

2014 年大豆分子标记的研究进展

王 艳,李文滨

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

**摘 要:**随着功能基因组学和高通量测序技术的发展和应用,以分子标记辅助选择育种和转基因育种为主要手段的生物育种技术得到了更加广泛的关注和应用。特别是随着分子标记技术手段的进步,分子标记和 QTL 研究越来越趋向于高通量、功能性标记开发、QTL 精细定位以及新分析方法的应用等方面,缩短了大豆的育种年限,提高了大豆的选择效率,加快了大豆的育种进程。因此,文章将就 2014 年国内外大豆分子标记的研究进展做一综述,并简要预测其发展趋势。

**关键词:**大豆;分子标记;抗病育种;QTL;精细定位

**中图分类号:**S565. 1      **文献标识码:**A      **DOI:**10. 11861/j. issn. 1000-9841. 2015. 05. 1066

Advance of Soybean Molecular Markers in 2014

WANG Yan, LI Wen-bin

(Agronomy College of Northeast Agricultural University/ Key Laboratory of Soybean Biology in Chinese Ministry of Education/Key Laboratory of Soybean Biology and Breeding/ Genetics of Chinese Agriculture Ministry, Harbin 150030, China)

**Abstract:** With the development and application of functional genomics and high-throughput sequencing technology, biological breeding has been paid more focus and widely used in soybean breeding approaches. Especially, molecular markers and QTL studies tend to exploit new high-throughput and functional markers, QTL fine mapping and application of new analytical methods, shortening the soybean breeding period, improving the selection efficiency, and speeding up the soybean breeding progress. Therefore, the objective of this study is to review the technological development and its application of molecular markers in 2014 and make a brief forecast about the developmental trend in future.

**Keywords:** Soybean; Molecular Markers; Breeding for disease resistance; QTL; Fine mapping

大豆(*Glycine max* L. Merr.)起源于中国,在我国栽培利用的历史有4 700多年,它既可作为重要的植物油和蛋白来源,又可用作动物饲料和工业生产原材料。大豆产业的快速发展可以有效改善饮食结构、发展有机农业,为农业的可持续发展提供有力支持。据统计自 20 世纪 20 年代以来,通过常规育种的方法培育出了近1 500个大豆品种,在保障中国大豆消费需求等方面起了重要的作用。然而,目前我国大豆产量低于世界平均水平,品质不及美洲大豆,导致大豆进口量急剧增加,进而使我国成为世界上最大的大豆进口国。由于传统育种方法在提高大豆产量、改善品质、增强抗病性等方面存在选择效率低、育种周期长和成本高等缺点,因此迫切需要对传统大豆育种技术进行改良,即利用高效的分子辅助选择技术将传统的表型选择育种向更加准确、高效的基因型选择分子育种方向转变。

近年来植物生物技术的迅猛发展和应用对作

物遗传育种产生了极其深远的影响,特别是随着 DNA 分子标记的出现及发展,极大地推动了育种事业的发展。DNA 分子标记是 DNA 水平上遗传多态性的直接反映,具有分布均匀、稳定性好等特点。分子标记辅助选择技术克服了常规育种方法周期长、预见性差、选择效率低的局限性,为实现基因型的直接选择提供了可能,已被广泛应用于大豆的遗传多样性研究、遗传图谱的构建、数量性状基因分析和分子标记辅助选择等各个方面,加快了大豆的育种进程。本研究通过综述 2014 年国内外大豆分子标记的研究进展,结合目前的研究现状对大豆分子标记的应用前景进行展望,为大豆育种工作者提供有益的启示。

1 大豆分子标记的国际研究进展

利用分子标记开展作物重要性状的基因定位是分子育种的重要基础之一,而分子标记的开发则

收稿日期:2015-03-21

基金项目:国家大豆遗传改良工程项目(2015ZX08004);国家高技术发展研究计划“863 计划”(2012AA101106-1-9,2013AA102602-3);国家自然科学基金(31201227,31301339);国家“十二五”科技支撑计划(2011BAD35B06,2014BAD22B00);现代农业产业技术体系(CARS-04-PS04);中国博士后项目(20110491024);黑龙江省博士后项目(LBH11220, LBH-TZ1210);教育部博士点项目(20122325120012)。

第一作者简介:王艳(1986-),男,博士,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: wy11544@126. com。

通讯作者:李文滨(1958-),男,教授,博导,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: wenbinli@neau. edu. cn。

是分子育种基础中的基础。分子标记辅助育种作为大豆育种的重要手段之一,在提高育种效率,选育抗病、优质、高产品种等发面发挥着重要的作用。

1.1 DNA 分子标记技术的发展动态

功能基因组学的发展使 DNA 分子标记逐步向功能性标记过渡,特别是高通量测序技术 (high-throughput sequencing) 的出现,不仅使从全基因组水平和转录组水平上分析决定表型性状的基因成为可能,而且使挖掘高通量的功能性分子标记或单倍型成为现实。虽然经典的 SSR 分子标记仍然是目前分子辅助育种的有力工具,但作为第三代分子标记技术的单核苷酸多态性标记 (single nucleotide polymorphism, SNP) 由于其高密度、分布广、稳定性强、易实现自动化等优点,已经成为目前最具发展潜力的分子标记。

2014 年 7 月 10 日,来自香港中文大学、深圳华大基因研究院等单位的科研人员利用高通量的重测序技术完成了对野生大豆 W05 的全基因组测序工作,通过对野生大豆重要农业性状关联基因进行研究,进而发现了新的耐盐基因,为揭示野生大豆的遗传信息,加速大豆种质资源改良,推动农业育种进程奠定了重要的遗传学基础<sup>[1]</sup>。2014 年 9 月 14 日,中国农业科学院作物科学研究所等单位在国际著名学术期刊 Nature Biotechnology 发表了关于野生大豆资源研究的最新成果,利用测序技术在国际上率先构建和分析了一年生野生大豆的泛基因组,在阐明大豆种内/种间结构变异方面取得了突破,为大豆种质资源的保护、开发、利用和拓宽大豆育成品种遗传基础、推进大豆新品种培育进程提供信息资源,同时为作物种质资源研究和利用提供了新的方法和启示<sup>[2]</sup>。利用全基因组重测序 (Re-seq) 技术,Chung 等<sup>[3]</sup>对 10 个栽培大豆和 6 个野生大豆进行了分析,根据获得的 387 万个高质量 SNP 数据,在栽培大豆中识别出 206 个驯化相关的候选区间,对于今后识别大豆重要农艺性状相关的基因具有重要的应用价值。利用转录组测序 (RNA-seq) 技术,Goettel 等<sup>[4]</sup>对 9 个籽粒中油分含量显著差异的大豆品种进行了分析,研究发现 69 338 个不同转录组在大豆籽粒中得到了表达,共识别出 8 037 个转录表达多态性和 50 485 个转录序列多态性,研究证实 FAD2-1A 基因缺乏活性和 FAB2C 基因的编码序列存在非同义 SNP 突变,都会增加油酸和硬脂酸在大豆 M23 和 FAM94-41 中的含量。

相对于在基因组范围内大规模开发标记,基于功能基因或 QTL 本身及其侧翼序列开发的分子标记对于分子辅助育种实践来说更具针对性,目前全

基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS) 在 QTL 精细定位、候选基因挖掘和功能标记开发等方面得到了广泛的应用。Hwang 等<sup>[5]</sup>利用 GWAS 对 298 个大豆种质的蛋白和油分含量进行了分析,识别出 40 个与籽粒蛋白含量显著相关的 SNPs,同时识别出 25 个与大豆籽粒油分含量相关的 SNPs,有 7 个 SNP 同时与蛋白和油分含量显著相关。

1.2 大豆遗传图谱构建的研究进展

目前,新一代高通量测序技术大大地推动了大豆遗传图谱加密及 QTL 挖掘工作。Liu 等<sup>[6]</sup>针对下一代测序技术 (next-generation sequencing, NGS) 产生的高通量数据,利用 HighMap 的方法构建和分析了如何利用高通量测序数据构建高密度遗传图谱的策略。Qi 等<sup>[7]</sup>对大豆 Dongnong 594 和 Charleston 及其衍生的重组自交系 (RILs) 材料进行了简化基因组测序 (SLAF-seq),在 164 197 个高质量的 SLAFs 中有 12 577 个 SLAFs 具有多态性,利用其中的 5 308 个多态性的标记构建了一张总长度为 2 655.68 cM,平均长度为 0.5 cM 的高密度遗传图谱。此外,利用关联作图的方法进行 QTL 分析也有较广泛的应用,Hu 等<sup>[8]</sup>对 113 个野生大豆进行了关联作图,构建了一张包含 85 个 SSR 标记的关联图谱,识别出 18 个产量相关的 QTL 位点,其中 2 个 SSR 标记 (sct\_010 和 sat316) 与单株产量相关且在多个环境下稳定存在。Zhang 等<sup>[9]</sup>对 257 个栽培大豆进行了耐盐性的上位关联作图,构建了一张包含 135 个 SSR 标记的上位关联图谱,共识别出 83 个与环境互作的耐盐 QTLs。

1.3 大豆抗病虫性状的 QTL 分析

2014 年国外大豆抗病虫 QTL 分析的研究较少,但是随着测序技术的发展,很多研究正在向精细定位方向发展,特别是在挖掘抗大豆疫霉根腐病 QTL 方面表现得较为突出。

1.3.1 大豆疫霉根腐病 大豆疫霉根腐病 (Phytophthora root rot, PRR) 是由大豆疫霉 (Phytophthora sojae) 引起的一种大豆毁灭性病害,能在大豆的任何生育期进行侵染并造成危害。前人的研究报道证实,单基因 (Rps 基因) 介导的抗疫霉根腐病应答能对部分疫霉菌产生抗性。Sun 等在<sup>[10]</sup>18 号染色体上的 BARC-SOYSSR\_18\_1859 和 SSRG60752K 之间定位出一个新的抗疫霉根腐病主效基因 RpsJS。Sun 等<sup>[11]</sup>利用关联作图的方法识别出 4 个 PRR 抗性 SSR 等位,该研究对于明确 PRR 抗性遗传基因和利用分子标记辅助选择抗 PRR 大豆新品种具有重要意义。Lee 等<sup>[12]</sup>对 6 个大豆巢式异质群体材料进

行了疫霉根腐病抗性 QTL 分析,共识别出 16 个抗性 QTL,其中位于 18 号染色体上的一个主效 QTL 能够解释 10%~45% 的表型变异。

**1.3.2 大豆胞囊线虫病** 大豆胞囊线虫病(soybean cyst nematode,SCN)是危害大豆最严重的病害之一,具有分布广、危害重、难防治的特点,给大豆产量造成了极大的损失。研究实践证明控制 SCN 最有效的方法是种植抗病品种,而利用分子标记辅助选择育种是一种新的育种途径。精细定位新的 SCN 抗性 QTL 能够在大豆分子标记辅助育种提供有用的信息,并为最终克隆 QTL 下的抗性基因提供有效的依据。Jiao 等<sup>[13]</sup>分析了对大豆 SCN 的 HG 类型有广泛抗性的 PI 437655 的抗病性,在 18 和 20 号染色体上分别识别出一个抗性 QTL,并且通过重测序技术分析了 PI 437655 和 PI 88788 在 Rhg1 位点附近的拷贝数变异(CNV),该研究证实 PI 437655 可以作为一个很好的 SCN 抗病性大豆种质资源用于今后的分子标记辅助选择中。

**1.3.3 大豆猝死综合症** 大豆猝死综合症(sudden death syndrome,SDS)是近年来频繁在大豆上发生的一种由镰刀菌(*Fusarium virguliforme*)引起的土传病害,对大豆幼苗的危害性较大。Wen 等<sup>[14]</sup>利用 GWAS 的方法构建了 2 张分别包含 52 041 和 5 361 个 SNP 的关联图谱,共定位出 20 个抗性 QTL,其中一个显著抗性 QTL 位于以前报道过的 SDS 抗性基因 Rfs2(*GmRLK18-1*)附近,而且在此位点内发现了一个与 SDS 抗性显著相关的 SNP 突变。

**1.3.4 大豆斜纹夜蛾** 大豆斜纹夜蛾(Common cutworm,CCW;*Spodoptera litura* Fabricius)是严重危害大豆的重要害虫之一,给大豆产量造成了严重的损失。Kim 等<sup>[15]</sup>研究了大豆 CCW 的排趋性和抗生性的抗性遗传机制,以幼虫体重(LW)和蛹重(PW)为抗性指标,识别出 6 对加性 QTL 和 3 对上位性 QTL,其中 1 个 QTL(*qCCW10\_1*)同时表现出对 CCW 的排趋性和抗生性,而 *qCCW6\_1*,*qCCW10\_1* 和 *qCCW12\_2* 对 CCW 的抗生性有主要贡献,*qCCW10\_1*,*qCCW10\_2* 和 *qCCW12\_1* 则对 CCW 的排趋性有主要贡献。

**1.3.5 大豆蚜虫** 大豆蚜(*Aphis glycines* Matsumura,SA)作为大豆产区的主要害虫之一,严重危害大豆的生长发育和产量及品质形成。目前,从已知的抗蚜大豆品系中,至少发现了 4 个抗蚜基因(*Rag1*,*Rag2*,*Rag3* 和 *rag4*)。Kim 等通过优选试验发现在 323 个 F<sub>2</sub> 群体中对 SA 类型 1 的抗性基因受 7 号染色体上的 *Rag1* 基因控制,而对 SA 类型 2 的抗性基因则受 13 号染色体上的 *Rag2* 基因控制;当利用整

合了 *Rag1* 和 *Rag2* 的 134 个 F<sub>3</sub> 进行 SA 测验时,*Rag2* 区域和一个与 *Rag1* 和 *Rag2* 互作的区域表现出显著的抗性,这 2 个 SA 抗性位点对今后大豆 SA 抗性资源多样性及分子辅助选择将十分有益<sup>[16]</sup>。

#### 1.4 大豆产量及品质性状的 QTL 分析

产量和品质是大豆重要的育种目标,然而大豆产量和品质属于复杂的数量性状,受多基因和环境影响。产量相对偏低是目前制约大豆发展的最为紧迫的问题,而提高大豆单产,改良大豆品质,获得稳定的 QTLs,实现分子标记辅助育种,必须依靠多年多点试验和理想的遗传模型。大豆单粒重(single seed weight,SSW)是决定大豆籽粒产量和豆制品的一个关键性因素,Kato 等<sup>[17]</sup>识别出一个在多个环境和遗传背景下稳定遗传的单粒重 QTL 位点(*qSw17-1*),该位点位于 17 号染色体上的 *Sat\_284* 和 *Sat\_292* 之间,能够解释 9.4%~20.9% 的表型变异。Che 等<sup>[18]</sup>分析了 7 个环境下决定大豆产量的籽粒长和籽粒宽 QTL 及上位效应和 QTL 与环境互作效应,识别出 7 个籽粒长 QTL 和 7 个籽粒宽 QTL。为了精细定位之前报道过的位于 6 号染色体上 *Satt640*~*Satt422* 之间的大豆籽粒大小 QTL,Xie 等<sup>[19]</sup>利用 504 个由 *Lishuizhongzihuang* 和 *Nannong493-1* 杂交衍生的 F<sub>7,8</sub> 及 265 个大豆品种对籽粒大小进行精细定位,共识别出 8 个候选基因。Yan 等<sup>[20]</sup>定位出 7 个大豆粒重 QTL 位点,并用其它 6 个群体对与 *Satt114* 连锁的 QTL(*qSWT\_13\_1*)进行了验证。Wang 等<sup>[21]</sup>利用野生大豆和栽培大豆杂交产生的回交导入系群体,共识别出 17 个籽粒性状相关的 QTL。分支数和荚数是影响大豆产量的重要因素,对于改良栽培大豆潜在产量有重要意义,He 等<sup>[22]</sup>定位出 8 个与分支数和 8 个与单株荚数相关的且在多个环境下稳定存在的 QTL。固氮能力是影响大豆产量的重要因素之一,Hwang 等<sup>[23]</sup>利用复合区间作图法(composite interval mapping method,CIM)定位出 8 个根瘤数 QTL 和 6 个根瘤重 QTL,多区间作图法(multiple interval mapping,MIM)定位出 2 个根瘤数 QTL 和 1 个根瘤重 QTL。炸荚是大豆成熟过程中出现的一种现象,严重影响大豆的产量,Dong 等<sup>[24]</sup>精细定位出一个控制大豆炸荚性状的位点 *SHAT1-5*,并对其功能进行了分析。

2014 年大豆品质性状的 QTL 定位多集中于蛋白、油分、异黄酮、脂肪酸含量等方面的研究。Yan 等<sup>[25]</sup>定位出 5 个控制籽粒蛋白质含量的 QTL,其中 3 个 QTL 在两个群体中均能检测出来。Qi 等<sup>[26]</sup>分析了大豆蛋白质含量在 7 个环境下的加性主效应、上位主效应及其与环境的互作效应,共定位出 43 个

蛋白质含量 QTL, 其中 2 个 QTL 在多个环境下稳定存在。Akond 等<sup>[27]</sup> 将通过 SoySNP6K 获得的 5 376 个 SNP 进行复合区间作图, 共定位出 1 个蛋白含量 QTL, 11 个油分含量 QTL 和 16 个主要脂肪酸成分 QTL。大豆水溶性蛋白含量 (Water soluble protein content, SPC) 在大豆食品蛋白中具有重要的功能。Zhang 等<sup>[28]</sup> 利用 1 536 个 SNP 和 232 个单倍型对 192 个大豆品种的蛋白质含量 (PC) 和 SPC 进行了关联作图, 检测出 4 个主效 SPC 特异位点。Wang 等<sup>[29]</sup> 研究发现大豆储藏蛋白  $\beta$  亚基受单个主效 QTL (qBSC-1) 控制, 将其定位在 20 号染色体上的 11.9 cM 处, 进一步将其精细定位在 BARCSOYSSR\_20\_0997 和 BARCSOYSSR\_20\_0910 之间的 2.5 cM 处, 在该区间内存在 2 个  $\beta$  亚基编码基因 (CG4) 拷贝, 并成功开发了一个 InDel 标记。大豆蛋白质中的含硫氨基酸 (半胱氨酸和甲硫氨酸) 是限制大豆粉作为动物饲料的重要影响因素, Wang 等<sup>[30]</sup> 对不同环境下的半胱氨酸和甲硫氨酸含量进行了评价, 共定位出 8 个同时与两种氨基酸含量相关的 QTL。Ramamurthy 等<sup>[31]</sup> 定位出 40 个与 18 个分别与半胱氨酸和甲硫氨酸含量相关的 QTL 位点, 并对 QTL 区间内的潜在候选基因进行了分析。Qi 等<sup>[32]</sup> 分析了大豆在 17 个环境条件下的油分含量 QTL, QTL 的加性效应、上位性效应及其与环境的互作效应, 其中 8 个 QTL 在 17 个环境条件下均表现出较好的稳定性。Wang 等<sup>[33]</sup> 定位出 15 个与 3 种不饱和脂肪酸含量相关且至少在 2 个环境下稳定存在的 QTL, 同时发现 QTL 与环境之间存在着显著的互作效应。Ha 等<sup>[34]</sup> 定位出 9 个 Alpha-亚麻酸含量相关 QTL, 其中 5 个 QTL 在 2 个环境下可以用不同方法检测出来。Cardinal 等<sup>[35]</sup> 对低棕榈酸的 *fap1* 突变体进行基因组分析, 共定位出 2 个与 16:0 含量相关的主效 QTL, 并证实 *fap1* 的表型改变是由于存在于 GmKASIII A 基因中的一个 SNP 的改变所造成的。Akond 等<sup>[36]</sup> 定位出 3 个与大豆籽粒异黄酮含量相关的 QTL, 其中 1 个 QTL 与大豆黄酮含量相关, 2 个 QTL 与黄豆黄酮含量相关。Zhang 等<sup>[37]</sup> 定位出 21 个大豆籽粒异黄酮含量相关 QTL, 其中 QDGeG1IC4\_1 和 QDGeG1IC12\_1 是两个首次发现的新位点。Wang 等<sup>[38]</sup> 对大豆籽粒异黄酮合成相关基因 PAL, CHS, IFS 和 F3H 基因进行了 eQTL 分析, 共定位出 33 个 eQTL, 并在与 QTL 重叠的 eQTL 区间内挖掘出 11 个潜在的候选基因。Smallwood 等<sup>[39]</sup> 定位出 21 个大豆籽粒异黄酮含量 QTL, 其中 12 个 QTL 位点与以前报道过的位点一致。Zeng 等<sup>[40]</sup> 对大豆籽粒中的蔗糖含量进行了 QTL 分析, 共识别出 3 个分别

位于 5 号、9 号和 16 号染色体上的蔗糖含量相关 QTL。

### 1.5 大豆抗逆性状的 QTL 分析

缺铁失绿 (Iron-deficiency chlorosis, IDC) 是大豆种植于石灰岩质土壤后产生的一种症状, 严重影响大豆产量甚至造成植株死亡。Mamidi 等<sup>[41]</sup> 对该性状进行了 GWAS, 共定位出 8 个缺铁失绿主效 QTL, 研究发现 FRE1 基因可能是潜在的候选基因; 同时定位到一个编码合成烟酰胺合酶的基因和抗病基因, 认为可能是由于细菌与大豆共同竞争铁离子进而导致大豆缺铁失绿。Zhang 等<sup>[42]</sup> 将大豆耐低磷基因 GmACPI 定位在 Sat\_233 与 BARC-039899-07603 之间的 250 kb 之内, 该基因在大豆发状根中的过表达可以显著提高其磷利用效率。Abdel-Haleem 等<sup>[43]</sup> 定位出 2 个耐铝主效 QTL (qAL\_HIAL\_08 和 qAL\_PC\_08) 和 6 个柠檬酸合成酶同系物基因, 其中将 Glyma08g42400-SNP 开发成为一个探针检测位点。Yang 等<sup>[44]</sup> 对不同环境条件下的大豆耐旱指标 QTL 及其上位效应进行了分析, 发现 6 个 QTL 存在加性及其与环境互作效应, 3 对 QTL 存在加性与上位效应及上位与环境互作效应。高温环境容易造成填充期大豆籽粒出现不渗透性种皮而延缓种子发芽甚至造成种子不发芽, Kebede 等<sup>[45]</sup> 以具有籽粒种皮不渗透性的大豆 PI594619 与种皮渗透性大豆杂交衍生的  $F_2$  和  $F_{2:3}$  为材料, 遗传分析显示来源于 PI594619 的种皮不渗透性受一个主效基因控制, 并将其定位在 Sat\_202 和 Satt459 之间。平流层中臭氧的消耗会增加地球表面的紫外辐射 (UV-B, 280 ~ 320 nm) 进而显著影响植物的生物学效应, Shim 等<sup>[46]</sup> 在 19 号染色体上的 Satt495 和 Satt238 之间定位出一个主效抗 UV-B 的 QTL 位点, 能够解释 10.76% ~ 32.8% 的表型变异。

### 1.6 大豆生育性状的 QTL 分析

大豆的生育时期, 对于在不同生态环境下的大豆适应性及其重要。Langewisch 等<sup>[47]</sup> 利用新开发的软件 (SNPViz) 分析了 72 个大豆品种主要成熟期基因 (*E1*, *E2*, *E3* 和 *E4*) 和茎生长基因 (*Dt1*) 序列信息及其单倍型, 明确了每一个基因在已知致病突变范围内的可能等位变异。Wang 等<sup>[48]</sup> 对大豆生殖生长期 (RP) 与营养生长期 (VP) 的比率 (R/V) 进行了 QTL 分析, 其中在 C2 染色体上发现一个与 R/V 相关的主效 QTL (qR/V-1)。Liang 等<sup>[49]</sup> 对大豆苗期的根部性状进行了混合线性遗传分析和复合区间作图, 共定位出 24 个与不同根部性状相关的 QTL。为了明确未成熟大豆籽粒中各基因的表达情况, Bolon 等<sup>[50]</sup> 利用遗传基因组的方法识别出在大

豆籽粒中特异表达的 eQTL,明确了在未成熟大豆籽粒中上调表达的基因,构建了基因与 eQTL 互作网络并识别出潜在的候选调控基因。Ping 等<sup>[51]</sup>通过图位克隆的方法识别出一个控制大豆茎生长的基因 *Dt2*,并对该基因进行了功能分析。

## 2 大豆分子标记的国内研究进展

### 2.1 功能分子标记的开发及应用

曲忠诚<sup>[52]</sup>利用 SSR 分子标记对 5 个大豆品种进行聚丙烯酰胺凝胶电泳带型分析,达到了对大豆原原种的提纯。任海红等<sup>[53]</sup>对 48 份大豆材料进行了 SSR 分子标记带型分析,筛选出 3 个与大粒相关的实用性分子标记。杨凯敏等<sup>[54]</sup>利用 59 个 SSR 标记对 90 份大豆种质资源进行多态性扫描和群体遗传多样性分析,并将其与 18 个农艺性状进行关联分析,共检测出 154 个等位变异。张春宝等<sup>[55]</sup>利用 12 对 SRAP 标记对 20 份大豆材料进行了遗传多样性分析,研究表明 SRAP 分子标记技术能有效地分析大豆材料的遗传多样性和亲缘关系。

### 2.2 大豆遗传图谱构建的研究进展

作图群体是研究数量性状的必要条件,也是构建遗传连锁图谱的基础。李海燕等<sup>[56]</sup>构建了一张包含 136 个 SSR 标记的遗传图谱,分子标记间距平均为 50.01 cM,定位出 28 个与大豆维生素 E 含量相关的 QTL,并筛选出 11 个高维生素 E 含量的大豆品系。邹筱等构建了一张包含 131 个 SSR 分子标记的遗传连锁图谱,图谱总长为 2 157.3 cM,平均遗传距离为 16.5 cM,共检测出 26 个与 5 种脂肪酸组分相关的 QTL<sup>[57]</sup>。

### 2.3 大豆抗病虫性状的 QTL 分析

2014 年国内大豆抗病虫性状的 QTL 研究相对较少,但对某些常见大豆病虫害抗性 QTL 的研究仍有一定进展。

2.3.1 大豆胞囊线虫病 马岩松等<sup>[58]</sup>采用人工接种鉴定和抗病基因型鉴定相结合的方法,探讨了抗性标记在不同分离世代的鉴定效率。安咏梅等<sup>[59]</sup>对大豆胞囊线虫 3 号生理小种的抗性 QTL 进行了分析,Satt309 和 Satt082 表现出良好的多态性,并且通过聚类分析将所有供试材料分成 3 大类。袁翠萍等<sup>[60]</sup>分析了 25 份抗 SCN 野生大豆种质的遗传多样性及其与 8 份国内外栽培大豆抗源间的遗传关系,共鉴定出 516 个 SSR 等位变异,其中稀有等位变异 232 个。

2.3.2 大豆花叶病毒病 由大豆花叶病毒(soybeanmosaicvirus,SMV)引起的大豆花叶病毒病,是大豆生产上的一种世界性病害,严重地影响了大豆的

产量和品质。韩英鹏等<sup>[61]</sup>通过与 SMV 抗性相关的 SSR 标记 Satt114 对 30 份大豆种质进行分子辅助鉴定,共发现 10 个抗 SMV 的种质,经摩擦接种法表型验证发现其中 9 个种质表现为抗病,即分子辅助鉴定的准确性为 90%。

2.3.3 大豆疫霉根腐病 大豆疫霉根腐病(PRR)的种质相对较少,PRR 是我国大豆主产区危害较重的一种病害,种植抗病品种是防治 PRR 最经济有效的措施之一。韩英鹏等<sup>[61]</sup>利用与 PRR 相关的 SSR 标记对 30 份大豆种质进行分子辅助鉴定,共检测到多个抗 PRR 的 QTL,并利用菌土法盆栽验证了种质的抗病性,结果表明拥有 0~1 个抗 PRR 的 QTL 时,大豆种质的病害损失率平均为 94%,拥有 2~3 个抗 PRR 的 QTL 时,大豆种质的病害损失率平均为 77.82%,而拥有 4~5 个抗 PRR 的 QTL 时,大豆种质的病害损失率平均为 36.70%。

### 2.4 大豆产量及品质性状的 QTL 分析

在大豆产量性状的 QTL 分析方面,洪雪娟等<sup>[62]</sup>以 Peking×7605 组合分别在济南和南京衍生的重组自交系群体 JN(RN) P7 和 NJ(RN) P7 为材料,对大豆五个产量相关性状进行 QTL 分析,在 JN(RN)P7 群体共检测到 25 个产量相关 QTL,而在 NJ(RN)P7 群体中共定位 44 个产量相关 QTL。姚丹等<sup>[63]</sup>对大豆主要产量性状进行了 QTL 分析,共检测到 19 个显著的加性效应 QTL。陈庆山等<sup>[64]</sup>利用野生大豆与栽培大豆回交产生的高世代(BC3)染色体片段代换系进行 QTL 分析,共检测到 25 个百粒重相关的 SSR 位点。杨胜先等<sup>[65]</sup>利用 GWAS 检测分别与株高、分枝数、主茎节数、茎粗和单株荚数等性状相关的 QTL,其中 18 个主效 QTL 与前人鉴定的 QTL 位置一致或紧密连锁,并发掘了一批优异等位基因及携带优异等位基因的载体材料。

关于大豆品质性状的 QTL 分析,2014 年的研究报道主要集中在蛋白、油分等方面。陈强等<sup>[66]</sup>定位出 22 个与蛋白质含量相关的 QTL,并挖掘了 QTL 中包含的优异基因。马占洲等<sup>[67]</sup>利用 BC 群体在 9 条染色体上共定位出 16 个与蛋白质含量相关的 QTL。王琳琳等<sup>[68]</sup>对多环境下的大豆蛋白质含量 QTL 进行了分析,利用复合区间作图法检测 2 个 QTL,利用混合区间作图法检测到 2 对上位性 QTL。邱红梅等<sup>[69]</sup>通过 BioMercator 2.1 软件将 113 个含硫氨基酸合成途径酶基因及 33 个含硫氨基酸 QTL 整合到遗传图谱 Consensus Map 4.0 上,筛选出 16 个与含硫氨基酸合成相关的候选基因,通过生物信息学分析后鉴定出 12 个相关酶基因。侯萌等<sup>[70]</sup>定位到 9 个蛋白质相关 QTL 和 11 个油分相关 QTL,

并发现 3 对蛋白质含量相关的上位性效应 QTL 和 4 对油分含量相关的上位性 QTL。沈岩茹等<sup>[71]</sup>定位出 4 个在多环境下稳定的大豆油分 QTL,为大豆油分相关性状的分子辅助育种提供了理论依据。苗兴芬等<sup>[72]</sup>检测到 7 个油分含量 QTL,12 对影响油酸含量的加性×加性上位互作效应 QTL。为探寻与大豆油分含量、蛋白含量相关的关键位点,齐照明等<sup>[73]</sup>利用 GWAS 分析了与大豆油分、蛋白含量相关的位点,得到 12 个与大豆油分含量相关的 QTL 和 10 个与蛋白质含量相关的 QTL。

## 2.5 大豆生育性状的 QTL 分析

生育期是大豆最重要的生态性状,大豆开花期是重要的生育期性状之一,是控制营养生长与生殖生长转化的重要因素。梁慧珍等<sup>[74]</sup>以栽培大豆和半野生大豆杂交衍生的 447 个 RILs 作为供试群体,共检测到 24 个与主根长、侧根数、根重、根体积、茎叶重、下胚轴长和下胚轴重相关的 QTL。花荚脱落是大豆生殖生长过程中的一种自我调节现象,同时也是限制大豆产量提高的主要因素之一。为了筛选与其相关的 SSR 标记,王欢等<sup>[75]</sup>以东北春大豆品种组成的两个自然群体为材料,共检测到 763 个等位变异,其中 33 个 SSR 标记位点与东北春大豆花荚脱落性状显著相关。

## 3 大豆分子标记的发展趋势与建议

### 3.1 国际大豆分子标记的发展趋势与建议

伴随着遗传学、细胞生物学、分子生物学、基因工程学、功能基因组学、生物统计学等理论与技术的不断完善与发展,尤其是新的高通量的测序技术(如 Re-seq, De novo-seq, RNA-seq 等)和测序平台的快速发展及新技术(如 CRISPR/Cas9, Tilling 技术)的不断优化,使得国际上大豆分子标记的研究有了极大的发展,目前正由 QTL 向 QTG(数量性状基因)及 QTN(数量性状核苷酸)方向发展。此外,应用基于连锁不平衡的全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)发掘植物复杂数量性状基因,目前已成为国际植物基因组学研究的热点。尽管新技术的发展推动了大豆分子标记的发展,但是一些较成熟的分子标记技术(如 SSR 分子标记技术)和经典的 QTL 分析方法等仍然具有广泛的应用价值。目前关于大豆品质性状和产量性状的研究报道仍然较多,但抗病虫、抗逆、生育期等性状的 QTL 分析也日渐受到重视。深入分析多个环境下稳定遗传的主效 QTL,精细定位 QTL 区段内的潜在候选基因并进行功能验证,短期内仍然是 QTL 分析及分子辅助选择育种的主流。

在今后的研究中,还应加强以下几个方面的研究:(1)利用 NGS 产生的高通量数据,构建高密度遗传图谱。(2)不断优化现有的研究手段及平台,提高其检测的准确性和效率。(3)创新新的技术和方法,加强新基因资源的挖掘力度。(4)深入研究复杂性状的分子基础,重视 QTL 与环境间的互作。(5)将常规育种与分子辅助选择相结合,开发功能性的分子标记或单倍型。相信伴随着这些新技术、新平台等的不断发展,从基因组、转录组、蛋白质组等水平分析决定大豆重要性状的遗传机制,基因调控网络等将变得更加简单高效准确,也必将极大地推动大豆分子育种进程。

### 3.2 国内大豆分子标记的发展趋势与建议

随着分子生物学和遗传学理论与技术不断完善,国内大豆分子标记也有较快的发展,目前正由 QTL 定位向基因精细定位方向发展,主要表现在构建高密度遗传图谱依然是大豆 QTL 分析的基础,SSR 标记依旧是目前较常用的分子标记,功能性分子标记的开发和应用越来越受到重视,紧密结合大豆参考基因组进行目标基因的分子标记开发,多品种间的序列比较和关联分析成为识别新基因及研究其功能的新方法,聚合多个性状的分子标记辅助选择育种得到快速发展。由于我国大豆单产低、品质差的现状及相关政策的引导,目前国内大豆 QTL 分析主要集中在大豆产量性状和品质性状两个方面,当然一些主要的大豆病虫害(如疫霉根腐病、包囊线虫病、花叶病毒病等)的 QTL 分析也多有报道。

今后国内大豆分子标记的研究工作,还应在以下几个方面做出努力:(1)加强大豆种质资源特别是野生大豆种质资源的基因型分析等,这是进行 QTL 分析和分子辅助选择育种的重要基础。(2)将目标基因与育种材料紧密结合,深入挖掘具有实用性的分子标记。(3)将分子育种手段与常规育种紧密结合起来,将 QTL 定位获得的目标功能基因区段准确导入受体。(4)在分子辅助选择育种中应充分考虑基因互作、基因与环境间的互作关系。(5)利用新技术新平台从多个组学水平全面了解目标性状的分子基础,开发具有自主知识产权的功能性分子标记。(6)进行资源进行整合,加快大豆分子育种体系建设。

分子生物学的迅猛发展,使分析速度更快、操作更简化、成本更低新型分子标记的出现成为可能。同时大豆基因组测序计划的完成和重测序技术的广泛应用对大豆分子育种的发展起到了极大的促进作用。因此,在今后的研究中应更加注重分子育种要与传统育种紧密结合。在不久的将来,相

信分子标记技术一定会得到更为广泛地应用,为大豆育种事业做出更大的贡献。

## 参考文献

- [1] Qi X P, Li M W, Xie M, et al. Identification of a novel salt tolerance gene in wild soybean by whole-genome sequencing[J]. Nature Communications, 2014, 5: 4340.
- [2] Li Y H, Zhou G Y, Ma J X, et al. De novo assembly of soybean wild relatives for pan-genome analysis of diversity and agronomic traits[J]. Nature Biotechnology, 2014, 32: 1045-1052.
- [3] Won-HYong C, Amhee J N, Jiwoong K, et al. Population structure and domestication revealed by high-depth resequencing of Korean cultivated and wild soybean genomes[J]. DNA Research, 2014, 21: 153-167.
- [4] Goettel W, Xia E, Upchurch R, et al. Identification and characterization of transcript polymorphisms in soybean lines varying in oil composition and content[J]. BMC Genomics, 2014, 15: 299.
- [5] Eun-Young H, Song Q J, Jia G F, et al. A genome-wide association study of seed protein and oil content in soybean[J]. BMC Genomics, 2014 15: 1.
- [6] Liu D, Ma C, Hong W, et al. Construction and analysis of high-density linkage map using high-throughput sequencing data[J]. PLOS ONE, 2014, 9(6): e98855.
- [7] Qi Z, Huang L, Zhu R, et al. A high-density genetic map for soybean based on specific length amplified fragment sequencing[J]. PLOS ONE, 2014, 9(8): e104871.
- [8] Hu Z B, Zhang D, Zhang G Z, et al. Association mapping of yield-related traits and SSR markers in wild soybean (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.)[J]. Breeding Science, 2014, 63: 441-449.
- [9] Zhang W J, Niu Y, Bu S H, et al. Epistatic association mapping for alkaline and salinity tolerance traits in the soybean germination stage[J]. PLOS ONE, 2014, 9(1): e84750.
- [10] Sun J T, Li L H, Zhao J M, et al. Genetic analysis and fine mapping of RpsJS, a novel resistance gene to *Phytophthora sojae* in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.][J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 913-919.
- [11] Sun J, Guo N, Lei J, et al. Association mapping for partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.)[J]. Journal of Genetics, 2014, 93(2): 355-363.
- [12] Lee S, Rouf M A, Sneller C H, et al. Joint linkage QTL analyses for partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean using six nested inbred populations with heterogeneous conditions[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 429-444.
- [13] Jiao Y, Vuong T D, Liu Y, et al. Identification and evaluation of quantitative trait loci underlying resistance to multiple HG types of soybean cyst nematode in soybean PI 437655[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 128: 15-23.
- [14] Wen Z X, Tan R J, Yuan J Z, et al. Genome-wide association mapping of quantitative resistance to sudden death syndrome in soybean[J]. BMC Genomics, 2014, 15: 809.
- [15] Kim H, Xing G N, Wang Y F, et al. Constitution of resistance to common cutworm in terms of antibiosis and antixenosis in soybean RIL populations[J]. Euphytica, 2014, 196: 137-154.
- [16] Kim K S, Chirumamilla A, Hill C B, et al. Identification and molecular mapping of two soybean aphid resistance genes in soybean PI 587732[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 1251-1259.
- [17] Kato S, Sayama T, Fujii K, et al. A major and stable QTL associated with seed weight in soybean across multiple environments and genetic backgrounds[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 1365-1374.
- [18] Che J Y, Ding J J, Liu C Y, et al. Quantitative trait loci of seed traits for soybean in multiple environments[J]. Genetics and Molecular Research, 2014, 13(2): 4000-4012.
- [19] Xie F T, Niu Y, Zhang J, et al. Fine mapping of quantitative trait loci for seed size traits in soybean[J]. Molecular Breeding, 2014, 34: 2165-2178.
- [20] Yan L, Li Y H, Yang C Y, et al. Identification and validation of an over-dominant QTL controlling soybean seed weight using populations derived from *Glycine max* × *Glycine soja*[J]. Plant Breeding, 2014, 133(5): 632-637.
- [21] Wang W B, He Q Y, Yang H Y, et al. Identification of QTL/segments related to seed-quality traits in *G. soja* using chromosome segment substitution lines[J]. Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization, 2014, 12(S1): 65-S69.
- [22] He Q Y, Yang H Y, Xiang S H, et al. QTL mapping for the number of branches and pods using wild chromosome segment substitution lines in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.][J]. Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization, 2014, 12(S1): 172-S177.
- [23] Hwang Sadal, Ray Jeffery D, Cregan Perry B, et al. Genetics and mapping of quantitative traits for nodule number, weight, and size in soybean (*Glycine max* L. [Merr.])[J]. Euphytica, 2014, 195: 419-434.
- [24] Dong Y, Yang X, Liu J, et al. Pod shattering resistance associated with domestication is mediated by a NAC gene in soybean[J]. Nature Communications, 2014, 5: 3352.
- [25] Yan L, Xing L L, Yang C Y, et al. Identification of quantitative trait loci associated with soybean seed protein content using two populations derived from crosses between *Glycine max* and *Glycine soja*[J]. Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization, 2014, 12(S1): 104-S108.
- [26] Qi Z M, Hou M, Han X, et al. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for seed protein concentration in soybean and analysis for additive effects and epistatic effects of QTLs under multiple environment[J]. Plant Breeding, 2014, 133: 499-507.
- [27] Akond Masum, Liu S M, Boney Melanie, et al. Identification of Quantitative Trait Loci (QTL) underlying protein, oil, and five major fatty acids' contents in soybean[J]. American Journal of Plant Sciences, 2014, 5: 158-167.
- [28] Zhang D, Kan G Z, Hu Z B, et al. Use of single nucleotide polymorphisms and haplotypes to identify genomic regions associated with protein content and water-soluble protein content in soybean[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127: 1905-1915.
- [29] Wang J, Liu L, Guo Y, et al. Dominant locus, qBSC-1, controls beta subunit content of seed storage protein in soybean (*Glycine max* (L.) Merri.)[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(9): 1854-1864.



- [30] Wang X Z, Jiang G L, Song Q J, et al. Quantitative trait locus analysis of seed sulfur-containing amino acids in two recombinant inbred line populations of soybean [J]. *Euphytica*, 2014, 201: 293-305.
- [31] Ramamurthy R K, Jedlicka J, Graef G L, et al. Identification of new QTLs for seed mineral, cysteine, and methionine concentrations in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. *Mol Breeding*, 2014, 34: 431-445.
- [32] Qi Z M, Han X, Hou M, et al. QTL analysis of soybean oil content under 17 environments [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2014, 94: 245-261.
- [33] Wang X Z, Jiang G L, Green Marci, et al. Quantitative trait locus analysis of unsaturated fatty acids in a recombinant inbred population of soybean [J]. *Mol Breeding*, 2014, 33: 281-296.
- [34] Ha B K, Kim H J, Velusamy V, et al. Identification of quantitative trait loci controlling linolenic acid concentration in PI483463 (*Glycine soja*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127: 1501-1512.
- [35] Cardinal A J, Whetten R, Wang S, et al. Mapping the low palmitate fap1 mutation and validation of its effects in soybean oil and agronomic traits in three soybean populations [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127: 97-111.
- [36] Akond Masum, Liu S M, Kantartzki Stella K, et al. Quantitative trait loci for seed isoflavone contents in 'MD96-5722' by 'Spencer' recombinant inbred lines of soybean [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2014, 62: 1464-1468.
- [37] Zhang H J, Li J W, Liu Y J, et al. Quantitative trait loci analysis of individual and total isoflavone contents in soybean seeds [J]. *Journal of Genetics*, 2014, 93(2): 331-338.
- [38] Wang Y, Han Y P, Teng W L, et al. Expression quantitative trait loci infer the regulation of isoflavone accumulation in soybean (*Glycine max* L. Merr.) seed. *BMC Genomics* 2014, 15: 680.
- [39] Smallwood C J, Nyinyi C N, Kopsell D A, et al. Detection and confirmation of quantitative trait loci for soybean seed isoflavones [J]. *Crop Science*, 2014, 54: 595-606.
- [40] Zeng A, Chen P, Shi A, et al. Identification of quantitative trait loci for sucrose content in soybean seed [J]. *Crop Science*, 2014, 54(2): 554-564.
- [41] Mamidi S, Lee R K, Goos J R, et al. Genome-wide association studies identifies seven major regions responsible for iron deficiency chlorosis in soybean (*Glycine max*) [J]. *PIOS ONE*, 2014, 9(9): e107469.
- [42] Zhang D, Song H, Cheng H, et al. The acid phosphatase-encoding gene GmACPI contributes to soybean tolerance to low-phosphorus stress [J]. *PLOS Genet*, 2014, 10(1): e1004061.
- [43] Abdel-Haleem H, Carter J T E, Rufty T W, et al. Quantitative trait loci controlling aluminum tolerance in soybean: Candidate gene and single nucleotide polymorphism marker discovery [J]. *Molecular Breeding*, 2014, 33: 851-862.
- [44] Yang W M, Wang M, Yue A Q, et al. QTLs and epistasis for drought-tolerant physiological index in soybean (*Glycine max* L.) across different environments [J]. *Caryologia: International Journal of Cytology, Cytosystematics and Cytogenetics*, 2014, 67(1): 72-78.
- [45] Kebede H, Smith J R, Ray J D. Identification of a single gene for seed coat impermeability in soybean PI 594619 [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127: 1991-2003.
- [46] Shim H C, Ha B K, Yoo M, et al. Detection of quantitative trait loci controlling UV-B resistance in soybean [J]. *Euphytica*, 2014, 202: 109-118.
- [47] Langewisch T, Zhang H, Vincent R, et al. Major soybean maturity gene haplotypes revealed by SNPviz analysis of 72 sequenced soybean genomes [J]. *PLOS ONE*, 2014, 9(4): e94150.
- [48] Wang Y, Cheng L R, Leng J T, et al. Genetic analysis and quantitative trait locus identification of the reproductive to vegetative growth period ratio in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) [J]. *Euphytica*, 2014, 201: 275-284.
- [49] Liang H Z, Yu Y J, Yang H Q, et al. Inheritance and QTL mapping of related root traits in soybean at the seedling stage [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(10): 2127-2137.
- [50] Bolon Y T, Hyten D L, Orf J H, et al. eQTL networks reveal complex genetic architecture in the immature soybean seed [J]. *The Plant Genome* 7, 2014, 7(1): 1-14.
- [51] Ping J Q, Liu Y F, Sun L J, et al. Dt2 is a gain-of-function MADS-domain factor gene that specifies semideterminacy in soybean [J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(7): 2831-42.
- [52] 曲忠诚. SSR 分子标记在大豆原种提纯中的应用 [J]. *安徽农业科学*, 2014, 42(26): 8887-8889. (Qu Z C. Application of SSR markers in soybean original seed purification [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2014, 42(26): 8887-8889.)
- [53] 任海红, 刘学义, 朱保葛, 等. 大豆百粒重相关分子标记的实用性分析与验证 [J]. *分子植物育种*, 2014, 12(1): 69-73. (Ren H H, Liu X Yi, Zhu B G, et al. Practical analysis & verification of molecular marker of weight of 100-seed in soybean [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2014, 12(1): 69-73.)
- [54] 杨凯敏, 李贵全, 郭数进, 等. 大豆自然群体 SSR 标记遗传多样性及其与农艺性状的关联分析 [J]. *核农学报*, 2014, 28(9): 1576-1584. (Yang K M, Li G Q, Guo S J, et al. Genetic diversity and association analysis of SSR markers and agronomic traits in natural populations of soybean [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2014, 28(9): 1576-1584.)
- [55] 张春宝, 邱红梅, 赵洪锃, 等. 东北地区大豆种质遗传多样性的 SRAP 标记分析 [J]. *大豆科学*, 2014, 33(1): 17-22. (Zhang C B, Qiu H M, Zhao H K, et al. Genetic diversity analysis of soybean germplasm in northeast region of China by SRAP markers [J]. *Soybean Science*, 2014, 33(1): 17-22.)
- [56] 李海燕, 韩英鹏, 武小霞, 等. 大豆维生素 E 遗传图谱构建及 QTL 分析 [J]. *大豆科学*, 2014, 33(4): 492-496. (Li H Y, Han Y P, Wu X X, et al. QTL analysis of soybean vitamin E and genetic map construction [J]. *Soybean Science*, 2014, 33(4): 492-496.)
- [57] 邹筱, 韩粉霞, 陈明阳, 等. 大豆脂肪酸主要组分含量 QTL 定位 [J]. *作物学报*, 2014, 40(9): 1595-1603. (Zou X, Han F X, Chen M Y, et al. Quantitative trait loci of major fatty acid components in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(9): 1595-1603.)
- [58] 马岩松, 刘鑫磊, 栾晓燕, 等. 大豆胞囊线虫病抗性基因相关分子标记对杂交后代抗性的鉴定效率 [J]. *大豆科学*, 2014, 33(2): 173-178. (Ma Y S, Liu X L, Luan X Y, et al. Identification efficiency about resistance to Soybean Cyst Nematode with relative



- molecular markers in hybrid progeny[J]. Soybean Science, 2014, 33(2): 173-178. )
- [59] 安咏梅,王家军,李进荣,等. 大豆抗胞囊线虫的分子标记研究[J]. 黑龙江农业科学,2014(7):15-17. (An Y M, Wang J J, Li J R, et al. Molecular markers with soybean cyst nematode resistance[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2014(7): 15-17. )
- [60] 袁翠平,赵洪锬,王玉民,等. 利用 SSR 标记评价抗胞囊线虫野生大豆种质的遗传多样性[J]. 大豆科学,2014,33(2):147-153. (Yuan C P, Zhao H K, Wang Y M, et al. Genetic diversity of wild soybean (*Glycine soja*) resistant germplasms to soybean Cyst Nematode revealed by SSR markers[J]. Soybean Science, 2014, 33(2): 147-153. )
- [61] 韩英鹏,赵雪,李修平,等. 大豆种质对花叶病毒病和疫霉根腐病抗病性的 SSR 标记辅助鉴定[J]. 大豆科学,2014,33(1):27-30. (Han Y P, Zhao X, Li X P, et al. SSR identification of soybean cultivar with resistance to Soybean Mosaic Virus and Phytophthora Root Rot[J]. Soybean Science, 2014, 33(1): 27-30. )
- [62] 洪雪娟,黄婧,丁卉,等. 大豆异地衍生重组自交系群体产量相关性状的 QTL 定位[J]. 中国油料作物学报,2014,36(5): 572-579. (Hong X J, Huang J, Ding H, et al. Detection of soybean QTLs on yield-related traits in RIL populations derived from Peking × 7605 in two sites[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36(5): 572-579. )
- [63] 姚丹,王丕武,张君,等. 大豆主要产量性状 QTL 定位分析[J]. 华南农业大学学报,2014,35(3):41-46. (Yao D, Wang P W, Zhang J, et al. A QTL mapping analysis of main yield traits in soybean[J]. Journal of South China Agricultural University, 2014, 35(3): 41-46. )
- [64] 陈庆山,蒋洪蔚,孙殿君,等. 利用野生大豆染色体片段代换系定位百粒重 QTL[J]. 大豆科学,2014,33(2):154-160. (Chen Q S, Jiang H W, Sun D J, et al. QTL mapping for 100-seed weight using wild soybean chromosome segment substitution lines[J]. Soybean Science, 2014, 33(2): 154-160. )
- [65] 杨胜先,牛远,李梦,等. 栽培大豆农艺性状的关联分析及优异等位变异挖掘[J]. 中国农业科学,2014,47(20):3941-3952. (Yang S X, Niu Y, Li M, et al. Association mapping of agronomic traits in soybean (*Glycine max* L. Merr.) and mining of novel alleles[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(20): 3941-3952. )
- [66] 陈强,闫龙,杨春燕,等. 冀豆 12 遗传背景下 3 个回交组合高低蛋白含量后代品系 SSR 标记分析[J]. 中国农业科学,2014,47(2):230-239. (Cheng Q, Yan L, Yang C Y, et al. SSR markers linked to high and low protein content strains derived from 3 backcross combinations under Jidou 12 genetic background[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(2): 230-239. )
- [67] 马占洲,孙殿君,蒋洪蔚,等. 野生大豆回交导入系蛋白质含量性状的 QTL 分析[J]. 中国油料作物学报,2014,36(3): 316-322. (Ma Z Z, Sun D J, Jiang H W, et al. Genotyping and QTL mapping of protein content with wild soybean backcross introgressive lines[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36(3): 316-322. )
- [68] 王琳琳,刘春燕,姜振峰,等. 多环境条件下大豆蛋白质含量稳定性 QTL 分析[J]. 中国油料作物学报,2014,36(4):443-449. (Wang L L, Liu C Y, Jiang Z F, et al. Analysis of QTL underlying protein content of soybean in multi-environments[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36(4): 443-449. )
- [69] 邱红梅,郝文媛,高淑芹,等. 大豆含硫氨基酸相关酶基因发掘[J]. 遗传,2014,36(9):934-942. (Qiu H M, Hao W Y, Gao S Q, Gene mining of sulfur-containing amino acid metabolic enzymes in soybean[J]. Hereditas, 2014, 36(9): 934-942. )
- [70] 侯萌,齐照明,韩雪,等. 大豆蛋白质和油分含量 QTL 定位及互作分析[J]. 中国农业科学,2014,47(13):2680-2689. (Hou M, Qi Z M, Han X, et al. QTL mapping and interaction analysis of seed protein content and oil content in soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(13): 2680-2689. )
- [71] 沈岩茹,刘春燕,姜振峰,等. 大豆油分含量稳定性 QTL 定位[J]. 分子植物育种,2014,12(2):254-261. (Shen Y R, Liu C Y, Jiang Z F, et al. QTL analysis of stability for oil content in soybean[J]. Molecular Plant Breeding, 2014, 12(2): 254-261. )
- [72] 苗兴芬,李灿东,郑殿峰,等. 大豆油酸含量相关 QTL 间的上位效应和 QE 互作效应[J]. 大豆科学,2014,33(1):23-30. (Miao X F, Li C D, Zheng D F, et al. Epistatic effects of QTLs and QE interaction effects on oleic acid content in soybean [J]. Soybean Science, 2014, 33(1): 23-30. )
- [73] 齐照明,侯萌,韩雪,等. 东北地区大豆主栽品种油分蛋白含量的关联分析[J]. 中国油料作物学报,2014,36(2):168-174. (Qi Z M, Hou M, Han X, et al. Association analysis of soybean oil and protein content for northeast soybean cultivar in China [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2014, 36(2): 168-174. )
- [74] 梁慧珍,余永亮,杨红旗,等. 幼苗期大豆根系性状的遗传分析与 QTL 检测[J]. 中国农业科学,2014,47(9):1681-1691. (Liang H Z, Xu Y L, Yang H Q, et al. Genetic and QTL analysis of root traits at seedling stage in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(9): 1681-1691. )
- [75] 王欢,孙霞,岳岩磊,等. 东北春大豆花荚脱落性状与 SSR 标记的关联分析[J]. 土壤与作物,2014,3(1):32-40. (Wang H, Sun X, Yue Y L, et al. Association mapping of flower and pod abscission with SSR markers in northeast spring sowing soybeans [J]. Soil and Crop, 2014, 3(1): 32-40. )