

定向选择对大豆 ms1 轮回群体遗传基础的影响

邓莹莹¹, 赵双进², 闫 龙², 杨春燕¹, 刘兵强², 邸 锐², 东方阳¹, 张孟臣^{1,2}

(1. 河北科技师范学院 生命科技学院, 河北 昌黎 066600; 2. 河北省农林科学院 粮油作物研究所/国家大豆改良中心石家庄分中心/农业部黄淮海大豆生物学与遗传育种重点实验室/河北省作物遗传育种重点实验室, 河北 石家庄 050031)

摘要: 在分析 ms1 轮回群体遗传多样性和群体内材料分组关系的基础上, 探讨了定向选择对群体遗传基础的影响。从 ms1 轮回群体中随机抽取 216 份材料为原始群体, 利用 38 个均匀分布于大豆全基因组的 SSR 标记, 检测原始群体等位变异数目和遗传多样性指数。并分别根据成熟期、株高和百粒重对群体定向选择形成 6 个不同类型的定向选择群体, 比较选择前后群体遗传多样性变化。结果表明: 在原始群体中, 共检测出 216 个等位变异, 平均每个位点等位变异数 5.68, 平均多样性指数 PIC 为 0.71。对原始群体进行成熟期、株高和百粒重定向选择后, 各定向选择群体平均每个位点等位变异数介于 4.89~5.13, 平均多样性指数 PIC 介于 0.67~0.71。定向选择群体中有 16 个位点的等位变异频率发生了变化。对大豆 ms1 轮回群体定向改良, 目标性状及相关农艺性状的表现值及群体分布频率随之发生改变, 对群体遗传结构和遗传多样性指数的影响显著小于对目标性状及相关农艺性状的影响。

关键词: 大豆; 轮回群体; 雄性不育; 定向选择; 遗传多样性

中图分类号: S565.1 **文献标识码:** A **DOI:** 10.11861/j.issn.1000-9841.2015.04.0548

Effect of Orthoselection on Agronomic Traits and Genetic Base of a Male Sterile Soybean Recurrent Population

DENG Ying-ying¹, ZHAO Shuang-jin², YAN Long², YANG Chun-yan¹, LIU Bing-qiang², DI Rui², DONGFANG Yang¹, ZHANG Meng-chen^{1,2}

(1. College of Biological Science and Technology, Hebei Normal University of Science Technology, Changli 066600, China; 2. Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences/Shijiazhuang Branch of National Soybean Improvement Center/Huanghuaihai Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Soybean, Ministry of Agriculture, Shijiazhuang 050035, China)

Abstract: The use of male sterile 1 (ms1) in a recurrent selection scheme can facilitate the soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] breeding process and improve breeding efficiency. In this study, the effect of artificial selection on agronomic traits, genetic diversity, and genetic structure was analyzed using an ms1 recurrent population. Two hundred and sixteen individuals from a recurrent soybean population were used as a base population, and six improved populations derived from the base population were defined, based on maturity (early- vs. late-maturing), plant height (tall vs. short), and seed size (large vs. small). Genetic diversity was assessed by allele number and polymorphism information content (PIC) using 38 simple sequence repeat (SSR) loci. The base population was compared with the improved populations to identify changes in agronomic traits and genetic diversity. Significant differences were found in growth duration, plant height, and 100-seed weight in different improved populations. A total of 216 alleles were detected in the base population, with an average of 5.68 and a mean PIC of 0.71 per SSR locus, while the total allele numbers ranged from 186 to 195 in the improved populations, with the average ranging from 4.89 to 5.13 and the mean PIC ranging from 0.67 to 0.71 per SSR locus. The allele frequencies of 16 loci varied among different populations. Improving the ms1 soybean recurrent groups, performance value of target traits and agronomic traits and population distribution of frequency changed as well, the impact of population genetic structure and genetic diversity index was significantly less than the target properties and agronomic traits.

Keywords: Soybean; Recurrent population; Male sterile; Selection; Genetic diversity

杂交选育是大豆的主要育种方法。大豆花器官小, 人工杂交成活率较低, 所以在育种过程中, 配制亲本杂交组合的数量受人力、物力的限制, 致使亲本的来源有限、遗传基础狭窄。1998年盖钧镒等^[1-4]分析 1923~1995年中国 651 个大豆育成品种, 70% 的遗传基础来源于 75 个核心祖先亲本; Gi-

zlice 等^[5]分析 1947~1988 年北美 258 个公立单位育成品种的遗传基础, 通过追溯系谱仅归纳出 85 个祖先亲本。为了改良群体的遗传基础, 集中群体中的有利基因, 保持群体的遗传变异, 前人进行了大量的轮回选育研究, 并已广泛应用于玉米^[6]、小麦^[7]、水稻^[8]、大豆等作物的群体改良。美国玉米

收稿日期: 2014-08-08

基金项目: 国家现代农业产业技术体系 (CARS-004-PS06); 国家高技术发展研究计划“863 计划” (2012AA101106); 国家“十二五”科技支撑计划 (2011BAD35B06); 国家转基因生物新品种培育重大专项 (2013ZX08004-001); 河北省科技支撑计划 (14226309D)。

第一作者简介: 邓莹莹 (1985-), 女, 硕士, 主要从事大豆分子数量遗传与育种研究。E-mail: dengyingyingy@126.com。

通讯作者: 张孟臣 (1956-), 男, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: mengchenzhang@hotmail.com。

BSSS 群体的轮回选择,已成功地从不同轮次的改良群体中分离出 B37、B73 和 B84 等在生产上广泛应用的优良自交系。

在大豆中,前人研究表明轮回选择对产量、种子大小、成熟期、蛋白、油分、脂肪酸含量等的选择是有效的^[9-12]。Sumarno 和 Fehr^[20]用 40 个高产品种(系)构成基础群体,将基础群体分成早、中、晚熟 3 个亚群后,进行产量轮回选择;三轮选择后,早熟和晚熟亚群体的产量每轮平均分别增加(120 ± 10)和(14 ± 8) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,而中熟群体没有明显改变。Miller 和 Fehr^[10]用 12 个高蛋白品种和 12 个高产品种杂交,按照高蛋白和低油分两种指标经一轮选择后,蛋白质含量分别提高 1.5% 和 0.8%。Burton 和 Brim^[11]利用 10 个高油品系与不育系杂交,形成基础群体,经过连续三轮混合选择,油分含量从 18.8% 提高到 19.9%。Kenworthy 和 Brim^[9]用 9 个引进种质与 1 个高油系回交,形成基本群体,分别以产量、生产率和指数(生产率和产量的秩和比)为指标进行三轮选择;以产量为指标轮回选择时,每轮增产(134 ± 30) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$;以指数为指标时增加(38 ± 55) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$;以生产率为指标定向选择时,每轮平均降低了(2 ± 47) $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。朱成松等^[21]引进美国的高油群体,将其进行两轮的产量性状的轮回选择,每轮平均增产 12.32%,并且其产量选择对蛋白含量和百粒重有显著影响,对其它性状没有显著影响。赵双进等^[14]利用高蛋白、高油亲本对 *ms1* 雄性不育轮回群体进行品质改良,改良后的高蛋白(db)亚群体蛋白质含量比基础群体增加 1.18%,高油(gy)亚群体平均脂肪含量高于基础群体 0.24%,均达到了显著水平。盖钧镒等^[12]用产量轮回选择在产量、成熟期、倒伏程度、株高及百粒重多维空间中,得出产量轮回选择的第一、二周期优系亚群体离亲本的距离显著增加,而初始周期选择显著改变产量本身,对产量的选择导致延迟成熟,其它性状无定向变化。宋启建等^[13]构建了含有 *ms* 雄性不育基因、由东北、黄淮、南方不同生态类型区的 40 个优良亲本组成的轮回选择群体,实现大豆天然杂交与轮回选择的结合,并研究了熟期选择对轮回群体诸性状的影响。赵双进和张孟臣等^[14]构建了适宜夏播生态类型区的 *ms1* 轮回选择基础群体;进一步群体改良形成 *ms1* 高蛋白亚群体、高油亚群体等^[14];并通过轮回群体选择方法,先后育成冀豆 19 和冀豆 20 等高产、高油、高蛋白新品种。目前,大豆轮回群体选择育种已在黄淮海近 50 家育种单位开展。

本研究分析比较定向选择前后轮回选择群体农艺性状和遗传多样性的变化。以期探讨定向选择对 *ms1* 群体的影响,为大豆轮回群体选择育种提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料

从赵双进等^[14]的 *ms1* 轮回群体中随机抽取 216 株作为原始群体(BP)。2007 年将原始材料种植在河北省农林科学院粮油作物研究所石家庄堤上试验站。调查所有材料成熟期,按成熟期的早、晚各取 34 株,分别形成早熟定向群体(EMP)、晚熟定向群体(LMP);测定植株从土表到茎尖的高度,按照株高,分别形成 29 株高秆定向群体(TP)、30 株矮秆定向群体(SP);在成熟期、株高和百粒重 15% 选择压下按百粒重的大、小各取 30 株,形成大粒定向群体(LSP)、小粒定向群体(SSP)。

1.2 DNA 提取和 SSR 分析

利用 SDS 法提取原始材料幼嫩叶片的基因组 DNA。依据大豆公共遗传连锁图谱^[15],选取 20 个连锁群上的 38 个 SSR 标记,以提取的 DNA 为模板进行 PCR 扩增。PCR 扩增体系是 20 μL ,反应体系中加入 30 ng 大豆基因组 DNA 作为模板、2 μL 的 $10 \times \text{PCR buffer}$ 、0.15 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ dNTP、1U DNA 聚合酶、0.15 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 引物。扩增程序为 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min;94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s;47 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s;72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 30 s;35 个循环后 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 5 min。PCR 产物经聚丙烯酰胺凝胶电泳,干燥后统计分析谱带。

1.3 遗传多样性分析

以等位变异数目和多样性指数 PIC 测定等位基因多样性, $\text{PIC} = 1 - \sum P_i^2$, P_i 为某位点第 i 个等位变异出现的频率^[16]。

1.4 定向选择影响分析

用 SPSS 17.0 的描述性统计分析比较定向选择群体和基本群体的农艺性状、等位变异数目、多样性指数 PIC 和遗传结构。标记的等位变异频率用 Excel 2003 的 CHITEST 函数计算。比较选择前后群体等位变异数目、多样性指数 PIC 和材料分组的变化。

2 结果与分析

2.1 *ms1* 轮回群体 SSR 位点遗传多样性分析

如表 1 所示,利用分布于 20 个连锁群上的 38 个 SSR 位点检测到 216 个等位变异,平均等位变异数为 5.68,变化范围从 3 ~ 11;平均多样性指数 PIC 为 0.71,变化范围从 0.50 ~ 0.82。其中 Satt334 的等位变异数最少,仅有 3 个,PIC 值也相应最低,为 0.503。PIC 值相对较高的位点为 Satt216、Satt012、Satt309、Satt431 和 Satt173,都在 0.8 以上;其中 Satt431 的 PIC 值最高,达 0.825,等位变异数也最多,共 11 个。

表 1 ms1 轮回群体 SSR 位点的等位变异数目与多样性指数

Table 1 Number of alleles and PIC index for SSR marker in ms1 population

位点	连锁群	等位变异	多样性指数	位点	连锁群	等位变异	多样性指数
Locus	Group	Allele	PIC	Locus	Group	Allele	PIC
Satt236	A1	6	0.760	Satt586	F	6	0.780
Satt300	A1	4	0.616	Satt012	G	7	0.820
Satt187	A2	4	0.564	Satt309	G	6	0.800
Satt429	A2	8	0.765	Satt434	H	6	0.775
Satt197	B1	6	0.757	Satt442	H	8	0.775
Satt453	B1	6	0.746	Satt239	I	4	0.704
Satt168	B2	6	0.794	Sct189	I	5	0.744
Satt556	B2	4	0.720	Satt414	J	5	0.688
Satt194	C1	5	0.693	Satt431	J	11	0.825
Satt307	C2	5	0.730	Satt242	K	5	0.756
Satt184	D1a	5	0.659	Satt588	K	5	0.661
Satt267	D1a	4	0.596	Satt373	L	6	0.634
Satt005	D1b	6	0.705	Satt462	L	7	0.609
Satt216	D1b	8	0.810	Satt346	M	6	0.747
Satt002	D2	6	0.621	Satt590	M	6	0.784
Satt386	D2	4	0.595	Satt339	N	4	0.554
Satt112	E	4	0.749	Satt530	N	6	0.710
Satt268	E	6	0.779	Satt173	O	7	0.807
Satt334	F	3	0.503	Satt243	O	6	0.715

2.2 定向选择对农艺性状的影响

调查原始群体、早熟群体、晚熟群体、高秆群体、矮秆群体、大粒群体和小粒群体的成熟期、株高、百粒重,测定等位变异数,计算 PIC 值(表 2)。可以看出:熟期选择对百粒重和株高影响较大,如早熟定向群体的百粒重比原始群体降低 1.0 g,晚熟定向群体百粒重增加 0.6 g;早熟和晚熟定向群体的株高与原始群体相比分别降低和增加了 10 cm 左

右。百粒重和株高定向选择对生育期影响不大,如大、小粒定向群体的平均生育期与原始群体仅差 1 d;矮秆和高秆定向群体的生育期也无明显改变。不同定向选择群体的等位变异数与原始群体相比减少 0.79 ~ 0.55,定向选择群体的多样性指数与原始群体相比无明显改变,定向群体虽然可以影响农艺性状,但对群体遗传多样性无明显改变。

表 2 定向选择对多样性的影响

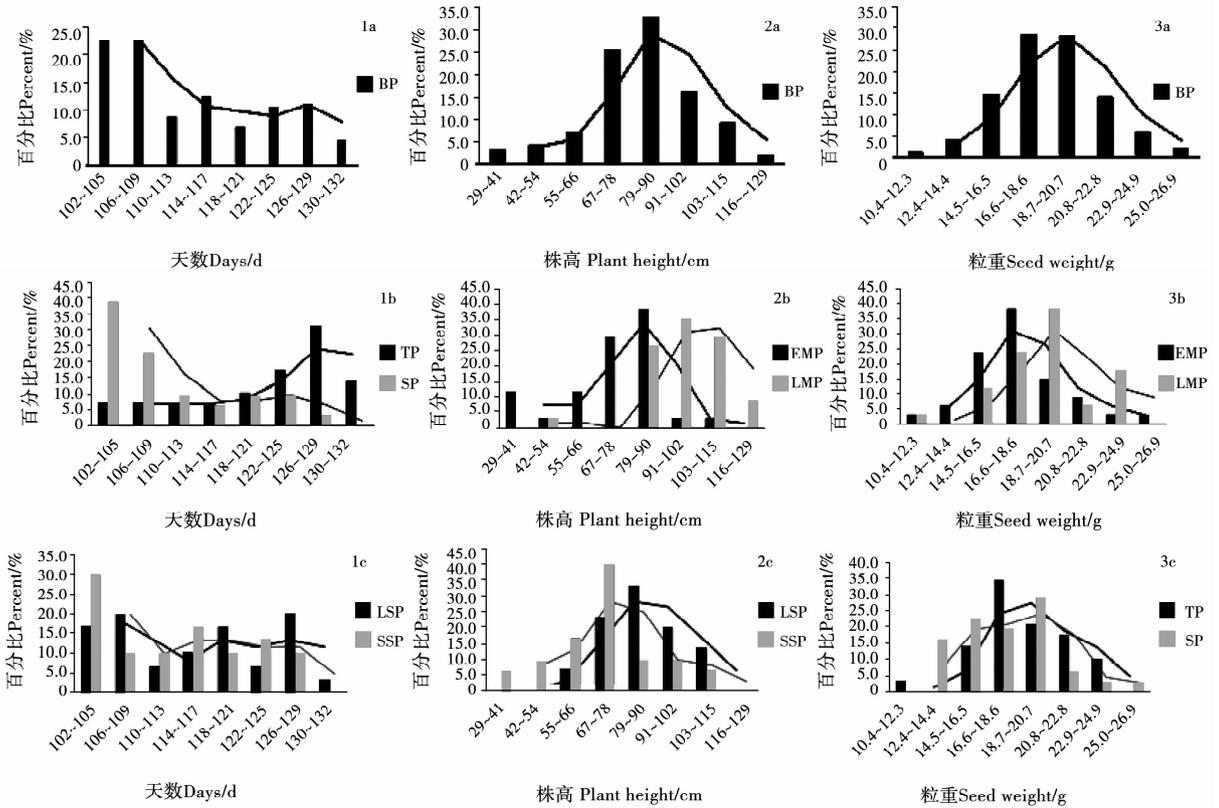
Table 2 Effect of orthoselection on genetic diversity

群体类型	生育期	株高	百粒重	等位变异	多样性指数
Population type	Growth duration/d	Plant height/cm	100-seed weight/g	Allele	PIC
原始 BP	114.0	81.5	18.8	5.68	0.71
早熟定向 EMP	102.2	71.7	17.8	4.89	0.67
晚熟定向 LMP	128.4	96.8	19.4	5.13	0.70
高秆定向 TP	121.5	108.0	18.9	5.08	0.70
矮秆定向 SP	109.7	51.7	17.8	4.92	0.68
大粒定向 LSP	115.6	83.2	23.6	5.08	0.67
小粒定向 SSP	113.0	73.2	14.3	5.03	0.71

BP = base population; EMP = early-maturing part; LMP = late-maturing part; TP = tall part; SP = short part; LSP = large-seed part; SSP = small-seed part.

图 1 为定向改良群体间生育期、株高、粒重分布的差异比较。从 1a、1b 和 1c 生育期分布图中可以看出:矮秆和高秆定向改良群体生育期都有一个明显峰,两群体生育后期峰值相差约 24 d;小粒定向群体在 102~105 d 范围内有一个峰,而大粒群体无明显成熟高峰。在 2a、2b 和 2c 株高分布中:早熟定向群体的株高主要分布在 70~90 cm,但晚熟定向群体株高峰值在 90~115 cm;小粒和大粒定向群体株

高峰值相差 10 cm 左右。3a、3b 和 3c 是各群体粒重分布:早熟和晚熟定向群体的粒重峰值与原始群体的峰值相同,但晚熟群体的粒重峰值占有率比原始群体高了将近 15%,早熟群体的粒重峰值占有率比原始群体低 15%,说明熟期选择对粒重影响较大;矮秆群体较小粒集中分布,高秆群体相反。可以看出定向选择可以明显改变某一农艺性状的群体分布。



1a:原始群体的生育期分布;1b:高秆和矮秆群体的生育期分布;1c:大粒和小粒群体的生育期分布;2a:原始群体的株高分布;2b:早熟和晚熟群体的株高分布;2c:大粒和小粒群体的株高分布;3a:原始群体的粒重分布;3b:早熟和晚熟群体的粒重分布;3c:高秆和矮秆群体的粒重分布。

1a:The distribution of growth duration in BP; 1b:The distribution of growth duration in the tall population (TP) and short population (SP); 1c: The distribution of growth duration in the large seed population (LSP) and the small seed population (SSP); 2a:The distribution of plant height in BP; 2b:The distribution of plant height in the early-maturing population (EMP) and the late maturing population (LMP); 2c:The distribution of plant height in LSP and SSP; 3a:The distribution of seed weight in BP; 3b:The distribution of seed weight in EMP and LMP; 3c:The distribution of seed weight in TP and SP.

图 1 原始群体和定向改良群体的生育期、株高、粒重的分布规律

Fig. 1 The distribution of growth duration, plant height, and seed weight in the base population (BP) and improvement populations

2.3 定向选择对群体等位基因频率的影响

与原始群体相比较,在 38 个位点中有 16 个位点在定向群体中变异频率达到显著(表 3)。早熟群体中有 11 个位点发生显著等位变异,其中 Satt216 和 Satt243 都达到极显著;大粒群体中有 3 个,其中

Satt429 为极显著;晚熟群体、矮秆群体、小粒群体中各有 2 个;高秆群体中没有发现等位变异位点。Satt002 在晚熟群体、矮秆群体和小粒群体中变异频率都达到显著。Satt012 在早熟群体、大粒群体和小粒群体中变异频率达到显著。

表 3 定向选择对大豆 *msl* 轮回群体等位变异频率的影响Table 3 Effect of artificial selection on allele frequency in an *msl*-derived soybean recurrent population

位点	连锁群	早熟群体	晚熟群体	高秆群体	矮秆群体	大粒群体	小粒群体
Locus	Group	EMP	LMP	TP	SP	LSP	SSP
Satt236	A1	0.419	0.957	0.290	0.958	0.101	0.166
Satt300	A1	0.361	0.378	0.793	0.693	0.703	0.864
Satt187	A2	0.150	0.724	0.614	0.366	0.461	0.578
Satt429	A2	0.490	0.874	0.564	0.647	0.007**	0.933
Satt197	B1	0.001*	0.645	0.427	0.911	0.759	0.819
Satt453	B1	0.037*	0.528	0.531	0.507	0.565	0.183
Satt168	B2	0.012*	0.945	0.634	0.106	0.145	0.402
Satt556	B2	0.108	0.741	0.598	0.480	0.966	0.876
Satt194	C1	0.020*	0.878	0.177	0.167	0.645	0.858
Satt307	C2	0.519	0.862	0.244	0.024*	0.766	0.142
Satt184	D1a	0.292	0.061	0.193	0.576	0.777	0.371
Satt267	D1a	0.980	0.696	0.668	0.715	0.107	0.521
Satt005	D1b	0.034*	0.878	0.557	0.819	0.591	0.607
Satt216	D1b	0.004**	0.835	0.149	0.477	0.096	0.520
Satt002	D2	0.712	0.015*	0.597	0.022*	0.676	0.027*
Satt386	D2	0.404	0.872	0.540	0.904	0.774	0.820
Satt112	E	0.304	0.808	0.668	0.336	0.115	0.810
Satt268	E	0.340	0.744	0.078	0.945	0.502	0.275
Satt334	F	0.382	0.391	0.930	0.926	0.842	0.559
Satt586	F	0.070	0.520	0.443	0.206	0.118	0.326
Satt012	G	0.018*	0.846	0.845	0.372	0.036*	0.010*
Satt309	G	0.508	0.148	0.967	0.522	0.439	0.257
Satt434	H	0.023*	0.157	0.927	0.758	0.199	0.234
Satt442	H	0.587	0.040*	0.558	0.258	0.664	0.558
Satt239	I	0.034*	0.346	0.498	0.408	0.280	0.924
Satt189	I	0.647	0.761	0.565	0.992	0.618	0.224
Satt414	J	0.205	0.780	0.918	0.657	0.108	0.059
Satt431	J	0.570	0.578	0.139	0.122	0.043*	0.284
Satt242	K	0.013*	0.858	0.164	0.336	0.696	0.168
Satt588	K	0.263	0.796	0.522	0.919	0.964	0.535
Satt373	L	0.686	0.748	0.933	0.498	0.220	0.657
Satt462	L	0.095	0.532	0.816	0.369	0.214	0.971
Satt346	M	0.629	0.181	0.635	0.625	0.925	0.943
Satt590	M	0.502	0.523	0.177	0.705	0.277	0.951
Satt339	N	0.394	0.575	0.930	0.514	0.276	0.300
Satt530	N	0.716	0.927	0.576	0.259	0.504	0.457
Satt173	O	0.441	0.859	0.682	0.544	0.496	0.360
Satt243	O	0.008**	0.341	0.650	0.693	0.068	0.784

* $P=0.05$; ** $P=0.01$.

3 讨 论

遗传基础狭窄是大豆育种中普遍存在的问题。本研究轮回选择群体所检测的 38 个 SSR 位点中,有 29 个与杨春燕等^[18]分析 50 份河北省地方种质资源遗传多样性所用位点相同。河北省地方种质资源等位变异数为 146,每位点平均 5.03 个等位变异,多样性指数 0.61,轮回群体上述 3 个指标均略高于河北省地方种质资源,分别为 216,5.72 和 0.72。传统大豆育种主要以常规杂交育种为主,而轮回群体利用 ms1 雄性不育基因的开放性,容易实现不同类型优良基因的聚集、积累,创造出遗传基础广泛的群体。从而使轮回群体具有较丰富的遗传基础。

黄素华等^[19]利用 SSR 标记分析异花授粉作物玉米基础群体 DC0 及其选择两轮后的群体 HSC2 和 MSC2 以及基础群体 XFC0 和其选择一轮后的群体 XFC1 的遗传多样性,结果说明轮回选择的基础群体与其改良后群体的遗传变异相似。大豆是严格自花授粉作物,轮回群体可能有其自身特点。宋启建等^[13]研究熟期选择对大豆轮回群体质量、数量性状及不育率的影响,结果表明,熟期选择对质量性状和不育率无明显影响,而影响数量性状的平均数及变异数,晚熟群体生物量、产量及其构成性状的平均数、变异数较早熟群体大。而本研究结果也证明了熟期选择对粒重和株高有显著影响,而对遗传多样性无显著影响。这可能有两个原因:1. 针对特定性状的定向选择不足以在基因组水平上产生明显影响;2. 轮回群体内基因间重组频率高,等位变异在群体内分布均匀度好。本研究中无论是熟期、株高和百粒重定向选择,均对遗传变异无显著影响。表明轮回群体遗传多样性不随育种选择迅速降低,有利于保持轮回群体遗传基础。为了在长期轮选过程中保持群体遗传多样性,可在每轮适当增加亲本。

本研究通过定向选择,群体中有 16 个 QTL 等位基因位点频率发生显著变化,不同定向选择群体发生显著变化的等位基因位点不同。在熟期定向选择群体中 13 个基因位点频率发生显著变化(表 3),由此可以推断,这些基因位点可能与熟期基因紧密连锁, Lee 等^[22]、Sebolt 等^[23]与 Wang 等^[24]、Specht 等^[25]分别证明了其中的 Satt197、Satt239、Satt243 与熟期基因连锁。株高定向选择群体中 2

个显著等位变异频率 QTL 位点,其中 Satt307 位点被 Orf 等^[26]证实与株高基因连锁。粒重定向选择群体中的 4 个显著等位变异频率 QTL 位点,其中 Satt012^[25-28]、Satt431^[25]、Satt002^[29]三个位点被证实与粒重基因连锁。另外,Satt002 在熟期、株高和粒重群体中的等位变异频率都达到了显著,说明此位点有可能与这 3 个性状都有相关性。

4 结 论

对大豆 ms1 轮回群体定向改良,在显著改变目标性状的同时,熟期、株高和百粒重等相关农艺性状的表现值及群体分布频率随之发生改变,部分等位基因变异频率也发生不同程度的变化;对群体遗传结构和遗传多样性指数影响较小。通过加入新的种质,可以保持定向改良群体遗传基础。

参考文献

- [1] 盖钧镒,赵团结,崔长林,等. 中国 1923-1995 年育成的 651 个大豆品种的遗传基础[J]. 中国油料作物学报, 1998, 20(1): 17-23. (Gai J Y, Zhao T J, Cui C L, et al. The genetic base for 651 soybean cultivars released during 1923-1995 in China[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1998, 20(1): 17-23.)
- [2] Tanksley S D, McCouch S R. Seed banks and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild[J]. Science, 1997, 227(22): 1063-1066.
- [3] Hyten L, Song Q J, Zhu Y L. Impacts of genetic bottlenecks on soybean genome diversity[J]. PNAS, 2006, 103: 16666-16671.
- [4] 盖钧镒,赵团结. 中国大豆育种的核心祖先亲本分析[J]. 南京农业大学学报, 2001, 24(2): 20-23. (Gai J Y, Zhao T J. The core ancestors of soybean cultivars in China[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2001, 24(2): 20-23.)
- [5] Gizlice Ziya, Carter T E J R, Burton J W. Genetic base for north American public soybean cultivars released between 1947-1988 [J]. Crop Science, 1994, 34: 1143-1151.
- [6] Colkert T R, Darrah L L, Zuber M S. Effect of recurrent selection for stalk crushing strength on agronomic characteristics and soluble solids in maize[J]. Crop Science, 1984, 24: 473-478.
- [7] 高庆荣,孙兰珍,刘保申,等. K、V 型小麦雄性不育恢复系轮回选择的研究 I. 轮选群体的育性分离及性状表现[J]. 麦类作物学报, 2001, 21(1): 21-24. (Gao Q R, Sun L Z, Liu B S, et al. Study on recurrent selection for breeding restorer of K, V-cytoplasm male-sterility in wheat I. Performance of the fertility and its characters in recurrent selection population[J]. Journal of Triticeae Crops, 2001, 21(1): 21-24.)
- [8] 吴长明,傅秀林,金京花. 粳稻轮回选择育种方法的研究[J]. 吉林农业科学, 1994, 4(3): 14-18. (Wu C M, Fu X L, Jin J H. Study on breeding method of recurrent selection in japonica rice [J]. Jilin Agricultural Sciences, 1994, 4(3): 14-18.)

- [9] Kenworthy W J, Brim C A. Recurrent selection in soybeans I. Seed yield[J]. *Crop Science*, 1979, 19: 315-318.
- [10] Miller J E, Fehr W R. Direct and indirect recurrent selection for protein in soybeans[J]. *Crop Science*, 1979, 19: 101-106.
- [11] Burton J W, Brim C A. Recurrent selection in soybeans III. Selection for increased percent oil in seeds[J]. *Crop Science*, 1981, 21: 31-34.
- [12] 盖钧镒, Fehr W R. 大豆产量轮回选择主要农艺性状的遗传响应[J]. *作物学报*, 1985, 11(4):236-242. (Gai J Y, Fehr W R. Genetic effects of main agronomy characteristics of soybean yield recurrent selection[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1985, 11(4):236-242.)
- [13] 宋启建, 吴天侠, 盖钧镒. 熟期选择对大豆轮回群体质量、数量性状及不育率的影响[J]. *中国农业科学*, 1996, 29(3):49-54. (Song Q J, Wu T X, Gai J Y. Effect of maturity selection in a soybean recurrent population on morphological and agronomic traits and ratio of male-sterile plants[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1996, 29(3):49-54.)
- [14] 赵双进, 张孟臣, 蒋春志, 等. 大豆 ms1 轮回群体品质改良效应与分离特性研究[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(12):2422-2427. (Zhao S J, Zhang M C, Jiang C Z, et al. Study on quality improvement effect and separate character of soybean male sterile (ms1) recurrent selection population[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(12):2422-2427.)
- [15] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C. A new integrated genetic linkage map of the soybean[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 122-128.
- [16] 盖钧镒. 植物种质群体遗传结构改变的测度[J]. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(1):1-8. (Gai J Y. Indicators related to genetic structure changes of plant qermplasm population[J]. *Journal of Plant Genetic*, 2005, 6(1):1-8.)
- [17] 李英慧, 刘燕, 关荣霞. “十五”大豆创新种质和 1963-1995 年间育成品种的 SSR 遗传结构及遗传多样性分析[J]. *作物学报*, 2007, 33(10):1630-1636. (Genetic structure and diversity of both Enhanced germplasm developed during 10th five-year plan and modern cultivars released during 1963-1995 in China[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(10):1630-1636.)
- [18] 杨春燕, 闫龙, 张孟臣. 河北省大豆地方品种遗传基础[J]. *植物遗传资源学报*, 2009, 10(4):560-565. (Yang C Y, Yan L, Zhang M C. Genetic basic of landrace soybean in Hebei[J]. *Journal of Plant Genetic*, 2009, 10(4):560-565.)
- [19] 黄素华, 滕文涛, 王玉娟, 等. 利用 SSR 标记分析玉米轮回选择群体的遗传多样性[J]. *遗传学报*, 2004, 31(1):73-80. (Huang S H, Teng W T, Wang Y J, et al. Genetic diversity analysis of maize recurrent selection populations by SSR marker[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31(1):73-80.)
- [20] Sumarno, Fehr W R. Response to recurrent selection for yield in soybeans[J]. *Crop Science*, 1982, 22(2):295-299.
- [21] 朱成松, 顾和平, 盖钧镒. 大豆产量轮回选择的初步研究[J]. *江苏农业科学*, 1998(2):80-84. (Zhu C S, Gu H P, Gai J Y. A Preliminary study on recurrent selection for yield in soybeans[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 1998, 14(2):80-84.)
- [22] Lee S H, Bailey M A, Mian M A R, et al. Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations[J]. *Crop Science*, 1996, 36: 728-734.
- [23] Sebolt A M, Shoemaker R C, et al. Analysis of a quantitative trait locus allele from wild soybean that increases seed protein concentration in soybean[J]. *Crop Science*, 2000, 40: 1438-1444.
- [24] Wang D G, Graef G L, Procopiuk A M, et al. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 458-467.
- [25] Specht J E, Chase K, Macrander M, et al. Soybean response to water: A QTL analysis of drought tolerance[J]. *Crop Science*, 2001, 41: 493-509.
- [26] Orf J H, Chase K, Jarvik T, et al. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations[J]. *Crop Science*, 1999, 39: 1642-1651.
- [27] Maughan P J, Maroof M A S, Buss G R, et al. Molecular-marker analysis of seed-weight: genomic locations, gene action, and evidence for orthologous evolution among three legume species[J]. *Theoretical Applied Genetics*, 1996, 93: 574-579.
- [28] Hyten D L, Pantalone V R, Sams C E, et al. Seed quality QTL in a prominent soybean population[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109:552-561.
- [29] Panthee D R, Pantalone V R, West D R, et al. Quantitative trait loci for seed protein and oil concentration, and seed size in soybean[J]. *Crop Science*, 2005, 45(5):2015-2022.