斑病菌 7 号小种抗性的遗传分析及抗病基因的 RAPD 标记[J]. 科学通报, 1998, 43(21): 2302-2307. (Zou J J, Dong W, Yang Q K, et al. RAPD markers of resistance genes and resistant genetic analysis of soybean on *Cercospora sojina* Hara [J]. Chinese Science Bulletin, 1998, 43(21): 2302-2307.)
- [14] 朱振东, 贾继增. 小麦 SSR 标记的发展及应用[J]. 遗传, 2003, 25(3): 355-360. (Zhu Z D, Jia J Z. Microsatellite marker development and applications in wheat genetics and breeding [J]. Hereditas, 2003, 25(3): 355-360.)
- [15] Cregan P B, Jarvik T, Bush A L, et al. An integrated genetic linkage map of the soybean genome [J]. Crop Science, 1999, 39(5): 1464-1490.
- [16] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(1): 122-128.
- [17] Xia Z, Tsubokura Y, Hoshi M, et al. An integrated high-density linkage map of soybean with RFLP, SSR, STS and AFLP markers using a single F_2 population [J]. DNA Research, 2007, 14: 257-269.
- [18] 谭远德, 万春玲. 不同作图群体对显隐性分子标记位点的作图效率[J]. 生命科学研究, 2000, 4(3): 202-210. (Tan Y D, Wan C L. Mapping efficiencies of different populations for mapping molecular marker loci [J]. Life Science Research, 2000, 4(3): 202-210.)
- [19] 方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 22-24. (Fang X J, Wu W R. The crop DNA markers assisted breeding [M]. Beijing: Science Press, 2002: 22-24.)
- [20] Liu Y G, Tsumewaki K. Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis in wheat II. Linkage-maps of the RFLP sites in common wheat [J]. Japanese Journal of Genetics, 1991, 66: 617-633.
- [21] Genome sequence of the palaeopolyploid soybean [J]. Nature, 2010, 462: 178-183.