

黑农 48 祖先亲本追溯及蛋白遗传解析

刘秀林^{1,2}, 张必弦², 刘鑫磊², 栾晓燕², 王广金², 吴俊江^{2,3}

(1. 黑龙江省农业科学院 博士后科研工作站, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院 大豆研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 3. 农业部大豆栽培重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:黑农 48 是黑龙江省农业科学院大豆研究所选育的高蛋白大豆品种, 具有高产、抗旱、抗病等特点, 深受农民的欢迎, 目前在市场占有较大份额。通过对其亲本进行追溯, 建立系谱树, 分析其亲本的遗传来源及核遗传贡献率, 以期为高蛋白大豆育种亲本选择以及选配高蛋白组合提供参考。结果表明: 黑农 48 的细胞质传递过程是: 四粒黄→黄宝珠→满仓金→绥农 3 号→绥农 4 号→黑农 40→黑农 48。细胞核传递是由金元、四粒黄、白眉、平地黄、克山四粒荚、十胜长叶、永丰豆、佳木斯突荚子、熊岳小黄豆、通州小黄豆、小粒黄、Amsoy、Anoka、柳叶齐和东农 20 这 15 个祖先亲本提供, 细胞核遗传贡献率分别是: 7.04%、7.04%、5.08%、7.03%、5.47%、12.50%、7.04%、1.95%、2.34%、3.13%、1.56%、6.25%、6.25%、1.56% 和 0.78%。研究结果表明在选择育种亲本时, 应以适当地气候条件的具有广适性的主栽高蛋白品种为母本, 以融入地理远缘基因和生态远缘基因的材料为父本。

关键词:大豆; 黑农 48; 祖先亲本; 遗传贡献率
中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.05.0679

Ancestors Tracking and Genetic Dissection for Released Soybean Cultivar Heinong 48

LIU Xiu-lin^{1,2}, ZHANG Bi-xian², LIU Xin-lei², LUAN Xiao-yan², WANG Guang-jin², WU Jun-jiang^{2,3}

(1. Post-doctoral Research Center, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China; 2. Soybean Research Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China; 3. Key Laboratory of Soybean Cultivation, Ministry of Agriculture, Harbin 150086, China)

Abstract: Heinong 48 bred by Soybean Research Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences in 2004, it is a high protein and high yield soybean cultivar. Based on ancestors tracking and pedigree tree building, we analyzed parent geographical origin and nuclear genetic contribution of Heinong 48, and reveal its genetic basis to provide a reference for soybean breeding parent selection and use. The result showed that Heinong 48 belongs to Silihuang cytoplasm family, transfer process was: Silihuang→Huangbaozhu→Mancangjin→Suinong 3→Suinong 4→Heinong 40→Heinong 48. Nuclear genes were provided by the 15 ancestors, including Jinyuan, Silihuang, Baimei, Pingdihuang, Keshansilijia, Shishengchangye, Yongfengdou, Jiamusitujiazi, Xiongyuexiaohuangdou, Tongzhouxiaohuangdou, Xiaoli Huang, Amsoy, Anoka, Liuyeqi and Dongnong20. Nuclear genetic contribution rate was 7.04%, 7.04%, 5.08%, 7.03%, 5.47%, 12.50%, 7.04%, 1.95%, 2.34%, 3.13%, 1.56%, 6.25%, 6.25%, 1.56% and 0.78%, respectively. In the parent selection process, the local cultivars with a wide adaptation were often selected as the female, and the bridge parents with the geographical and ecological distant gene were used as the male.

Keywords: Soybean; Heinong 48; Ancestor; Genetic contribution rate

我国是大豆的起源中心, 目前已保存有 38 万份大豆资源, 种质资源种类多、遗传基础丰富、数量大, 在国际上占有重要地位^[1]。大豆中含有丰富的蛋白质, 其中氨基酸组成与牛奶中蛋白质相近, 必需氨基酸含量丰富。在营养价值上, 可与动物蛋白等同, 在结构上也最接近人体氨基酸, 是最具营养的植物蛋白质^[2]。近年来, 生产上对高蛋白大豆的需求逐年增大, 改良和培育新的高蛋白的大豆品种是摆在育种家前面的一道难题。对高蛋白大豆品种祖先亲本进行追踪, 建立系谱树, 解析其祖先亲本和地理来源、蛋白含量、选育历程和祖先亲本的

遗传贡献, 可为今后高蛋白育种目标的确立和亲本的选择与利用提供参考。理清高蛋白资源的来源, 对进一步解析高蛋白大豆育种理论, 对高蛋白育种亲本的选择和高蛋白种质创新具有重要指导意义。本研究以高蛋白大豆黑农 48 为供试材料, 通过对其系谱进行分析, 明确其高蛋白的细胞质和细胞核来源, 旨在为今后培育高蛋白大豆品种提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

黑农 48(黑审豆 2004002) 是黑龙江省农业科学

收稿日期: 2017-03-20
基金项目: 博士科研启动金 (201507-02); 博士后科研启动金; 黑龙江省农业科学院院创新工程 (2017JS09); 七大作物育种专项项目 (2016YFD0102105); 哈尔滨市科技创新人才项目 (2014RFXJ011); 黑龙江省大豆产业技术协同创新体系岗位专家项目以及黑龙江省农业科学院育繁推一体化项目资助。
第一作者简介: 刘秀林 (1980 -), 男, 博士, 助理研究员, 主要从事大豆种质资源保护与利用研究。E-mail: liuxiulin1002@126.com。
通讯作者: 张必弦 (1981 -), 男, 博士, 副研究员, 主要从事大豆种质资源保护与利用研究。E-mail: hljsnkzyzb@126.com;
王广金 (1962 -), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆辐射诱变育种研究。E-mail: gjw1962@126.com。

院大豆研究所以哈 90-6719 为母本、绥 90-5888 为父本通过有性杂交,经系谱法多年选育而成,亚有限结荚习性,株高 80 ~ 95 cm,主茎 17 节、有分枝、紫花长叶、灰色茸毛、褐色荚皮、子粒圆形、种皮黄色、有光泽、黄色脐、百粒重 22 ~ 25 g、脂肪含量 19.05%、蛋白含量 44.71%。在适应地区生育日数 118 d,从出苗到成熟需活动积温 2 350℃。中抗大豆花叶病毒病和灰斑病。系谱分析资料主要来源于《中国大豆育种品种系谱与种质基础(1923-2005)》^[3]和相关育种单位在各类刊物上发表的相关资料^[4-13]。

1.2 方法

通过追溯黑农 48 的系谱,找到祖先亲本(主要指地方品种、国外引种材料以及部分中间品系)并建立系谱树。遗传贡献率的计算方法:大豆细胞质由母本遗传,即祖先亲本的细胞质贡献率 100%;细

胞核遗传由父母本双亲共同承担。通过自然变异选择法、辐射诱变育种法育成的品种其亲本的核遗传贡献率为 100%,由杂交育成的品种其双亲的核遗传贡献率均为 50%,每一亲本按均等分割方法下推至双亲,直至终极的祖先亲本。如果某一亲本无法追踪到系谱,则视为祖先亲本。

2 结果与分析

2.1 黑农 48 系谱树

由图 1 可见,细胞质基因是由四粒黄提供,贡献率 100%,传递过程是:四粒黄→黄宝珠→满仓金→绥农 3 号→绥农 4 号→黑农 40→黑农 48。核基因由祖先亲本金元、四粒黄、白眉、平地黄、克山四粒荚、十胜长叶、永丰豆、佳木斯突荚子、熊岳小黄豆、通州小黄豆、小粒黄、Amsoy、Anoka、柳叶齐和东农 20 等地方品种共同提供(图 1、图 2、图 3)。

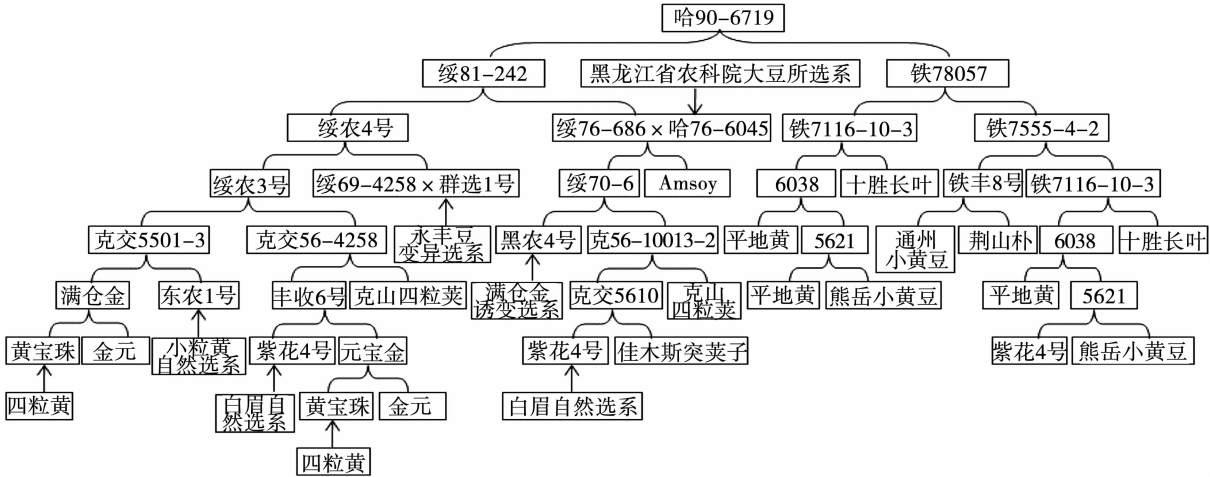


图 1 黑农 48 母本系谱树
Fig. 1 The genealogical tree of HeiNong 48 female parent

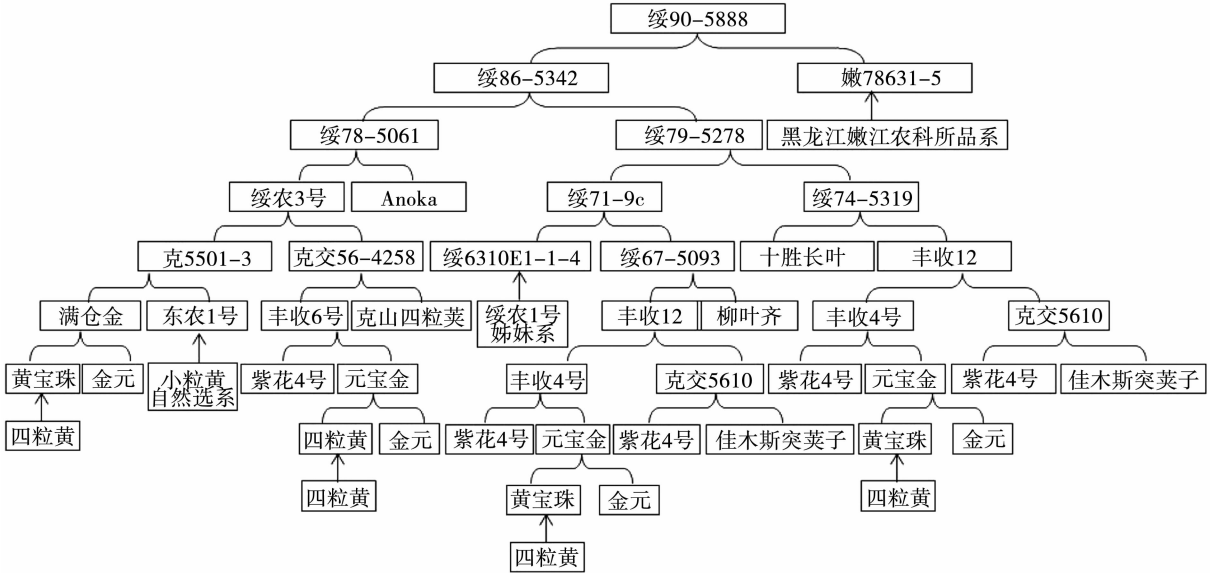


图 2 黑农 48 父本系谱树
Fig. 2 The genealogical tree of HeiNong 48 male parent

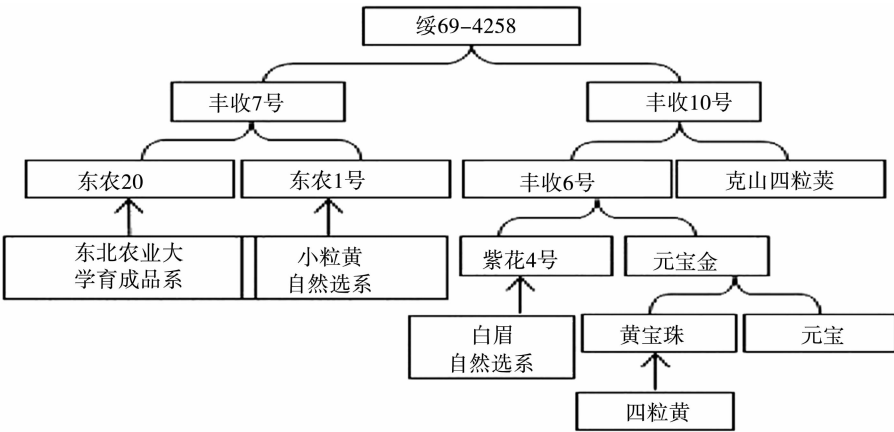


图 3 绥 69-4258 系谱树

Fig. 3 The genealogical tree of Sui 69-4258

2.2 黑农 48 的遗传来源分析

黑农 48 集合了祖先亲本满仓金、东农 1 号(小粒黄的自然选系)、克山四粒荚、紫花 4 号(白眉自然选系)、元宝金、佳木斯突荚子、黑农 4 号(满仓金的诱变选系)、通州小黄豆、荆山朴(满仓金自然选系)、平地黄、熊岳小黄豆、永丰豆、东农 20、东农 1 号(小粒黄的自然选系)等地方品种(系)以及国外血缘材料十胜长叶和 Amsoy。黑农 48 通过 7 轮杂交选育而来,第 1 轮育种工作主要是对农家种和 1949 年前育成品种的搜集、整理和提纯,整理出克山四粒荚、佳木斯突荚子、紫花 4 号、东农 1 号、满仓金、元宝金、平地黄、熊岳小黄豆等地方品种,部分育成品种以及部分品系如紫花 4 号和元宝金选育出的丰收 4 号、由紫花 4 号和佳木斯突荚子选育的克交 5610、平地黄和熊岳小黄豆选育品系 5621。第 2 轮育种工作主要包括早期杂交育成品种(系)以及部分地方品种经诱变选系,如选育出绥 6310E1-14、绥 67-5093、丰收 12、克 5501-3、克交 56-4258、克交 5610、克 56-10013-2、5621、6038、黑农 4 号、平地黄、通州小黄豆、满仓金、丰收 4 号、丰收 6 号、克山四粒荚、绥农 1 号姊妹系、荆山朴、丰收 12、柳叶齐等地方品种以及国外血缘十胜长叶。第 3 轮除了国内育成品种(系)外,还有外引种材,如绥农 3 号、绥 69-4258、群选 1 号(永丰豆自然变异选系)、绥 71-9c、Anoka、绥 74-5319、绥 70-6、6038、铁丰 8 号、铁 7116-10-3 以及国外血缘材料 Amsoy、十胜长叶等。第 4 轮主要育成品种(系)有绥农 4 号、绥 76-686、哈 76-6045、铁 7116-10-3 以及铁 7555-4-2、绥 78-5061 和绥 79-5278。第 5 轮育成的主要品系如绥 81-242、绥 86-5342、铁 78057 以及嫩 78631-5。第 6 轮育成黑农 48 的母本哈 90-6719 以及父本绥 90-5888。第 7 轮育成黑农 48。

2.3 亲本来源

黑农 48 是由哈 90-6719(黑农 40)与绥 90-5888

经系谱法多年选育而来。通过对系谱分析发现黑农 48 聚合了不同生态区的品种,经过杂交重组,在自然选择以及人工选择下,有益基因的不断累加,不利基因的不断剔除,组成了该品种高蛋白特性的遗传基础。

第一轮选育过程中主要是利用地方品种,从吉林地方品种四粒黄中系选出黄宝珠,黄宝珠又与吉林省南部与辽宁省北部的地方品种金元杂交,育成满仓金和元宝金^[4]。满仓金耐盐碱、对光照反应敏感、抗蚜虫能力强,不耐肥水,易倒伏、食心虫害重,元宝金较满仓金耐肥水、不易倒伏、食心虫害轻^[5]。白眉是黑龙江省德都、克山等地的地方品种,黑龙江省农业科学院克山分院从白眉中选出的紫花 4 号,具有丰产性好、喜肥耐湿,秆强,品质好等特点^[3],是 20 世纪 50-60 年代黑龙江省的主栽品种。紫花 4 号与元宝金杂交,育成丰产性好的丰收 4 号和丰收 6 号,生产上取代了紫花 4 号^[6]。克山四粒荚具有粒大、虫食率少、品质好等特点^[2],丰收 6 号与克山四粒荚杂交,育成丰收 10 号,其早熟、丰产、喜水耐肥、对菌核病有较强的抵抗力^[7],生产上取代了丰收 6 号。从黑龙江省地方品种小粒黄的自然选系后代中选育出东农 1 号^[8],满仓金和东农 1 号的杂交选育出品系克 5501-3,丰收 6 号与克山四粒荚的杂交选育出克交 56-4258。黑龙江省农业科学院绥化分院通过克 5501-3 与克交 56-4258 杂交,育成绥农 3 号。绥农 3 号茎秆富有韧性、喜肥水、耐湿性好等特点^[7]。东农 20 与东农 1 号杂交育成了丰收 7 号,用丰收 7 号与丰收 10 号杂交,育成品系绥 69-4258,融入吉林地方品种永丰豆的后代群选 1 号的基因的绥 69-4258 与绥农 3 号杂交,育成绥农 4 号^[8]。绥农 4 号茎秆强壮、株型收敛,在高肥水条件下增产潜力大,生产上替代了绥农 3 号^[9]。通州小黄豆是北京通县地方品种,荆山朴(满仓金自然

选系)是黑龙江、吉林、内蒙的地方品种,具有较好的适应性。由通州小黄豆与荆山朴杂交选系于1971年选育出铁丰8号,在吉林省东部种植面积较大^[10]。铁丰8号与融合了十胜长叶的铁7116-10-3育成铁7555-4-2,并与铁7116-10-3杂交选育出铁丰25(铁78057)^[11]。十胜长叶由日本十胜农场在海岛生态环境下由本育65号×大豆本第326号于1947年选育而成,具有节间短、结荚密、秆强、多花多荚、适应性广、配合力高等特点,对黑龙江省乃至东北地区大豆育种影响深远^[11-12]。

2.4 祖先亲本核遗传贡献率及蛋白含量

表2是黑农48祖先亲本核遗传贡献率及蛋白含量,祖先亲本多次参与了基础材料的构建,如金元和四粒黄(选育出的满仓金和元宝金以及诱变选系)应用了10次,遗传贡献率为7.04%,金元和四粒黄的蛋白含量均为40.0%;紫花4号(白眉自然选系)应用了8次,核遗传贡献率为5.08%,蛋白含量为43.0%;平地黄和克山四粒荚分别应用4次,核遗传贡献率达7.03%和5.47%,蛋白含量分别为41.0%和39.0%;十胜长叶、佳木斯突荚子各应用3次,分别解释12.50%和1.951%的遗传贡献率,蛋白含量分别为42.0%和44.0%;熊岳小黄豆应用2次,解释2.34%的遗传贡献率,蛋白含量为41.0%;Anoka、Amsoy、通州小黄豆、东农1号(小粒黄自然选系)、柳叶齐以及东农20分别应用2次,分别解析6.25%、6.25%、3.13%、1.56%、1.56%以及0.78%的遗传贡献率,通州小黄豆、小粒黄的蛋白含量为41.0%和39.0%。这些祖先亲本的应用构成了黑农48的高蛋白遗传基础。

表1 黑农48亲本

Table 1 Parent materials of Heinong 48

品种名称 Cultivar	栽培区域 Cultivation area
佳木斯突荚子 Jiamusitujiazi	黑龙江省佳木斯地区
永丰豆 Yongfengdou	吉林省永吉县地区等
元宝金 Yuanbaojin	黑龙江省中南部及吉林省中北部
紫花4号 Zihua 4	黑龙江省北部、内蒙古东部
丰收12 Fengshou 12	黑龙江省北部地区
黄宝珠 Huangbaozhu	吉林省大部分地区和辽宁省北部地区
丰收4号 Fengshou 4	黑龙江省克拜、嫩江地区
黑农48 Heinong 48	黑龙江省第二、三积温带地区
熊岳小黄豆 Xiongyuexiaohuangdou	熊岳地方品种
平地黄 Pingdihuang	吉林中南部、东部、辽宁东北部
通州小黄豆 Tongzhouxiaohuangdou	北京通县地方品种
黑农40 Heinong 40	黑龙江省第一积温带地区
四粒黄 Silihuang	吉林省中北部地区
金元 Jinyuan	吉林省南部地区及辽宁省北部地区
满仓金 Mancangjin	黑龙江省中南部及吉林省中北部地区
东农1号 Dongnong 1	黑龙江省中南部地区等
群选1号 Qunxuan 1	吉林省中南部及东部地区
铁丰25 Tiefeng 25	吉林省
克山四粒荚 Keshansilijia	黑龙江省中部、东部和北部地区
小粒黄 Xiaoli Huang	黑龙江地方品种
丰收10号 Fengshou 10	黑龙江省北部地区
绥农4号 Suinong 4	黑龙江省第二积温带地区
铁丰8号 Tiefeng 8	吉林省
丰收6号 Fengshou 6	黑龙江省北部地区
黑农4号 Heinong 4	黑龙江省第二积温带地区
荆山朴 Jingshanpu	黑龙江中、东部、吉林、内蒙古
绥农3号 Suinong 3	黑龙江省绥化地区
绥农1号 Suinong 1	黑龙江省绥化地区
白眉 Baimei	黑龙江省北部的德都、克山等地区
十胜长叶 Shishengchangye	日本十胜农场
Amsoy	美国
柳叶齐 Liuyeqi	黑龙江地方品种

表2 黑农48祖先亲本核遗传贡献率

Table 2 Nuclear genetic contribution ratio of Heinong 48 ancestors

亲本 Parent	应用次数 Application times	核遗传贡献率 Genetic offer ratio/%	蛋白含量 Content of protein/%
金元 Jinyuan	10	7.04	40
四粒黄 Silihuang	10	7.04	40
白眉 Baimei	8	5.08	43
平地黄 Pingdihuang	4	7.03	41
克山四粒荚 keshansilijia	4	5.47	39
十胜长叶 Shishengchangye	3	12.50	42
永丰豆 Yongfengdou	3	7.04	43
佳木斯突荚子 Jiamusitujiazi	3	1.95	44
熊岳小黄豆 Xiongyuexiaohuangdou	2	2.34	42
通州小黄豆 Tongzhouxiaohuangdou	1	3.13	41
小粒黄 Xiaoli Huang	1	1.56	39
Anoka	1	6.25	未查到
Amsoy	1	6.25	未查到
柳叶齐 Liuyeqi	1	1.56	未查到
东农20 Dongnong 20	1	0.78	未查到

3 结论与讨论

3.1 拓宽大豆遗传基础

黑农 48 的核基因由祖先亲本白眉、四粒黄、克山四粒荚、佳木斯突荚子、柳叶齐、平地黄、通州小黄豆、熊岳小黄豆、小粒黄以及 Anoka、Amsoy 和十胜长叶等品种提供, 细胞质由四粒黄提供。祖先亲本多次参与了基础材料的构建, 其中, 黄宝珠与金元杂交选育的姊妹系满仓金和元宝金应用了 10 次; 紫花 4 号(白眉自然选系)先后应用了 8 次, 平地黄和克山四粒荚分别应用 4 次, 十胜长叶、永丰豆和佳木斯突荚子各应用 3 次(表 2)。祖先亲本(选系)多次参与了基础材料的构建, 在保留了高蛋白基因的基础上逐步剔除不良的基因, 组成了高蛋白的遗传基础。前人研究表明, 高蛋白双亲杂交后代选出高蛋白组合的几率较高, 充分证明祖先高蛋白亲本在 多轮的选系保留了高蛋白的遗传基础, 同时不良基因逐渐剔除, 奠定了黑农 48 的高蛋白遗传基础。为今后培育高蛋白大豆新品种奠定了坚实的基础。

然而, 由于祖先亲本的单一, 以及多次参与了基础材料的创制, 也不可避免地造成了遗传基础狭窄, 大大制约了大豆生产。曹永强等^[14]对东北地区 168 个大豆祖先品种的亲缘系数进行研究, 结果表明满仓金、紫花 4 号、元宝金、荆山朴、十胜长叶等对东北育成大豆品种核基因遗传贡献率为 57.7%, 黄宝珠对细胞质遗传的贡献率为 66.23%, 与本研究结果相一致。因此拓宽栽培大豆的遗传基础已成为制约培育突破性大豆品种的关键。我国野生大豆资源丰富, 占世界保存的 90% 以上, 国家种质资源库已保存约 7 000 份野生大豆资源^[15], 野生大豆具有高蛋白、高异黄酮、抗病以及抗虫等优良基因, 将优良野生大豆资源与适应区大面积推广品种杂交, 可改良和培育高蛋白、高异黄酮以及抗病大豆新品种, 扩宽遗传基础。黄宝珠是黑龙江大多数大豆品种的细胞质来源, 细胞质来源单一成为制约突破性的大豆品种培育的重要因素^[16]。目前, 国外大豆品种资源类型多, 遗传基础丰富^[17]。美国育成蛋白质含量超过 50% 的 S10UXn 和 ccNC-1 品系; 日本育成蛋白质含量超过 50.0% 的西海 20 号和蛋白质含量 45.0% 的肥后娘^[18]。因此, 利用国外(外来)血缘种质作母本, 以适应区品种为父本配制组合, 可以拓宽现有品种资源细胞质基础, 同时也可引进国外优良的性状基因, 拓展大豆细胞质遗传基础, 为今后培育突破性的大豆品种奠定基础。

3.2 蛋白质的遗传研究

祖先亲本(祖先亲本选系)的蛋白质含量较高, 奠定了黑农 48 的遗传基础。大豆蛋白的调控机理较为复杂, 受多个基因控制, 与生理、农艺性状密切

相关。高蛋白遗传紧密相关的一些生理、农艺性状的发掘在育种过程中就显得尤为重要。胡小梅等^[15]研究表明营养生长期短、生殖生长期长的大豆蛋白质含量偏高, 因此在田间应注意观察、记录营养生长期以及生殖生长期的长短。此外, 高大繁茂植株, 往往蛋白质含量较高。蛋白质含量与脂肪含量呈极显著负相关, 与单株粒数呈极显著负相关, 与单株荚数呈显著负相关, 与底荚高度呈显著正相关^[19]。与异黄酮含量呈显著负相关^[20], 今后的高蛋白大豆选育过程中, 选用油分含量低、异黄酮含量低的大豆资源为亲本, 可增加后代的高蛋白品系选择几率, 减少育种的盲目性。

尽管大豆调控基因在大豆的合成代谢中起重要作用, 前人对大豆高蛋白的遗传机理进行了深入的研究, 然而, 大豆蛋白的遗传机理较为复杂, 受多基因控制, Krishnan 等^[21]利用大豆种子作为研究对象, 检测其基因表达, 鉴定出 625 个种子蛋白。据其功能可分为 11 组, 含量最丰富的一组是种子储藏蛋白有 197 个蛋白, 球蛋白(11S)和 β -半球蛋白(7S)占到整个种子蛋白的 53.1%。Withana 等^[22]在拟南芥中检测到 3 个编码 11S 蛋白的基因, 分别为 *AtCRU₁*、*AtCRU₂* 和 *AtCRU₃*。Wang 等^[23]通过 QTL 分析将 *qBSC-1* 定位于第 20 染色体, 并发现 *qBSC-1* 可以调控大豆种子储藏蛋白。Lotan 等^[24]和 Soderman 等^[25]研究发现 *ABI₄* 和 *LEC₁* 调控种子储藏蛋白的表达。Zhang 等^[26]研究发现 *AtMYB118* 的过表达可以上调胚胎发生时期大量积累蛋白的基因, 说明 *AtMYB118* 可能在胚胎发生种子成熟过程中发挥重要作用。Crowe 等^[27]研究发现, 将全长 *ABI₃* 和融合了 GUS 的油质蛋白共同进行转化时, GUS 的表达量增高 4~6 倍。Parcy 等^[28]对在拟南芥中组成型表达 *ABI₃* 时, 种子特异的基因包括 *Em* 和储藏蛋白物的叶片组织中都有表达。其它研究表明 *FUS₃* 和 *LEC₁* 可以与 *ABI₃* 互作实现组织特异性和发育阶段特异的表达^[29]。这些研究为今后通过转基因技术培育高蛋白大豆品种奠定了基础, 但是由于大豆蛋白的代谢受多个基因的调控, 其代谢网络尚不清楚, 仍需进一步的研究。

参考文献

[1] 王玉莲, 宗春美, 王燕平, 等. 浅析大豆育成品种系谱分析[J]. 大豆科技, 2014(2): 43-44. (Wang Y L, Zong C M, Wang Y P, et al. Shallow of soybean varieties bred pedigree analysis [J]. Soybean Science and Technology, 2014(2): 43-44.)

[2] 张子金. 中国大豆品种志[M]. 北京: 中国农业出版社, 1985: 39-239. (Zhang Z J. The soybean varieties [M]. Beijing: The Agriculture Press of China, 1985: 39-239.)

[3] 盖钧镒, 熊冬金, 赵团结. 中国大豆育成品种系谱与种质基础[M]. 北京: 中国农业出版社, 2015. (Gai J Y, Xiong D J, Zhao T J. The pedigree and germplasm bases of soybean cultivars

released in China (1923-2005) [M]. Beijing: The Agriculture Press of China, 2015.)

[4] 白艳凤, 王玉莲, 王燕平, 等. 牡豆8号祖先亲本追溯及遗传解析[J]. 植物资源学报, 2015, 16(3): 485-489. (Bai Y F, Wang Y L, Wang Y P, et al. Ancestors tracking and genetic dissection for released soybean cultivar Mudou No. 8 [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(3): 485-489.)

[5] 郝世涛, 牛若超. 克山大豆种质及利用研究[J]. 大豆通报, 1996(5): 23-25. (Hao S T, Niu R C. Make use of the research of Keshan soybean [J]. Soybean Bulletin, 1996(5): 23-25.)

[6] 陈维元, 吕德昌, 姜成喜, 等. 绥农号大豆血缘关系分析[J]. 黑龙江农业科学, 2004(4): 9-12. (Chen W Y, Lyu D C, Jiang C X, et al. Pedigree analysis of soybean cultivars vamed by Suinong [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2004(4): 9-12.)

[7] 秦君, 李英慧, 刘章雄, 等. 用 SSR 分子标记解析大豆品种绥农14与系谱亲本间的遗传关系[J]. 中国农业科学, 2008, 41(12): 3999-4007. (Qin J, Li Y H, Liu Z X, et al. Genetic relationship among parents of elite soybean (*Glycine max*) cultivars Suinong 14 pedigree revealed by SSR markers[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(12): 3999-4007.)

[8] 顾德军, 付连舜, 杨德忠. 铁丰系列大豆品种选育与应用概况[J]. 杂粮作物, 2007, 27(2): 98-100. (Gu D J, Fu L S, Yang D Z. Selection and utilization of Tiefeng series soybean variety [J]. Rain Fed Crops, 2007, 27(2): 98-100.)

[9] 郭娟娟, 常汝镇, 章建新, 等. 日本大豆种质十胜长叶对我国大豆育成品种的遗传分析[J]. 大豆科学, 2007, 26(3): 807-812. (Guo J J, Chang R Z, Zhang J X, et al. Contribution of Japanese soybean germplasm Tokachi-Nagaha to Chinese to soybean [J]. Soybean Science, 2007, 26(3): 807-812.)

[10] 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.)

[11] 郭泰, 王志新, 吴秀红, 等. 国外大豆资源利用与小粒大豆品种创新[J]. 中国农学通报, 2009, 25(22): 306-310. (Guo T, Wang Z X, Wu X H, et al. Foreign soybean resources utilization and small grain soybean variety innovation [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(22): 306-310.)

[12] 张煜, 李娜娜, 丁汉凤, 等. 野生大豆种质资源及创新应用研究进展[J]. 山东农业科学, 2012, 44(4): 31-35. (Zhang Y, Li N N, Ding H F, et al. Research progress of wild soybean germplasms and utilization [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2012, 44(4): 31-35.)

[13] 盖钧镒, 熊冬金, 赵团结. 1923-2005年中国大豆育成品种种质的地理来源及其遗传贡献[J]. 作物学报, 2008, 34(2): 175-183. (Gai J Y, Xiong D J, Zhao T J. Geographical sources of germplasm and their nuclear and cytoplasmic contribution to soybean cultivars released during 1923 to 2005 in China [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(2): 175-183.)

[14] 曹永强, 宋书宏, 王文斌, 等. 拓宽大豆育种遗传基础研究进展[J]. 辽宁农业科学, 2005(6): 34-36. (Cao Y Q, Song S H, Wang W B, et al. Research progress of broadening the genetic basis of soybean [J]. Liaoning Agricultural Sciences, 2005(6): 34-36.)

[15] 金晓飞, 曹凤臣, 徐丽娟, 等. 浅谈利用野生大豆创制育种资源和新品种[J]. 东北农业科学, 2017, 42(1): 12-15. (Jin X F, Cao F C, Xu L J, et al. A brief discussion on use of wild soybean to create breeding resources and varieties [J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2017, 42(1): 12-13.)

[16] 张国栋. 黑龙江省大豆推广品种的细胞质来源初步研究[J]. 大豆科学, 1987, 6(4): 313-316. (Zhang G D. The cytoplasm sources research of soybean varieties in Heilongjiang province [J]. Soybean Science, 1987, 6(4): 313-316.)

[17] 王彩洁, 孙石, 吴宝美, 等. 20世纪40年代以来中国大面积种植大豆品种的系谱分析[J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(3): 246-252. (Wang C J, Sun S, Wu B M, et al. Pedigree analysis of the most planted soybean cultivars in China since 1940s [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2013, 35(3): 246-252.)

[18] 杨春燕, 姚利波, 刘兵强, 等. 国内外大豆品质育种研究方法与最新进展[J]. 华北农学报, 2009, 24(S1): 75-78. (Yang C Y, Yao L B, Liu B Q, et al. Advance on soybean quality breeding in China and abroad [J]. Acta Agricultura Boreali-Sinica, 2009, 24(S1): 75-78.)

[19] 张金巍, 韩粉霞, 孙君明, 等. 大豆微核心种质蛋白质及脂肪含量的遗传变异[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(2): 405-410. (Zhang J W, Han F X, Sun J M, et al. Genetic variation of protein and fat content in soybean mini core collections [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(2): 405-410.)

[20] 刘顺湖, 周瑞宝, 盖钧镒. 大豆蛋白质有关性状遗传的分离分析[J]. 作物学报, 2009, 35(11): 1958-1966. (Liu S H, Zhou R B, Gai J Y. Segregation analysis for inheritance of protein related traits in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(11): 1958-1966.)

[21] Krishnan H B, Oehrle N W, Natarajan S S. A rapid and simple procedure for the depletion of abundant storage proteins from legume seeds to advance proteome analysis: A case study using *Glycine max* [J]. Proteomics, 2009, 9(11): 3174-3188.

[22] Withana-gamage T S, Hegedus D D, Qiu X, et al. Characterization of *Arabidopsis thaliana* lines with altered seed storage protein profiles using synchrotron-powered FT-IR spectromicroscopy [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61(4): 901-912.

[23] Wang J, Liu L, Guo Y, et al. A dominant locus, qBSC-1, controls β subunit content of seed storage protein in soybean (*Glycine max*. L.) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(9): 1854-1864.

[24] Lotan T, Ohto M A, Yee K M, et al. *Arabidopsis* leafy cotyledon1 is sufficient to induce embryo development in vegetative cells [J]. Cell, 1998, 93(7): 1195-1205.

[25] Soderman E M, Brocard I M, Lynch T J, et al. Regulation and function of the *Arabidopsis* ABA-insensitive 4 gene in seed and abscisic acid response signaling networks [J]. Plant Physiology, 2000, 124(4): 1752-1765.

[26] Zhang Y, Cao G, Qu L J, et al. Involvement of an R₂R₃-MYB transcription factor gene *AtMYB118* in embryogenesis in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell Reports, 2009, 28(3): 337-346.

[27] Crowe A J, Abenes M, Plant A, et al. The seed-specific transactivator, ABI₃, induces oleosin gene expression [J]. Plant Science, 2000, 151(2): 171-181.

[28] Parcy F, Valon C, Raynal M, et al. Regulation of gene expression programs during *Arabidopsis* seed development: Roles of the ABI₃ locus and of endogenous abscisic acid [J]. The Plant Cell, 1994, 6(11): 1567-1582.

[29] Kirik V, Kolle K, Balzer H J, et al. Two new oleosin isoforms with altered expression patterns in seeds of the *Arabidopsis* mutant fus3 [J]. Plant Molecular Biology, 1996, 31(2): 413-417.