

分子标记研究野生大豆遗传多样性进展

张春宝<sup>1</sup>, 林春晶<sup>1</sup>, 赵丽梅<sup>1</sup>, 董英山<sup>1</sup>, 赵洪锟<sup>2</sup>, 王玉民<sup>1</sup>

(1. 吉林省农业科学院 大豆研究所, 吉林 长春 130033; 2. 吉林省农业科学院 作物资源研究所, 吉林 公主岭 136100)

**摘要:**野生大豆是栽培大豆的近缘野生种,是大豆遗传改良的重要基因源。野生大豆的遗传多样性研究对野生大豆资源的收集、保存、保护和利用具有重要意义。本文从种质库资源的多样性,不同国家野生大豆资源的多样性,野生大豆种群的多样性和野生大豆种群间的遗传分化几个方面,总结了利用 RAPD、AFLP 和 SSR 等 DNA 分子标记技术对野生大豆资源和种群进行遗传多样性研究的进展。

**关键词:**野生大豆;分子标记;遗传多样性

**中图分类号:**S565.1      **文献标识码:**A      **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2018.01.0008

Advances in Evaluation of Genetic Diversity in Wild Soybean by Molecular Markers

ZHANG Chun-bao<sup>1</sup>, LIN Chun-jing<sup>1</sup>, ZHAO Li-mei<sup>1</sup>, DONG Ying-shan<sup>1</sup>, ZHAO Hong-kun<sup>2</sup>, WANG Yu-min<sup>1</sup>

(1. Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China; 2. Crop Resources Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China)

**Abstract:** Wild soybean (*Glycine soja*) is the ancestor of cultivated soybean (*Glycine max*) and is an important gene pool for soybean genetic improvement. The evaluation of the genetic diversity of wild soybean is of great importance for the collection, preservation, conservation and utilization of wild soybean resources. This article reviewed the advances of using molecular markers, such as RAPD, AFLP and SSR markers, in evaluation the genetic diversity of wild soybean from 4 aspects, included the genetic diversity of wild soybean from the genebank, the genetic diversity of wild soybean from different countries, the genetic diversity of wild soybean populations, and the genetic differentiation between populations of wild soybean.

**Keywords:** Wild soybean; Molecular marker; Genetic Diversity

野生大豆主要分布在中国、朝鲜半岛、日本以及俄罗斯的远东地区。早在上世纪 40 年代,丁振麟等<sup>[1]</sup>就开展了野生大豆重要形态及农艺性状的遗传规律研究。在 20 世纪 70 年代末,中国开展了全国范围的野生大豆资源考察,并初步对其农艺学和形态学等性状进行观察,对品质性状进行了分析,明确了野生大豆具有蛋白含量高、抗逆性强等一些优异特性。进入 20 世纪 80 年代,徐豹等<sup>[2]</sup>开始对野生大豆进行多学科全面研究,野生大豆生物学研究也进入了新阶段。1999 年,第一部野生大豆研究专著《中国野生大豆生物学研究》出版。

野生大豆(*Glycine soja* Siebold & Zucc.)是栽培大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)的近缘野生种。其遗传多样性比栽培大豆更为丰富,蕴藏着栽培大豆中没有的优异基因,是大豆遗传改良的重要基因源。赵洪锟等<sup>[3-5]</sup>通过不同的分子标记技术证实了野生大豆比栽培大豆具有更高的遗传多样性。Lam

等<sup>[6]</sup>通过高通量测序技术对 14 株栽培大豆和 17 株野生大豆进行了全基因组重测序后利用 SNP 分型,发现与栽培大豆相比,野生大豆具有更丰富的遗传多样性。然而,随着工业化、现代化建设的进程及人类不合理的开发活动,对野生大豆生境造成了严重的破坏,致使野生大豆种群数量逐渐减少,甚至绝迹,这意味着这些种质资源所携带的遗传基因也随之消失<sup>[7]</sup>。因此,加快野生大豆遗传多样性的保护和利用至关重要且势在必行。

随着分子生物学的发展,各种分子标记技术逐步被用于生物的遗传多样性研究。本文综述了分子标记技术在野生大豆资源及野生大豆种群遗传多样性研究方面的进展,期望对野生大豆资源收集、保存、保护和利用提高参考。

### 1 资源库野生大豆资源的遗传多样性

中国是世界上收集保存野生大豆资源最多的

收稿日期:2017-07-17  
基金项目:吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2017JQ018,CXGC2017ZD014);国家自然科学基金(31300282);农业部野生资源保护与利用项目(09162130135252028)。  
第一作者简介:张春宝(1980-),男,博士,副研究员,主要从事大豆遗传育种。E-mail:cbzhang@126.com。  
通讯作者:赵洪锟(1974-),女,博士,研究员,主要从事野生大豆资源研究。E-mail:zhaohk99@126.com;  
王玉民(1968-),男,博士,研究员,主要从事大豆种质资源研究。E-mail:wangym@cjaas.com。

国家,目前国家种质资源库收集保存野生大豆资源 8 518 份,由于资源数量较多,对其进行全面分析比较困难。不同的研究由于取材不同,研究分析的侧重点不同,致使研究结果也不一致。

### 1.1 不同省份野生大豆资源的遗传多样性

除新疆、青海和海南外,野生大豆在中国其它各省区均有分布。李建东等<sup>[8]</sup>利用 40 对 SSR 引物对 30 份辽宁省的野生大豆材料进行分析,发现辽宁中部平原半湿润区内的遗传多样性指数、平均等位变异数和种质数最高,其次为东部山地湿润区,西部丘陵半干旱区内平均等位变异数和遗传多样性指数均最低,其分布种质数最少。东部山地湿润区和中部平原半湿润区之间的遗传相似性最高(0.649 6),遗传距离最近(0.431 4),而西部丘陵半干旱区和西北部平原低丘半湿润区之间的遗传相似性最低(0.432 6)遗传距离最远(0.837 9)。聚类结果表明品种的地理来源和 SSR 分子标记的结果不存在显著的相关性。王果等<sup>[9]</sup>以山西省已编目入库的 544 份野生大豆为材料,对其质量性状、数量性状及 SSR 标记进行遗传多样性分析。表型和分子检测结果表明太原野生大豆材料的变异类型丰富、多样性程度较高。陈辉等<sup>[10]</sup>利用 60 对 SSR 引物对 24 份安徽省的野生大豆材料进行分析,结果表明 Simpson 指数为 0.406 3 ~ 0.883 5,平均值 0.720 3;Shannon-weaver 指数为 0.619 1 ~ 2.166 2,平均值为 1.457 4。聚类分析可以将安徽省野生大豆资源分为江淮丘陵野生大豆类群和淮北、沿江、皖西和皖南混合类群两大类群。程春明等<sup>[11]</sup>利用 48 对 SSR 引物对江西省南北分布范围在 N25°14' ~ N29°43',东西分布范围在 E114°23' ~ E118°14',海拔分布在 6 ~ 281 m 的 192 份野生大豆种质资源进行了分析。发现 N28° ~ N29°间多态性信息含量(PIC)值和基因多样性值分别为 0.701 和 0.733 5;而 N26° ~ N27°间 PIC 值和基因多样性值分别为 0.327 0 和 0.380 8。据此认为低纬度地区野生大豆的遗传多样性低于高纬度地区。

由于野生大豆在各个省区分布和采集情况不同,通常样本采集多的地区,所检测到的等位变异数亦较多,因而显示该地区具有较高的遗传多样性。这些地区的生态环境可能更适合野生大豆生长,野生大豆分布较多,因而收集和保存数量较多。

### 1.2 不同地区野生大豆资源的遗传多样性

Li 等<sup>[4]</sup>利用 RAPD 标记技术对来自于黑龙江、山东、江苏和山西 4 个省份的 40 份野生和 40 份栽培大豆种质进行分析。发现野生大豆组内的遗传

距离大于栽培大豆组内的遗传距离,但小于栽培大豆和野生大豆组间的遗传距离。聚类 and 主成分分析将栽培大豆和野生大豆分为 2 组,聚类结果普遍反映其所在的原产地的地理区域。魏苗等<sup>[12]</sup>利用 60 对 SSR 引物对东北 52 份野生大豆资源进行遗传多样性分析。其中 40 对 SSR 引物扩增出 408 个等位变异,平均每个位点等位变异 10.2 个。Shannon-Weaver 指数变化范围为 1.220 3 ~ 2.639 2,平均为 2.056 0,证实东北野生大豆具有较丰富的遗传变异,并认为辽河平原为东北野生大豆的初生遗传多样性中心,辽东丘陵区可能为东北野生大豆的次生多样性中心。基于 SSR 数据,把 52 份野生大豆材料共聚为 6 大类,聚类结果与野生大豆材料地理分布具有一定的相关性。

这 2 项研究中野生大豆材料来自不同的省份,其地理距离显然要高于同一省份材料之间的地理距离,聚类结果与野生大豆材料地理分布具有一定的相关性。一般来讲,采集距离相近的野生大豆之间的亲缘关系越近。

### 1.3 野生大豆“核心种质”的遗传多样性

上述研究所用的野生大豆材料来源于不同省份和不同地区,并不能代表中国野生大豆资源的整体样本。刘亚男等<sup>[13]</sup>利用 70 对 SSR 引物对 96 份野生大豆微核心种质进行了遗传多样性分析。结果表明 PIC 值、特异带的种类、产生特异带的引物数的高低顺序为:东北 > 长江流域 > 华北 > 华南。若考虑到各地区材料保存数量的不平衡,以个体平均值计算,华南地区遗传多样性似乎最高,依次向北方降低。文自翔等<sup>[14]</sup>选用 60 对 SSR 标记和 cpSSR 标记对不同生态区的 196 份野生大豆和 393 份栽培大豆地方品种进行研究。发现野生大豆类群的总的特有等位变异数量按东北、长江中下游、黄淮、中南 - 西南区依次下降,但群体特有等位变异均值则按长江中下游、中南 - 西南、东北、黄淮依次下降。同时还发现长江中下游野生大豆类群遗传多样性较高。Li 等<sup>[15]</sup>对野生大豆核心种质基因库中 375 份材料进行了 SSR 分析,结果表明每个基因座位的平均等位基因数为 19.62,平均基因多样性为 0.89,种群内遗传多样性系数为 0.81,遗传分化系数为 0.08。中国北方、黄河流域、中部地区以及长江流域为遗传多样性中心。

董英山等<sup>[16]</sup>对 6 172 份中国野生大豆进行群体遗传学分析发现,中国有东北中南部、黄河中下游和秦岭山区及东南沿海地区 3 个野生大豆多样性中心。并证实分子标记与表型鉴定结果基本一致。

2 中国与外国野生大豆的遗传多样性比较

除我国外,作为温带物种的野生大豆还广泛分布于日本、韩国、朝鲜及俄罗斯远东地区。各国科学家采用 SSR 标记比较了中国与其它国家野生大豆资源的遗传多样性。Wang 和 Takahata<sup>[17]</sup>采用 10 个 SSR 标记比较分析了 45 份中国野生大豆和 60 份日本野生大豆的遗传多样性特点,发现中国野生大豆的遗传分化系数高于日本野生大豆的遗传分化系数,而群体内基因多样性值在两国野生大豆群体间完全一致,认为中国和日本的野生大豆群体是独立进化的。张小明等<sup>[18]</sup>利用 12 个 SSR 标记对来自俄罗斯和黑龙江省的 82 份野生大豆进行遗传多样性分析,聚类分析时同一地区的材料有聚在一起的趋势,但不能将俄罗斯和中国黑龙江的野生大豆种群彻底分开。Lee 等<sup>[19]</sup>采用 SSR 标记分析了 210 份韩国、34 份中国、35 份日本以及 5 份俄罗斯东部的 274 份野生大豆材料,证实中国、日本和韩国的野生大豆种群都具有较高的遗传多样性,各自的 PIC 值分别达到 0.849、0.818 和 0.804,但其证实韩国野生大豆多样性指数与中国没有差异。朴向民等<sup>[20]</sup>利用 9 对 SSR 引物对 36 份中国吉林省和 40 份韩国野生大豆材料进行分析,在全部 76 份材料中,共检测到 172 个等位基因,每对 SSR 引物平均可获得 19.1 个等位基因。其中中国吉林省的野生大豆资源平均 12.3 个,而韩国的野生大豆资源平均为 13.7 个,二者的 PIC 值分别为 0.821 和 0.868,也发现两者遗传多样性并没有明显差异。但聚类分析可以将中国吉林省与韩国的野生大豆明显分为两大类群。

通过对以上研究进一步分析,日本与中国的地理距离较远,中间隔有海洋,导致中国野生大豆和日本野生大豆的分化比较明显;韩国距中国较近,位于 N38°以南,不与中国直接接壤,两项研究可能由于取样不同所得到的结果有所不同;俄罗斯远东与中国黑龙江接壤,致使来自这 2 个地区的野生大豆不能完全分开。

3 野生大豆种群的遗传多样性研究

物种或居群的遗传多样性大小是长期进化的产物,是其生存适应和发展进化的前提。一个种群的遗传变异越丰富或遗传多样性越高,对环境变化的适应能力就越强,就更容易开拓新环境和扩展其分布范围<sup>[21]</sup>。

周晓馥等<sup>[22]</sup>对 N25°野生大豆种群的 16 个样

本进行了 RAPD 和 SSR 标记分析。RAPD 分析结果表明样本间的平均遗传距离为 0.153 6,杂合度为 0.324 8。SSR 标记分析结果表明样本间的平均遗传距离为 0.220 9,杂合度为 0.696 1。聚类分析结果表明 N25°野生大豆 16 个样本分成 5 类,并认为虽然取样来自于小范围种群,但 N25°野生大豆小种群内仍存在大量遗传分化和高度的遗传变异。孙晓环等<sup>[23]</sup>利用 28 对 SSR 引物分析了吉林省龙井保护区 1 个居群 32 份野生大豆的遗传多样性,发现了 120 个等位变异,平均等位变异数为 4.29;遗传相似系数为 0.58~1.00,平均相似系数为 0.63。聚类分析结果表明,该居群野生大豆的生长趋势与地理位置有明显的相关性,呈遗传斑块生长。Simpson 指数分布范围为 0.119 1~0.673 8,平均值为 0.454 4;Shannon-weaver 指数分布范围为 0.277 1~1.478 3,平均值为 0.886 5。利用遗传多样性指数分析显示该居群的野生大豆具有较高的遗传多样性。王丹等<sup>[24]</sup>以采集于冀东沿海地区的野生大豆 370 份及黑龙江省野生大豆 2 份为材料,利用 27 对 SSR 引物进行遗传多样性分析。结果显示冀东沿海地区野生大豆材料表现出更多的遗传多样性。聚类分析结果表明内陆材料与冀东靠近海岸线地区的材料之间存在着明显的遗传差异;同一居群的材料遗传距离很近,有些不同居群的材料由于生境相似遗传距离相距近;但是同一居群内的材料也有出现明显的遗传分化。赵青松等<sup>[25]</sup>利用 SSR 分子标记分析广东省 5 个县野生大豆种群的遗传变异,5 个野生大豆种群共检测出 263 个等位变异,在 60 个 SSR 位点平均同一位点上等位基因数目为 4.38 个;不同群体中特有等位基因数不同;期望杂合度的变化范围为 0.073~0.899,Shannon 指数变化范围为 0.162~2.174。表明广东不同野生大豆种群间遗传多样性差异较大,而且种群内基因类型多,证明广东野生大豆群体保存了丰富的基因资源。

可见,从南到北(N25°、广东 5 县、冀东沿海地区、吉林龙井)的野生大豆小种群内存在大量的遗传分化和高度的遗传变异,这为建立野生大豆原位保护点提供了科学依据。

4 野生大豆种群间的遗传分化

野生大豆种内的变异分成两个层次:一是大范围的生态倾群,二是小地区的变异。开展野生大豆的生态遗传学研究,探讨野生大豆种群在不同尺度内遗传变异的成因和机制,可以为野生大豆资源保护及取样对策制定提供分子生物学依据<sup>[26]</sup>。

#### 4.1 小尺度范围种群的遗传分化

府宇雷等<sup>[27]</sup>应用 RAPD 标记对浙江金华地区 5 个野生大豆种群进行了遗传变异研究。通过分析发现金华地区种群内遗传多样性只有 21.5%, 而野生大豆种群间高达 78.5%。金华地区野生大豆小种群存在不同程度的遗传变异, 只有少部分的遗传变异存在于种群内, 大部分的遗传变异存在于野生大豆种群间。形成并维持其分布格局的主要因素是遗传漂变。小地区范围内野生大豆种群的遗传分化符合大豆自交植物的特点。关荣霞等<sup>[28]</sup>用 53 对 SSR 引物对采自辽宁新宾县野生大豆原位保护区 10 个自然居群 150 株野生大豆材料进行遗传多样性分析, 发现居群期望杂合度为 0.317, 群体间分化系数为 0.667, 说明居群内分化较小, 大部分遗传变异存在于居群间。

浙江金华地区 5 个野生大豆种群是在浙江省金华市北山南坡  $3.2 \times 4.8 \text{ km}^2$  内, 各样点范围  $100 \sim 200 \text{ m}^{[26]}$ ; 辽宁省新宾县野生大豆原位保护区的自然居群位于公路边的一个山坡上, 一条沟把山坡与周围山体分割, 从山坡顶到距离坡底约 200 m 长、140 m 宽的坡体上分布着 10 个野生大豆居群<sup>[28]</sup>。这 2 项研究均发现大部分遗传变异存在于居群间, 并建议异位保护取样时, 应从不同居群中采集样本。

#### 4.2 大尺度范围种群的遗传分化

钱吉等<sup>[29]</sup>初步筛选了 10 个长 RAPD 引物和 20 个短随机序列引物, 对 5 个纬度生境的野生大豆进行了 PCR 扩增, 聚类分析结果表明, N31° 的 SHL 与 N35° 的 J35 率先聚类, 且其遗传距离为 0.214, 明显小于其大类与 N25° 的 L25 聚类时 0.189 的遗传距离, 说明种群间的遗传距离与地理纬度存在明显的相关性。府宇雷等<sup>[26]</sup>利用 RAPD 技术分别对我国分布在 5 个纬度的 8 个不同地点的野生大豆种群进行了群体多样性研究。结果显示不同纬度野生大豆种群具有丰富的遗传变异, 野生大豆种群间的遗传变异与地理纬度有一定正相关。其遗传分化的格局与地理环境的变化相关, 与大豆的随机交配种群的进化学说相符。徐立恒等<sup>[30]</sup>使用 40 对 SSR 引物分析了中国自 N23° 到 N52° 的包括黑龙江、北京、天津、安徽、湖北、重庆、河南、广东在内 8 个省的自然野生大豆分布区的 15 个天然野生大豆种群的遗传结构和遗传多样性。通过聚类分析证实, 野生大豆天然种群在大的空间尺度上明显存在地理相关性; 研究用到的 15 个野生大豆种群存在于 2 个地理分布区中, 可分为 4 组, 包括黄河以南区域和天津在内的以北区域的两大地域的地理分化, 其中黄河

以南区域遗传多样性低于天津以北地理区。He 等<sup>[31]</sup>利用 20 个核 SSR (nSSR) 标记和 5 个叶绿体 SSR (cpSSR) 标记对来自中国、日本和韩国 43 个地点的 604 份野生大豆材料进行了遗传多样性和群体结构研究。与其它自交种相比, 野生大豆遗传多样性较高; 长江中下游地区野生大豆的遗传多样性最高。而 cpSSR 标记多态性分析发现韩国也是一个多样性中心。系统发育进化树显示, 所有材料分成两组, 一组为来自中国西北和中国北方的群体, 另一组由中国东北、日本、韩国、长江中下游、中国南方和西南的群体组成。

由此可见, 在大的空间尺度上, 野生大豆天然种群间存在一定的遗传变异, 且种群间的遗传距离与地理纬度存在明显的相关性; 而对野生大豆种群结构的研究也表明, 野生大豆种群间的遗传变异与地理纬度相关。

### 5 展 望

随着高通量测序技术的不断发展, 对野生大豆遗传多样性的研究已从传统的分子标记方法向更加精细的 SNP 分型快速发展。大豆基因组序列公布, 大小约 1.1 Gb, 预测有 46 430 个蛋白编码基因<sup>[32]</sup>。Kim 等<sup>[33]</sup>以栽培大豆基因组为参考, 组装了野生大豆基因组序列, 一致的序列覆盖了 915.4 Mb, 代表了栽培大豆基因组序列的 97.65%。与栽培大豆相比, 野生大豆基因组的核苷酸序列含有 2.5 Mb 的替代碱基和 406 kb 的小插入/删除, 与栽培的基因组的差别约为 0.31%。除了被定位的 915.4 Mb 一致序列外, 在野生大豆基因组中还发现了 32.4 Mb 的大量缺失和 8.3 Mb 的新序列。Lam 等<sup>[6]</sup>对 17 份野生大豆和 14 份栽培大豆进行了重测序, 比较了野生和栽培大豆遗传变异模式, 在野生大豆中鉴定出高水平的等位多样性。在大豆基因组中存在高度的连锁不平衡。鉴定出 205 614 个 SNP, 可能用于 QTL 定位和关联研究。Li 等<sup>[34]</sup>选择 7 份代表性的野生大豆进行从头测序和独立组装, 构建了野生大豆泛基因组, 通过基因间比较分析, 鉴定出家系特异基因和拷贝数变异或大的效应突变基因, 其中一些受到正向选择, 可能与生物抗性、种子组成、花期、熟期、器官大小和生物量等农艺性状相关。约 80% 的泛基因组存在于所有 7 份材料中 (核心基因组), 而其余非必要的基因组 (非核心基因组) 变异更大, 反映了其在适应各种环境中的作用。Zhou 等<sup>[35]</sup>对野生、地方和改良大豆种质共 302 份进行了深度重测序和基因组分析, 检测到 230

个选择性清除位点和 162 个受选择的拷贝数变异。全基因组关联分析揭示 10 个选择区域与 9 个驯化或改良性状相关,还发现 13 个之前未发现的农艺性状的 QTL 位点,包括油分含量、株高和茸毛形状。在 230 个选择区域中,有 96 个与已报道的油分 QTL 有关,21 个含有脂肪酸生物合成基因,说明大豆油分性状受人工选择较多。

在野生大豆向栽培大豆进化过程中,致使野生大豆中的一些不利性状消失。近年来发现一些与驯化性状有关的 SNP 位点。例如最近发表的种皮渗透相关基因 *Hs1-I*<sup>[36]</sup>,大豆种子大小控制基因 *BS1*<sup>[37]</sup>,控制百粒重相关基因 *PP2C-1*<sup>[38]</sup> 等均是过野生大豆资源 SNP 分型后发现其是野生大豆驯化过程中存在遗传多样性的基因。大豆进化性状研究已成为研究热点,未来将有更多与大豆进化有关的基因被发现。

参考文献

[1] 丁振麟. 野生大豆与栽培大豆之遗传研究[J]. 中华农学会报, 1945(182): 4778. (Ding Z L. Genetic study on wild and cultivated soybean[J]. Journal of the agricultural association of china, 1945(182): 4778. )

[2] 徐豹, 路琴华. 大豆生态研究 I 中国不同纬度野生大豆的光温生态分析[J]. 大豆科学, 1983, 2(3): 155-168. (Xu B, Lu Q H. Soybean ecology I effect of photoperiod and day/night temperature on development of wild soybean in China[J]. Soybean Science, 1983, 2(3): 155-168. )

[3] 赵洪锟, 庄炳昌, 王玉民, 等. 中国不同纬度野生大豆和栽培大豆 AFLP 分析[J]. 高技术通讯, 2000(7): 32-35. (Zhao H K, Zhuang B C, Wang Y M, et al. AFLP analysis of wild (*G. soja*) and cultivated soybean (*G. max*) in China[J]. High Technology Letters, 2000(7): 32-35. )

[4] Li Z, Nelson R L. RAPD marker diversity among cultivated and wild soybean accessions from four Chinese provinces[J]. Crop Science, 2002, 42: 1737-1744.

[5] An W, Zhao H K, Dong Y S, et al. Genetic diversity in annual wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et. zucc.) and cultivated soybean (*G. max*. Merr) from different latitudes in China[J]. Pakistan Journal of Botany, 2009, 41(5): 2229-2242.

[6] Lam H M, Xu X, Liu X, et al. Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection[J]. Nature Genetics, 2010, 42: 1053-1059.

[7] 林红, 齐宁, 李向华, 等. 黑龙江省野生大豆资源考察研究[J]. 中国油料作物学报, 2006, 28(4): 427-430. (Lin H, Qi N, Li X H, et al. New progress on wild soybean survey in Heilongjiang province[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2006, 28(4): 427-430. )

[8] 李建东, 燕雪飞, 董思言, 等. 辽宁省野生大豆种质资源的 SSR 遗传多样性分析[J]. 大豆科学, 2010, 29(1): 28-32. (Li J D, Yan X F, Dong S Y, et al. Analysis of genetic diversity

of *Glycine soja* germplasm resources in Liaoning province[J]. Soybean Science, 2010, 29(1): 28-32. )

[9] 王果, 胡正, 张保缺, 等. 山西省野生大豆资源遗传多样性分析[J]. 中国农业科学, 2008, 41(7): 2182-2190. (Wang G, Hu Z, Zhang B Q, et al. Genetic diversity analysis of Shanxi's wild soybean (*Glycine soja*) [J]. Chinese Agricultural Sciences, 2008, 41(7): 2182-2190. )

[10] 陈辉, 张磊, 张文明, 等. 安徽省新收集野生大豆种质资源的 SSR 分析[J]. 中国农学通报, 2008, 24(3): 345-349. (Chen H, Zhang L, Zhang W M, et al. SSR analysis of newly collected wild soybean germplasms from Anhui province[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008, 24(3): 345-349. )

[11] 程春明, 杨存义, 马启彬, 等. 江西野生大豆遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(6): 928-933, 94. (Cheng C M, Yang C Y, Ma Q B, et al. Genetic diversity analysis of wild soybean resources in Jiangxi[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2011, 12(6): 928-933, 94. )

[12] 魏苗, 李建东, 燕雪飞, 等. 中国东北野生大豆 SSR 遗传多样性及亲缘关系分析[J]. 大豆科学, 2011, 30(3): 388-392, 396. (Wei M, Li J D, Yan X F, et al. Analysis of genetic diversity and relationship of *Glycine soja* in Northeast China[J]. Soybean Science, 2011, 30(3): 388-392, 396. )

[13] 刘亚男, 李向华, 王克晶. 国家基因库野生大豆微核心样本遗传变异性的 SSR 标记分析[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(2): 211-217. (Liu Y N, Li X H, Wang K J. Analysis of the genetic variability for the mini-core collection of Chinese wild soybean (*Glycine soja*) collection in the national gene bank based on SSR markers[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2009, 10(2): 211-217. )

[14] 文自翔, 赵团结, 丁艳来, 等. 中国栽培及野生大豆的遗传多样性、地理分化和演化关系研究[J]. 科学通报, 2009, 54(21): 3301-3310. (Wen Z X, Zhao T J, Ding Y L, et al. Genetic diversity, geographic differentiation and evolutionary relationship among ecotypes of *Glycine max* and *G. soja* in China[J]. Chinese Science Bulletin, 2009, 54(21): 3301-3310. )

[15] Li X H, Wang K J, Jia J Z. Genetic diversity and differentiation of Chinese wild soybean germplasm (*G. soja* Sieb. & Zucc.) in geographical scale revealed by SSR markers[J]. Plant Breeding, 2009, 128: 658-664.

[16] 董英山, 庄炳昌, 赵丽梅, 等. 中国野生大豆遗传多样性中心[J]. 作物学报, 2000, 26(5): 521-527. (Dong Y S, Zhuang B C, Zhao L M, et al. The Genetic diversity centers of annual wild soybean in China [J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(5): 521-527. )

[17] Wang K, Takahata Y. A preliminary comparative evaluation of genetic diversity between Chinese and Japanese wild soybean (*Glycine soja*) germplasm pools using SSR markers[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2007, 54(1): 157-165.

[18] 张小明, 刘丽君, 唐晓飞, 等. 中俄大豆种质遗传多样性分析[J]. 大豆科学, 2008, 27(1): 15-20. (Zhang X M, Liu L J, Tang X F, et al. Genetic diversity of soybean germplasm in Russia and China [J]. Soybean Science, 2008, 27(1): 15-20. )

[19] Lee J, Yu J, Hwang Y, et al. Genetic diversity of wild soybean

- (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) accessions from South Korea and other countries[J]. *Crop Science*, 2008, 48(2): 606-616.
- [20] 朴向民, 张圣珍, 许建, 等. 中国吉林省和韩国野生大豆的遗传多样性及遗传关系分析 [J]. *大豆科学*, 2009, 28(2): 181-185. (Piao X M, Zhang S Z, Xu J, et al. Genetic diversity of annual wild soybean (*Glycine Soja*) between China Jilin province and Korean [J]. *Soybean Science*, 2009, 28(2): 181-185.)
- [21] Huenneke L F. Ecological implications of genetic variation in plant populations//Falk D A, Holsinger K E. *Genetics and conservation of rare plants*[M]. New York: Oxford University Press, 1991: 31-44.
- [22] 周晓馥, 庄炳昌, 王玉民, 等. 利用 RAPD 与 SSR 技术进行野生大豆种群内分化的研究 [J]. *中国生态农业学报*, 2002, 10(4): 6-9. (Zhou X F, Zhuang B C, Wang Y M, et al. Population differentiation of wild soybean based on the RAPD and SSR analysis[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, 10(4): 6-9.)
- [23] 孙晓环, 刘晓冬, 赵洪锟, 等. 吉林省龙井保护区野生大豆居群遗传多样性的研究[J]. *吉林农业科学*, 2010, 35(2): 1-4. (Sun X H, Liu X D, Zhao H K, et al. Diversity of a population of wild soybean (*G. soja*) growing in Longjing conserved region of Jilin Province [J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2010, 35(2): 1-4.)
- [24] 王丹, 乔亚科, 韩粉霞, 等. 河北东部沿海地区野生大豆 SSR 多样性分析[J]. *大豆科学*, 2010, 29(4): 555-558. (Wang D, Qiao Y K, Han F X, et al. Genetic diversity of *Glycine soja* in eastern coastal area of Hebei province [J]. *Soybean Science*, 2010, 29(4): 555-558.)
- [25] 赵青松, 陈振伦, 赵云云, 等. 广东 5 个野生大豆居群的遗传多样性分析[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(9): 1768-1774. (Zhao Q S, Chen Z L, Zhao Y Y, et al. Genetic diversity of 5 wild soybean populations from Guangdong [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(9): 1768-1774.)
- [26] 府宇雷, 钱吉, 马玉虹, 等. 不同尺度下野大豆种群的遗传分化[J]. *生态学报*, 2002, 22(2): 176-184. (Fu Y L, Qian J, Ma Y H, et al. Genetic differentiation research on populations of wild soybeans in different scales [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(2): 176-184.)
- [27] 府宇雷, 钱吉, 张美云, 等. 金华地区野生大豆小种群的分子生态学研究[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 1999, 38(5): 584-586. (Fu Y L, Qian J, Zhang M Y, et al. Molecular-Ecology study on sub-population of wild soybeans within jinhua district [J]. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 1999, 38(5): 584-586.)
- [28] 关荣霞, 刘秀敏, 常汝镇, 等. 辽宁新宾县原位保护区野生大豆(*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) 遗传多样性分析[J]. *高技术通讯*, 2006, 16(1): 67-72. (Guan R X, Liu X M, Chang R Z, et al. Genetic diversity analysis of wild soybean (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) from in-situ conserved population in Xinbin county of Liaoning province[J]. *Chinese High Technology Letters*, 2006, 16(1): 67-72.)
- [29] 钱吉, 陈庠, 郑师章, 等. 不同纬度野生大豆种群间的遗传变异[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 1998, 37(2): 208-212. (Qian J, Chen Y, Zheng S Z, et al. Genetic variations among populations of wild soybeans from different latitude[J]. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 1998, 37(2): 208-212.)
- [30] 徐立恒, 李向华. SSR 标记对野生大豆种群遗传结构的研究[J]. *大豆科学*, 2011, 30(1): 41-45. (Xu L H, Li X H. Analysis on genetic structure of wild soybeans populations by SSR markers[J]. *Soybean Science*, 2011, 30(1): 41-45.)
- [31] He S, Wang Y, Volis S, et al. Genetic diversity and population structure: implications for conservation of wild soybean(*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) based on nuclear and chloroplast microsatellite variation [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13: 11262-12608.
- [32] Schmutz J, Cannon S B, Schlueter J, et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean [J]. *Nature*, 2010, 463(7278): 178-183.
- [33] Kim M Y, Lee S, Van K, et al. Whole-genome sequencing and intensive analysis of the undomesticated soybean(*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) genome[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(51): 22032-22037.
- [34] Li Y H, Zhou G, Ma J, et al. De novo assembly of soybean wild relatives for pan-genome analysis of diversity and agronomic traits [J]. *Nature Biotechnology*, 2014, 32(10): 1045-1052.
- [35] Zhou Z K, Jiang Y, Wang Z, et al. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean [J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(4): 408-414.
- [36] Sun L, Miao Z, Cai C, et al. GmHs1-I, encoding a calcineurin-like protein, controls hard-seededness in soybean[J]. *Nature Genetics*, 2015, 47(8): 939-943.
- [37] Ge L, Yu J, Wang H, et al. Increasing seed size and quality by manipulating BIG SEEDS1 in legume species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(44): 12414-12419.
- [38] Lu X, Xiong Q, Cheng T, et al. A PP2C-I allele underlying a quantitative trait locus enhances soybean 100-seed weight [J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(5): 670-684.