

大豆分子标记研究新进展

王 艳,韩英鹏,李文滨

(东北农业大学 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越来越引起大豆育种家的重视。特别是伴随着新技术手段(如 eQTL 分析、GWAS 分析、RNA - seq 等)的发展,分子标记和 QTL 研究越来越趋向于高通量新标记开发、QTL 精细定位以及新分析方法的应用等方面,进而推动了优质、多抗大豆新品种的培育,加快了大豆育种进程。为此,就 2013 年国内外大豆分子标记技术及其应用研究进展进行综述。

**关键词:**大豆;分子标记; QTL;精细定位;关联分析

**中图分类号:**S565. 1      **文献标识码:**A      **DOI:**10. 11861/j. issn. 1000-9841. 2015. 01. 0148

The Advance of Molecular Markers in Soybean

WANG Yan, HAN Ying - peng, LI Wen - bin

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

**Abstract:** With the development and application of functional genomics and high - throughput sequencing technology, molecular breeding has been widely used in soybean breeding researches. Especially with the advances of new techniques (such as eQTL analysis, GWAS, RNA - seq and so on), molecular markers and QTL studies tends to exploit new high - throughput markers, QTL fine mapping and application of new analytical methods, which promote breeding of high quality and multi - resistant soybeans and accelerate the process of soybean breeding. In the present paper we reviewed the technological development and its application of molecular markers in soybean in 2013.

**Keywords:** Soybean; Molecular markers; QTL; Fine mapping; Association analysis

大豆起源于中国,既是重要的植物油和蛋白来源,又是重要的饲料和工业原料。目前我国大豆产量较低,品质不及美洲大豆,是导致大豆进口量急剧增加的原因之一。传统育种方法在提高大豆产量、改善品质、增强抗性等方面具有选择效率低和育种周期长等缺点,迫切需要大豆育种技术的升级换代。

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,特别是随着现代分子生物学的迅速发展,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,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,给大豆遗传育种工作开辟了新途径,加快了大豆的育种进程。本文综述了 2013 年国内外大豆分子辅助育种方面所取得的进展,并结合国内外的研究现状对大豆分子标记辅助育种的应用前景进行展望。

1 大豆分子标记及辅助选择育种技术国外研究动态

利用分子标记开展重要农艺和产量性状的遗传

定位是分子育种的重要基础研究,而分子标记的开发则是分子育种基础的基础。尽管从构建第一个大豆分子遗传图谱<sup>[1]</sup>到现在仅有短短地二十几年的时间,但分子标记辅助育种作为大豆育种的重要途径之一,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 分子标记的发展动态

功能基因组学的发展使 DNA 分子标记技术逐渐向功能标记过渡,特别是高通量测序技术(High - throughput sequencing)的出现不仅使对大豆转录组和基因组进行细致全貌的分析成为可能,更使挖掘高通量多态性 DNA 分子标记变成了现实。基于高通量的基因芯片或测序技术的发展,使得从转录水平挖掘控制复杂性状的基因互作、基因调控网络和代谢途径成为可能。单核苷酸多态性标记(single nucleotide polymorphism, SNP)作为第三代分子标记,因其高密度、分布平均、容易实现自动化等优点成为最具发展潜力的分子标记。而经典的 SSR 标记以其共显性和丰富的多态性等特点,目前仍然是分子辅助育种的有力工具。

Song 等<sup>[2]</sup>为了识别 SNPs 和发展 Illumina Infini-

收稿日期:2014 - 04 - 19  
基金项目:现代农业产业技术体系(CARS - 04 - PS04)。  
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。



um BeadChip,对所选的大豆 DNA 序列进行了分析,将获得的 498 921 777 个 reads 与大豆全基因组比对后共识别出 209 903 个 SNP,经分析最终选择 52 041 个 SNP 用于生成 SoySNP50K iSelect BeadChip,发现 47 337 个 SNPs 在 96 个栽培大豆和 96 个野生大豆中是多态性的和成功的 SNP 等位,其中的 40 841 个 SNPs (占总数 52 041 个 SNP 的 86%)在这些品种中等位基因频率不小于 10%,共识别出 620 个和 42 个候选区域分别与驯化和近来选择相关<sup>[2]</sup>。研究认为,SoySNP50K iSelect SNP BeadChip 可能会成为描述大豆遗传多样性和连锁不平衡及构建高分辨率遗传图谱的一种有力工具。

随着分子生物学和遗传学理论与技术不断完善及高通量测序技术的发展,大豆数量性状 QTL 定位目前正由 QTL 定位向基因精细定位方向发展。Gao 和 Zhu<sup>[3]</sup>研究了大豆豆荚炸裂这一影响收获期大豆产量的性状,利用连锁作图和关联分析将大豆 16 号染色体上调控豆荚炸裂的主效 QTL 位点(*qPDH1*)精细定位在 47 kb 之内。Tuyen 等<sup>[4]</sup>将位于 17 号染色体上耐盐碱的主效 QTL 定位在 GM17 - 12.2 ~ Satt447 之间,并通过精细定位的方法将其定位在物理距离为 771 kb 的遗传标记 GM17 - 11.6 ~ Satt447 之间。

作为推动大豆分子标记发展的重要手段之一,基于连锁不平衡的全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)为研究大豆农艺、品质、产量和抗性等复杂性状提供了新途径,在挖掘大豆多个性状 QTL 及候选基因的过程中应用较多。de Oliveira Pinto Marcos 等<sup>[5]</sup>以大豆品种 A29(3 个 *FAD3* 基因发生突变,亚麻酸含量 1%)和 Tucunaré(野生型,亚麻酸含量 11%)杂交衍生的 182 个  $F_2$  为材料,利用 GWAS 分析大豆籽粒中亚麻酸含量(18:3)与 *FAD3A*, *FAD3B*, 和 *FAD3C* 基因的 SNP 之间的关联位点,发现 *FAD3A* 位点的等位基因替换比其它 2 个位点能产生更大的表型变异。Fallen 等<sup>[6]</sup>利用 Universal Soy Linkage Panel (USLP) 1.0 从 1 536 个 SNP 中识别出 480 个有效遗传标记,其中 10 个大豆籽粒蛋白氨基酸含量的 QTL 位点,为大豆氨基酸范谱的基因型筛选提供了一种新的方法。Hu 等<sup>[7]</sup>利用 GWAS 发现 41 个 SNP 与大豆籽粒大小和籽粒形状相关联,其中 20 个 SNP 与籽粒大小相关,7 个 SNP 与籽粒形状相关,14 个 SNP 与第一主成分相关,暗示籽粒大小和籽粒形状可能受不同的遗传因子调控。Zhang 等<sup>[8]</sup>利用 GWAS 和遗传作图识别并精细定位控制大豆开花时间的 QTL 位点,在 6 号染色体上定位出一个控制开花时间的主效 QTL 位点 qFT6,并进一步将其精细定位在 BARC - 014947 -

01929 和 Satt365 之间 300 kb 范围之内。

## 1.2 大豆遗传图谱构建研究进展

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。Akond 等从 Illumina Infinium SoySNP6K BeadChip 基因型分析产生的 5 376 个 SNPs 中筛选出 657 个 SNPs 在亲本之间存在多态性,利用 JoinMap 4.0 软件将其中的 550 个 SNPs 定位在 16 条大豆染色体上,构建了一张只含有 SNP 标记的高密度大豆遗传图谱<sup>[9]</sup>。

## 1.3 大豆抗病虫性状的 QTL 分析

2013 年国外大豆抗病虫 QTL 及基因定位的研究较少,其中很多研究正在向精细定位方向发展,特别是在大豆抗蚜虫 QTL 挖掘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。Lee 等以大豆品种 OX20 - 8 与 PI 398841 杂交衍生的 305 个  $F_{7:8}$  重组自交系为试验材料,共定位出 10 个抗疫霉菌 QTL 位点,其中 7 个抗性 QTL 的等位基因来源于 PI 398841,7 个抗性 QTL 共定位于已知的 *Rps* 基因(介导对部分疫霉菌产生抗性的应答)附近,但是在 PI 398841 中并未发现 *Rps* 基因介导的抗性应答反应,表明 PI 398841 可以作为一个潜在的提高大豆疫霉菌抗性的新基因质资源<sup>[10]</sup>。Lee 等<sup>[11]</sup>以 OX20 - 8 和 pI 407861A 杂交产生的 157 个  $F_7$  代重组自交系为材料,评估了其对 *P. sojae* 分离株 OH25 的抗性,定位出 9 个抗病性 QTL,虽然这些 QTL 与源于‘Conrad’的抗性位点不一致,但是却与另一个来源于韩国的大豆材料的定位结果较一致,暗示这些来源与不同的抗病品种中的抗性基因可能不同,而且 PI 407861A 可以作为一个抗病等位基因来源应用于抗 PRR 的育种工作中。

1.3.2 大豆腐霉病 腐霉菌(*Pythium irregulare* Buisman)是以大豆的籽粒和幼苗为寄主的病原菌,能够对大豆生长造成严重危害,并降低产量和影响品质,是危害苗期大豆较为严重的病害之一。Ellis 等<sup>[12]</sup>分析了 65 个大豆基因型对 *P. irregulare* 的抗性情况,发现 pI 424354 表现出最高的抗病性;将来源于 pI 424354 的抗性 QTL 定位在 oHS 303 × (Williams × pI 424354)群体的 1 号和 6 号染色体上及 Dennison × (Williams × pI 424354)群体的 8 号、11 号和 13 号染色体上,这些首次定位出的 QTL 位点,为今后的大豆抗腐霉菌病育种提供了理论依据。

1.3.3 大豆拟茎点霉种腐病 拟茎点霉种腐病(*Phomopsis seed decay*, PSD),主要是由拟茎点种腐菌(*Phomopsis longicolla*)引起的一种损害大豆籽粒



质量并显著减产的大豆病害,特别是在早熟大豆品种中发生较严重。Sun 等<sup>[13]</sup>以抗 PSD 的大豆品种 Taekwangkong 和易感 PSD 的 SS2-2 杂交产生的 RILs 为材料,将 2 个抗 PSD 的 QTL(PSD-6-1 和 PSD-10-2)分别位于 6 号染色体的 Satt100 ~ Satt460 之间和 10 号染色体的 Sat\_038 ~ Satt243 之间,发现抗 PSD 的 Taekwangkong 提供了 PSD-6-1 的抗性位点,但 PSD-6-1 并不与以前报道的任何抗 PSD 位点重叠;在发现的 3 个早熟 QTL 中,有 2 个 QTL(Mat-6-2 和 Mat-10-3)定位在 PSD 抗性位点附近,暗示 PSD 抗性可能与大豆早熟存在一定的生物学关系持。

**1.3.4 大豆猝死综合症** 大豆猝死综合症(sudden death syndrome, SDS)是近年来大豆上发生的一种由镰刀菌(soilborne fungus *Fusarium virguliforme*)引起的土传病害,对大豆幼苗的危害性很大。目前已经确定了 14 个与抗或耐 SDS 的 QTL, Luckew 等<sup>[14]</sup>利用不同的群体评估了其中的 10 个 QTL 在控制疾病表达中的有效性,在多个群体中识别出的 5 个 QTL(qRfs4, qRfs5, qRfs7, qRfs12 和 Rfs16)至少与一种病害相关,其中 qRfs4 与叶的发病率(DI)、病情发展曲线的面积(AUDPC)和根腐严重性(root rot severity)相关, qRfs16 与 AUDPC 和根腐严重性相关。

**1.3.5 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,而精细定位 SCN 抗性 QTL 能够为最终克隆 QTL 下的抗性基因提供有效的依据。Kim 和 Diers<sup>[15]</sup>对来源于野生大豆 PI 468916 的 2 个抗性 QTL(cqSCN-006 和 cqSCN-007)进行精细定位,最终将 cqSCN-006 精细定位于 15 号染色体上的 803.4 kb 处,将 cqSCN-007 精细定位于 18 号染色体上的 146.5 kb 处。

**1.3.6 大豆根结线虫** 大豆根结线虫(*Meloidogyne incognita* Chitwood, Mi)是给美国南方大豆及其他作物造成经济损失最严重的虫害之一。Pham 等<sup>[16]</sup>以高抗 Mi 品种 PI 96354 和易感品种 Bossier 杂交产生的 F<sub>5,6</sub> 为研究材料,将 10 号染色体上的 Mi 抗性位点基因定位在 235 kb 范围内,通过分析该区间内的 30 个注释基因,识别出 4 个与细胞壁修饰功能相关的基因,为深入研究 PI 96354 中细胞壁修饰基因在 Mi 抗性中的作用提供了思路。

**1.3.7 大豆蚜虫** 大豆蚜(*Aphis glycines* Matsumura)是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 个抗蚜基因位点(*Rag1*, *Rag2*, *Rag3* 和 *rag4*)。Bales 等利用大豆品种 IA20709 与 E06902 杂交产生的 F<sub>4,5</sub> 为材料进行抗蚜性评估,在 7 号和 16 号染色体上定位出 2 个抗蚜 QTL 位点,而且这 2 个 QTL 间的显著上位互作效应在 F<sub>2,5</sub> 群体上得到了验证,源于抗蚜品种 PI 567598B 的 E06902 对这 2 个抗性 QTL 均有贡献<sup>[17]</sup>。Zhang 等<sup>[18]</sup>利用分子标记识别 PI 567537 中的抗蚜基因,在 16 号染色体上发现一个与 *Rag3* 基因位置一致的位点,能够解释绝大多数的表型变异;进一步利用 PI 5675379 与 Skylla 杂交产生的 F<sub>2</sub> 群体对该抗性位点进行验证,结果显示 PI 567537 中的抗蚜位点很可能是一个单一的显性基因 *Rag3b*。Jun 等<sup>[19]</sup>在大豆 13 号染色体上定位出 2 个抗蚜主效 QTL,其中 QTL<sub>13\_1</sub> 与 *Rag2* 基因的位置邻近, QTL<sub>13\_2</sub> 与 *rag4* 基因的位置邻近;在 6 号染色体上定位出一个新的微效 QTL(QTL<sub>6\_1</sub>)。Xiao 等<sup>[20]</sup>在 8 号染色体上(Sat\_377 和 Satt409 之间)发现一个来源于中国大豆品种 P203 的单一显性基因,通过开发侧翼标记将其定位在 BARCSOYSSR\_08\_1451 和 BARCSOYSSR\_08\_1527 之间的 1.57 Mb 内;利用 5 个 SSR 标记将其进一步定位在 SSR\_08\_75 和 SSR\_08\_88 之间 192 kb 处,在该区间内发现一个丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶基因,暗示 P203 中可能存在一个新的抗蚜基因。

#### 1.4 大豆产量及品质性状的 QTL 分析

**1.4.1 大豆产量性状** 为了识别多个环境下的大豆籽粒和豆荚性状 QTL, Yang 等<sup>[21]</sup>在单个环境下识别出 14 个主效应 QTL,在多环境下识别出 24 个加性 QTL 和 23 对上位效应 QTL,其中 3 个正加性效应和 3 个负加性主效 QTL 与环境没有关联,可以用于今后的分子辅助选择中。Liu 等<sup>[22]</sup>分析了大豆株高和籽粒中的 QTL 位点,在 6 个环境下共识别出 11 个株高 QTL 和 18 个籽粒重 QTL,其中有 2 个和 5 个主效 QTL 分别与株高和籽粒重相关,8 个 QTL 同时与株高和籽粒重相关。Jiang 等<sup>[23]</sup>分析了大豆籽粒灌浆率的 QTL,定位出 29 个不同生育时期的非条件 QTL,39 个条件 QTL,并且识别出一些影响籽粒灌浆率的基因组区域。Pathan 等<sup>[24]</sup>构建了一张包括 900 个 SSR 和 SNP 的遗传图谱,定位出 4 个籽粒重 QTL,其中在 6 号染色体上定位出一个同时与大豆籽粒蛋白、油分含量及籽粒重相关的 QTL。

**1.4.2 大豆品质性状** 为了发现和利用大豆籽粒油分 QTL, Eskandari 等<sup>[25]</sup>利用 2 个 RILs 进行 QTL 分析,在 OAC Wallace 与 OAC Glencoe 群体中识别出 11 个 QTL,在 RCAT Angora 与 OAC Wallace 群体



中识别出 5 个 QTL,同时识别出 7 个上位互作位点。同时 Eskandari 等<sup>[26]</sup>还研究了大豆籽粒油分含量与其他重要农艺性状间的关系,共定位出 25 个相应 QTL,其中对油分含量有贡献的标记 Sat\_020 同时与籽粒蛋白含量呈正相关,而 Satt001 和 GmDGAT2B 与籽粒产量呈正相关,同时分别检测出 15 与其它性状互作的 QTL。Wang 等<sup>[27]</sup>在至少 2 种环境下共定位出 15 个脂肪酸相关 QTL,其中 2 个 QTL 与油酸相关,3 个 QTL 与亚油酸相关,5 个 QTL 与亚麻酸相关,而且所有的 QTL 都与环境间存在显著的互作效应。为了定位控制大豆脂氧合酶基因 *lipoxygenase - 1* 的 *Lox1* 位点(与 *Lox2* 位点连锁),Rani 等<sup>[28]</sup>利用与 *Lox2* 位点连锁的 SSR 标记 Sat\_074 和 Satt522 在  $F_{2:3}$  品系上进行 *lipoxygenase - 1* 基因分析,研究发现 Satt656 与 *Lox1* 位点紧密连锁且均能在两个群体中检测出来。

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。Lu 等<sup>[29]</sup>利用 301 个 SSR 标记对多环境下的 SPC 进行了 QTL 分析,在 6 个环境下共检测出 11 个 QTL,其中 2 个 QTL(qsp8 - 4, qsp8 - 5)与 GMENOD2B 和 Sat\_215 位置接近,可能是与蛋白质溶解度相关的关键 QTL。Yesudas 等<sup>[30]</sup>利用高蛋白大豆品种 Essex 与高油品种 Forres 杂交衍生的自交系群体,共检测出 11 个大豆籽粒性状 QTL,研究发现高蛋白等位基因来源于 Essex,高油等位基因来源于 Forrest。Lestari 等<sup>[31]</sup>比较了 10 号和 20 号染色体上蛋白或油分含量 QTL 内的基因,共找到 27 个基因,而且假定的 homeobox protein 22 (HB22)的 4 个串联重复区只存在于 20 号染色体上,暗示该区域可能对蛋白或油分含量 QTL 有重要贡献。

Akond 等<sup>[32]</sup>对大豆籽粒异黄酮含量进行了 QTL 分析,检测出 6 个 QTL 同时与大豆黄素、黄豆黄素和染料木素含量相关,2,2 和 5 个 QTL 分别与大豆黄素含量、黄豆黄素及染料木素含量相关,在这些 QTL 区间内共找到 26 个黄酮合成相关的候选基因。King 等<sup>[33]</sup>在 12 号染色体上定位出一个籽粒总磷含量的 QTL,其 QTL 区间内存在一个磷转移基因;同时在 2 个分别位于 7 号和 17 号染色体上的 QTL 区域内分别存在一个磷转移基因和一个 ZIP 转移基因。Santos 等<sup>[34]</sup>利用 105 个 SSR 标记对生物固氮 QTL 进行了定位,共检测出 2 个芽干重(SDW) QTL,3 个根瘤数目(NN) QTL 和 1 个根瘤干重率((NDW)/NN) QTL。

### 1.5 大豆抗逆性状的 QTL 分析

盐碱地是限制大豆生长和产量的重要因素之一。大豆的耐盐性受主效 QTL 或单基因控制,报道

证实野生大豆 PI 483463 中存在一个单一的耐盐显性基因。Ha 等<sup>[35]</sup>以 PI 483463 和 Hutcheson 杂交产生的 RILs 为材料,利用 USLP 1.0 进行 SSR 和 SNP 基因型分析,将来自 PI 483463 的耐盐 QTL 定位于 3 号染色体的 Satt255 与 BARC - 038333 - 10036 之间,进一步将其定位于 SSR03\_1335 和 SSR03\_1359 之间的 658 kb 处。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。King 等<sup>[36]</sup>利用 SSR、RFLP 和 BARCSOYSSR 标记识别出 1 个位于 20 号染色体上的铁积累主效 QTL(pa\_515 - 1 ~ Satt239),并首次证明了大豆籽粒铁积累和铁利用效率之间的遗传联系。

### 1.6 大豆生育性状的 QTL 分析

大豆的生育时期,对于在不同环境下的大豆适应性非常重要。Zuo 等<sup>[37]</sup>利用相关分析和连锁分析共定位出 6 个、8 个和 2 个分别与大豆开花天数、从开花到成熟天数和成熟天数相关的 QTL,其中两种方法均能检测出的 SSR 标记为 Satt150, Satt489, Satt172 和 Sat\_312。Tasma 等<sup>[38]</sup>利用 18 个 SSR 标记对 60 个不同大豆品种的基因组 DNA 和遗传关系进行了分析,分别找到 4 个早熟和 3 个晚熟的大豆基因型,并以这 7 个大豆基因型为亲本,利用 SSR 标记 Satt300 和 Satt516 构建了 12 个  $F_2$  群体,其中的 2 个群体可以用于今后的早熟大豆育种工作。

## 2 大豆分子标记及辅助选择育种技术国内研究动态

### 2.1 功能分子标记的开发及应用研究动态

高利芳等<sup>[39]</sup>利用 Soybase 数据库和文献报道的大豆株高 QTL 信息,采用 BioMercator 2.1 软件找到 15 个株高的“通用”QTL,利用 Overview 方法将这些 QTL 的置信区间最小缩至 0.1 cM,对重演性较好的 QTL 物理区段内的基因进行分析,初步筛选出 17 个候选基因。

### 2.2 大豆遗传图谱构建研究进展

作图群体是数量性状研究的必要条件,也是遗传连锁图谱构建的基础。谭冰等<sup>[40]</sup>从大豆基因组中发掘出 406 个大豆分枝相关的候选基因,利用 BioMercator 2.1 软件将 35 个收集到的 QTL 映射到公共图谱的 12 个染色体上,在 20 个分枝相关 QTL 区间内找到 57 个候选基因。牛远等<sup>[41]</sup>分析了 3 个群体粒形性状的 QTL,将原 Satt331 ~ Satt592 目标区间的粒长 QTL 细化为 2 个分别与标记 S21 ~ S22 和 O23 ~ O19/O19 ~ O21 关联的 QTL,经分析后认为 *Glyma10g35240* 和 *Glyma10g34980* 可能是控制粒形



性状的候选基因。

### 2.3 大豆抗病虫害性状的 QTL 分析

2013 年国内大豆抗病虫害性状的研究相对较少,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 大豆腐霉病** 大豆腐霉菌是引起大豆猝倒和根腐病及种子腐烂的主要病原菌,是大豆主产区主要病害之一。魏嵘等<sup>[42]</sup>研究发现 150 个参试大豆品种(系)与 256 个 SSR 位点存在广泛的连锁不平衡,关联分析得到 25 个抗性关联标记,T 测验和抗性验证找到 12 个关联位点,其中与 *P. aphanidermatum* 抗性关联的位点为 Satt191 - 1、Satt584 - 1 和 Satt584 - 2,与 *P. irregulare* 抗性关联的位点为 Satt602 - 1 和 Satt042 - 4。

**2.3.2 大豆花叶病毒病** 由大豆花叶病毒(soybean mosaic virus, 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。阳小凤等<sup>[43]</sup>利用 2 个抗病品种分别与 2 个感病品种配制 2 个抗感杂交组合及一个抗抗组合,研究了 3 个组合的  $F_1$ 、 $F_2$ 、 $F_{2:3}$  抗性遗传规律,研究发现 2 号染色体上标记 BARCSOYSSR\_02\_0617 和 RSC6 - BARCSOYSSR\_02\_0621 与抗性基因 RSC6 临近;2 号染色体上的标记 BARCSOYSSR\_02\_0622 和 RSC17 - BARCSOYSSR\_02\_0627 与抗性基因 RSC17 临近且对应的物理区间分别为 52 和 60 kb。

**2.3.3 大豆胞囊线虫病** 冯莉君<sup>[44]</sup>鉴定了 300 份种质资源对大豆胞囊线虫 4 号生理小种的抗性,发现的新抗源分别与 Sat385, Satt591, Satt155 和 Satt717 标记连锁。张姗姗等<sup>[45]</sup>对高抗大豆胞囊线虫 3 号生理小种的中品 03 - 5373 及其亲本进行鉴定,研究发现 4 个 SSR 标记(Satt152、Satt179、Barcsoyssr\_18\_107 和 Satt196)的单倍型可以将 11 份材料区别开来,通过系谱追踪筛选到 20 个与 SCN 3 抗性相关的候选标记。

**2.3.4 大豆蚜虫** 黄珊珊<sup>[46]</sup>以高抗蚜品种野生 85 - 32、抗蚜品种国育 98 - 4 和感蚜品种东农 49 分别组配多世代群体,应用多世代联合的 QTL 分析方法进行抗性遗传分析,明确了现有抗源的遗传规律;以东农 49 和野生 85 - 32 杂交  $F_2$  群体为试验材料,共定位出 5 个大豆蚜抗性 QTL 位点。

### 2.4 大豆产量及品质性状的 QTL 分析

杨喆等<sup>[47]</sup>分析了 11 个环境条件下大豆荚数性状相关 QTL,共定位出 11 个加性效应 QTL, 20 个上位性的 QTL,在多个环境下鉴定出 9 个加性效应 QTL 和 17 个上位性 QTL。范冬梅等<sup>[48]</sup>在多环境下用 2 种方法定位大豆单株粒重 QTL,共检测到 17 个

控制单株粒重的 QTL,用 2 种方法同时检测到 3 个 QTL,2 年以上条件下可检测到 4 个 QTL,同时将 7 种环境下的数据进行联合分析,得到 1 个 QE 互作 QTL 和 4 对上位效应 QTL。

在大豆品质性状的 QTL 分析方面,2013 年的研究报道较少。孙梦阳等<sup>[49]</sup>以黑龙江省 92 个主栽大豆品种(系)为研究对象,结合 SSR 数据的品种系统进化树分析,将黑龙江省主栽大豆品种脂肪含量总体上分成大于 20% 和小于 20% 两类;同时,鉴别出 2 个与脂肪含量相关的 SSR 标记(Satt428 - 900 和 Satt502 - 150)。

### 2.5 大豆生育性状的 QTL 分析

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。王涛等<sup>[50]</sup>以冀豆 12 × 冀 nf58 杂交构建的 175 个  $F_{9:11}$  重组自交系为材料,运用复合区间作图法(CIM)和基于混合线性模型的区间作图法(NWIM),同时检测到 2 个控制开花期性状的 QTL,其中 qFTO - 1 定位在 O 连锁群(Satt581 ~ Sat\_190 内,增效基因来自 nf58),qFTC2 - 1 定位在 C2 连锁群(Satt557 ~ Sat\_251 内,增效基因来自冀豆 12);这 2 个 QTL 对产量性状有显著影响,其中 qFTO - 1 平均提高单株产量 2.62 g, qFTC2 - 1 平均提高单株产量 2.26 g。

### 2.6 大豆其它数量性状的 QTL 分析

大豆叶茸毛形态对抗虫性、耐旱性等均有重要作用。邢光南等<sup>[51]</sup>利用 2 个重组自交系群体 NJRIKY (KY)和 NJRIXG (XG)进行叶面茸毛密度和长度的 QTL 分析,检测到 2 个叶面茸毛密度主效 QTL(XG 群体的 PD1 - 1 和 KY 群体的 PD12 - 1),该研究证实大豆叶面茸毛密度和长度的遗传涉及多个效应不同的基因/QTL。

结荚习性、荚色和种皮色是大豆的重要形态性状。王吴彬等<sup>[52]</sup>利用染色体片段代换系(CSSL)群体,检测到 1,3 和 2 个野生片段(基因)分别检测到与结荚习性、荚色和种皮色相关,其中 5 个野生片段(基因)分别与前人在栽培豆中检测到的无限结荚 *Dt1* 基因、荚色 *L1* 基因、荚色 *L2* 基因、绿种皮 *G* 基因和黑种皮 *i* 基因相对应,1 个与荚色相关的野生片段 Satt273 能使大豆表现黑荚。

徐艳平<sup>[53]</sup>发现大豆种皮色遗传受多基因控制,发现第 6 号染色体的 BARC06 - 0188 与已发表的 QTL 位点区域重合;发现 2 个均与黑色种皮相关的 QTL,分别位于 5 号染色体(barc05 - 0783 位点, 32.675 cM)和 8 号染色体(barc08 - 0539 位点, 52.75 cM)上。



### 3 大豆分子标记及辅助选择育种的发展趋势与展望

国内外大豆分子辅助育种领域的发展,主要表现在遗传信息数据库中数据的飞速增长,新型分子标记的开发及应用,生物信息学技术在作物遗传育种领域的应用、基因和 QTL 精细定位等。目前,分子辅助选择育种的优势仍在于对主基因控制性状的选择,对多基因控制的性状,由于遗传复杂性、背景依赖性以及与环境的复杂互作,现有的 QTL 定位成果很难直接用于分子标记辅助选择育种。

许多科研团队对试验选材、试验设计和分析方法等进行了不断改进和积极探索,也取得了突破性的进展,但在实际科研工作中应在以下方面做出努力:(1)在重视简单性状的同时,从全基因组水平深入研究复杂性状的 QTL,如 QTL 的数目、位置、效应以及 QTL 之间、QTL 与环境之间的互作等;(2)构建适合的遗传作图群图,检验 QTL 的真实性并实现基因的精细定位;(3)利用已公布的基因组信息和新一代高通量测序技术,进一步增加遗传图谱标记密度,建立高密度遗传图谱或有针对性的建立染色体区段局部饱和图谱;(4)将常规育种与分子标记辅助选择相结合,寻找常规育种中适合不同育种程序的最佳交配方式,将 QTL 定位获得的目标功能基因区段准确导入受体,为 QTL 的应用及优异品种的选育提供基础;(5)关联分析方法可从自然群体中挖掘更丰富的优异变异,对于新位点乃至新基因的挖掘非常有利,应该继续对其展开深入研究。

### 参考文献

- [1] Apuya N R, Frazier B L, Keim P, et al. Restriction fragment length polymorphisms as genetic markers in soybean, *Glycine max* (L.) merrill[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1988, 75: 889 - 901.
- [2] Song Q J, Hyten D L, Jia G F, et al. Development and evaluation of SoySNP50K, a high - density genotyping array for soybean[J]. PlosOne, 2013, 8(1): e54985.
- [3] Gao M Q, Zhu H Y. Fine mapping of a major quantitative trait locus that regulates pod shattering in soybean[J]. Molecular Breeding, 2013, 32:485 - 491.
- [4] Tuyen D D, Zhang H M, Xu D H. Validation and high - resolution mapping of a major quantitative trait locus for alkaline salt tolerance in soybean using residual heterozygous line[J]. Molecular Breeding, 2013, 31:79 - 86.
- [5] de Oliveira P M, Pedro Ivo V G, Maurflío A M, et al. Associao de marcadores moleculares SNP com o conteúdo de ácido linolênico em sementes de soja[J]. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 2013, 48 (3): 263 - 269.
- [6] Fallen B D, Hatcher C N, Allen F L, et al. Soybean seed amino

- acid content QTL detected using the universal Soy Linkage Panel 1.0 with 1,536 SNPs[J]. Journal of Plant Genome Sciences, 2013, 1 (3): 68 - 79.
- [7] Hu Z B, Zhang H R, Kan G Z, et al. Determination of the genetic architecture of seed size and shape *via* linkage and association analysis in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Genetica, 2013, 141:247 - 254.
- [8] Zhang D, Cheng H, Hu Z B, et al. Fine mapping of a major flowering time QTL on soybean chromosome 6 combining linkage and association analysis[J]. Euphytica, 2013, 191(23):23 - 33.
- [9] Akond M, Liu Shiming, Schoener L, et al. A SNP - based genetic linkage map of soybean using the SoySNP6K Illumina Infinium BeadChip Genotyping Array[J]. Journal of Plant Genome Sciences, 2013, 1(3):80 - 89.
- [10] Lee Sungwoo, Rouf Mian M A, McHale Leah K, et al. Novel quantitative trait loci for partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean PI 398841[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126:1121 - 1132.
- [11] Lee Sungwoo, Rouf Mian M A, McHale Leah K, et al. Identification of quantitative trait loci conditioning partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean PI 407861A[J]. Crop Science, 2013, 53(3):1022 - 1031.
- [12] Ellis M L, McHale L K, Paul P A, et al. Soybean germplasm resistant to *Pythium irregulare* and molecular mapping of resistance quantitative trait loci derived from the soybean accession PI 424354[J]. Crop Science, 2013, 53(3):1008 - 1021.
- [13] Sun Suli, Kim Moon Young, van Kyujung, et al. QTLs for resistance to Phomopsis seed decay are associated with days to maturity in soybean (*Glycine max*) [J]. Theoretical Applied Genetics, 2013, 126:2029 - 2038.
- [14] Luckew A S, Leandro L F, Bhattacharyya M K, et al. Usefulness of 10 genomic regions in soybean associated with sudden death syndrome resistance[J]. Theoretical Applied Genetics, 2013, 126:2391 - 2403.
- [15] Kim Myungsik, Diers Brian W. Fine mapping of the SCN resistance QTL cqSCN - 006 and cqSCN - 007 from *Glycine soja* PI 468916[J]. Crop Science, 2013, 53:775 - 785.
- [16] Pham A T, McNally K, Abdel - Haleem H, et al. Fine mapping and identification of candidate genes controlling the resistance to southern root - knot nematode in PI 96354[J]. Theoretical Applied Genetics, 2013, 126:1825 - 1838.
- [17] Bales C, Zhang G, Liu M, et al. Mapping soybean aphid resistance genes in PI 567598B[J]. Theoretical Applied Genetics, 2013, 126:2081 - 2091.
- [18] Zhang G R, Gu C H, Wang D C. Mapping and validation of a gene for soybean aphid resistance in PI 567537[J]. Molecular Breeding, 2013, 32:131 - 138.
- [19] Jun T H, Mian M A Rouf, Michel A P. Genetic mapping of three quantitative trait loci for soybean aphid resistance in PI 567324 [J]. Heredity, 2013, 111:16 - 22.
- [20] Xiao L, Hu Y L, Wang B, et al. Genetic mapping of a novel gene for soybean aphid resistance in soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) line P203 from China[J]. Theoretical Applied Genetics, 2013, 126:2279 - 2287.
- [21] Yang Z, Xin D, Liu C, et al. Identification of QTLs for seed and pod traits in soybean and analysis for additive effects and epistatic



- effects of QTLs among multiple environments[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2013, 288:651-667.
- [22] Liu Y L, Li Y H, Reif J C, et al. Identification of quantitative trait loci underlying plant height and seed weight in soybean[J]. *The Plant Genome*, 2013, 6(3):1-11.
- [23] Jiang Z, Ding J, Han Y, et al. Identification of QTL underlying mass filling rate at different developmental stages of soybean seed [J]. *Euphytica*, 2013, 189(2):249-260.
- [24] Pathan S M, Vuong Tri, Clark Kerry, et al. Genetic mapping and confirmation of quantitative trait loci for seed protein and oil contents and seed weight in soybean[J]. *Crop Science*, 2013, 53, 765-774.
- [25] Eskandari M, Cober E R, Rajcan I. Genetic control of soybean seed oil: I. QTL and genes associated with seed oil concentration in RIL populations derived from crossing moderately high-oil parents[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(2):483-495.
- [26] Eskandari M, Cober E R, Rajcan I. Genetic control of soybean seed oil: II. QTL and genes that increase oil concentration without decreasing protein or with increased seed yield[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126:1677-1687.
- [27] Wang X, Jiang G L, Green M, et al. Quantitative trait locus analysis of unsaturated fatty acids in a recombinant inbred population of soybean[J]. *Molecular Breeding*, 2014, 33(2):281-296.
- [28] Rani A, Kumar V, Rawal R. Identification of simple sequence repeat markers linked to *lipoyxygenase-1* gene in soybean[J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2013, 22(4):488-491.
- [29] Lu W, Wen Z, Li H, et al. Identification of the quantitative trait loci (QTL) underlying water soluble protein content in soybean [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(2):425-433.
- [30] Yesudas C R, Bashir R, Geisler M B, et al. Identification of germplasm with stacked QTL underlying seed traits in an inbred soybean population from cultivars Essex and Forrest[J]. *Molecular Breeding*, 2013, 31:693-703.
- [31] Lestari P, van K, Lee J, et al. Gene divergence of homeologous regions associated with a major seed protein content QTL in soybean [J]. *Frontiers in Plant Science*, doi: 10.3389/fpls.2013.00176.
- [32] Akond M, Richard B, Ragin B, et al. Additional quantitative trait loci and candidate genes for seed isoflavone content in soybean [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2013, 5(11):20-33.
- [33] King K E, Lauter N, Lin S F, et al. Evaluation and QTL mapping of phosphorus concentration in soybean seed [J]. *Euphytica*, 2013, 189(2):261-269.
- [34] Santos M A, Geraldi I O, Garcia A A F, et al. Mapping of QTLs associated with biological nitrogen fixation traits in soybean[J]. *Hereditas*, 2013, 150: 17-25.
- [35] Ha B K, Vuong T D, Velusamy V, et al. Genetic mapping of quantitative trait loci conditioning salt tolerance in wild soybean (*Glycine soja*) PI 483463[J]. *Euphytica*, 2013, 193:79-88.
- [36] King K E, Peiffer G A, Reddy M, et al. Mapping of iron and zinc quantitative trait loci in soybean for association to iron deficiency chlorosis resistance[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2013, 36: 2132-2153.
- [37] Zuo Q, Hou J, Zhou B, et al. Identification of QTLs for growth period traits in soybean using association analysis and linkage mapping[J]. *Plant Breeding*, 2013, 132:317-323.
- [38] Tasma I M, Satyawan D, Warsun A, et al. Phylogenetic and maturity analyses of sixty soybean genotypes used for DNA marker development of early maturity quantitative trait loci in soybean[J]. *Journal AgroBiogen*, 2013, 7(1): 37-46.
- [39] 高利芳,郭勇,郝再彬,等. 大豆株高 QTL 的“整合”及 Overview 分析[J]. *遗传*, 2013, 35(2):215-224. (Gao L F, Guo Y, Hao Z B, et al. Integration and “Overview” analysis of QTLs related to plant height in soybean[J]. *Hereditas*, 2013, 35(2): 215-224. )
- [40] 谭冰,郭勇,邱丽娟. 大豆全基因组分枝相关基因发掘及与 QTL 共定位[J]. *遗传*, 2013, 35(6):793-804. (Tan B, Guo Y, Qiu L J. Whole genome discovery of genes related to branching and co-localization with QTLs in soybean [J]. *Hereditas*, 2013, 35(6): 793-804. )
- [41] 牛远,谢芳腾,布素红,等. 大豆粒形性状 QTL 的精细定位 [J]. *作物学报*, 2013, 39(4):609-616. (Niu Y, Xie F T, Bu S H, et al. Fine mapping of quantitative trait loci for seed shape traits in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(4): 609-616. )
- [42] 魏嵘,薛永国,王伟威,等. 应用关联分析鉴定大豆对腐霉菌的抗性基因[J]. *大豆科学*, 2013, 32(2):143-148. (Wei L, Xue Y G, Wang W W, et al. Identification of resistance genes to *Pythium* species in soybeans by association[J]. *Soybean Science*, 2013, 32(2): 143-148. )
- [43] 阳小凤,杨永庆,郑桂杰,等. 大豆对大豆花叶病毒株系 SC6 和 SC17 抗病基因的精细定位[J]. *作物学报*, 2013, 39(2): 216-221. (Yang X F, Yang Y Q, Zheng G J, et al. Fine mapping of resistance genes to SMV strains SC6 and SC17 in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(2): 216-221. )
- [44] 冯莉君. 新的大豆胞囊线虫抗虫基因的发掘和鉴定[J]. *科学之友*, 2013(3):160-162. (Feng L J. Discover new soybean mosaic insect-resistant gene and identification[J]. *Friends of Science Amateurs*, 2013(3): 160-162. )
- [45] 张姗姗,李英慧,李金英,等. 优良品系中品 03-5373 系谱的遗传解析及抗大豆胞囊线虫病相关标记鉴定[J]. *作物学报*, 2013, 39(10):1746-1753. (Zhang S S, Li Y H, Li J Y, et al. Genetic dissection of elite line Zhongpin 03-5373 pedigree and identification of candidate markers related to resistance to soybean cyst nematode [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(10): 1746-1753. )
- [46] 黄珊珊. 东北春大豆抗蚜关键酶活性测定、遗传分析及 QTL 定位[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2013:33-56. (Huang S S. Determination of key enzyme activity, inheritance and QTL analysis of resistance to soybean aphid [*Aphis glycines* Matsumura] in spring soybean of Northeast China [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2013:33-56. )
- [47] 杨喆,孙亚男,齐照明,等. 大豆荚数性状相关 QTL 的加性上位性及 QE 互作效应分析[J]. *中国农业大学学报*, 2013, 18(3):1-13. (Yang Z, Sun Y N, Qi Z M, et al. Analysis of additive effect, epistatic and QE interaction effect for QTL of pod number traits in soybean[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2013, 18(3):1-13. )



[77] 刘海坤, 卫志明. 利用根瘤农杆菌介导转化大豆成熟种胚尖获得转基因植株 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30 (6): 631 - 636. (Liu H K, Wei Z M. Transgenic soybean obtained with *Agrobacterium tumefaciens* - mediated transformation of embryonic tip of soybean mature seeds [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2004, 30(6): 631 - 636. )

[78] 王栋, 买合木提·克衣木, 王永雄, 等. 植物组织培养中的褐化现象及其防止措施 [J]. 黑龙江农业科学, 2008 (1): 7 - 10. (Wang D, Keyimu·M, Wang Y X, et al. Browning phenomenon in plant tissue culture and its prevention measures [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2008(1): 7 - 10. )

[79] 李海燕, 刘森, 吴小霞, 等. 大豆转化过程中的褐化现象研究 [J]. 作物杂志, 2010(1): 33 - 36. (Li H Y, Liu M, Wu X X, et al. Study on the browning during soybean transformation [J]. Crops, 2010(1): 33 - 36. )

[80] 王昌陵, 赵军, 李英慧, 等. 转录因子 ABP9 转化大豆 (*Glycine max* L.) 及遗传转化条件优化 [J]. 中国农业科学, 2008, 41 (7): 1908 - 1916. (Wang C L, Zhao J, Li Y H, et al. Transforming transcription factor ABP9 into soybean and optimization of the transformation system [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41 (7): 1908 - 1916. )

[81] Olhoft P M, Flagel L E, Donovan C M, et al. Efficient soybean transformation using hygromycin B selection in the cotyledonary - node method [J]. Planta, 2003, 5: 723 - 735.

[82] 汲逢源, 王戈亮, 许亦农. 抗氧化剂对农杆菌介导的大豆下胚轴 *GUS* 基因瞬时表达的影响 [J]. 植物生态学报, 2006, 30 (2): 330 - 334. (Ji F Y, Wang G L, Xu Y N. The effects of antioxidants on the transient expression of *GUS* gene in soybean hypocotyls mediated by *Agrobacterium tumefaciens* [J]. Journal of Plant Ecology, 2006, 30(2): 330 - 334. )

[83] Wang G L, Xu Y N. Hypocotyl based *Agrobacterium* mediated transformation of soybean (*Glycine max*) and application for RNA interference [J]. Plant Cell Reports, 2008, 27(7): 1177 - 1184.

[84] 龚学臣, 季静, 王萍, 等. 苗龄与 6 - BA 浓度对大豆子叶节丛生芽诱导的影响 [J]. 吉林农业大学学报, 2005, 27 (2): 128 - 130. (Gong X C, Ji J, Wang P, et al. Effect of aseptic seedling age and 6 - BA concentration on overgrowing shoots of soybean cotyledonary node [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2005, 27(2): 128 - 130. )

[85] 武小霞, 李静, 姜成涛, 等. 大豆子叶节再生中植物生长调节剂浓度及基因型筛选 [J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(2): 123 - 129. (Wu X X, Li J, Jiang C T, et al. Optimization of regeneration system from soybean cotyledonary node [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2011, 33(2): 123 - 129. )

[86] 陈李森, 田星龙, 单志慧, 等. 利用农杆菌介导法转化大豆子叶节的影响因素研究 [J]. 大豆科学, 2012, 31(1): 17 - 23. (Chen L M, Tian X X, Shan Z H, et al. Optimization of the factors affecting genetic transformation of soybean cotyledonary node mediated by *Agrobacterium tumefaciens* [J]. Soybean Science, 2012, 31(1): 17 - 23. )

[87] 邱承祥, 武天龙. 6 - BA 对大豆茎尖诱导再生植株的研究 [J]. 大豆科学, 2003, 22(1): 32 - 35. (Qiu C X, Wu T L. Study on 6 - BA to the regeneration of tip shoot of soybean [J]. Soybean Science, 2003, 22(1): 32 - 35. )

[88] Zeng P, Vadrnais D A, Zhang Z, et al. Refined glufosinate selection in *Agrobacterium* - mediated transformation of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] [J]. Plant Cell Reports, 2004, 22(7): 478 - 482.

[89] 刘京, 刘建巍, 韩天富, 等. 潮霉素作为筛选剂对大豆发状根诱导的影响 [J]. 大豆科学, 2013, 32(4): 449 - 454. (Liu J, Liu J W, Han T F, et al. Effect of hygromycin as a screening agent on the induction of soybean hairy roots [J]. Soybean Science, 2013, 32(4): 449 - 454. )

[90] 宋张悦. 以草甘膦为筛选剂的大豆转基因研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2013. (Song Z Y. Transformation of soybean using glyphosate as a selective agent [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2013. )

(上接第 154 页)

[48] 范冬梅, 孙殿君, 马占洲, 等. 多种环境下大豆单株粒重 QTL 的定位与互作分析 [J]. 作物学报, 2013, 39(6): 1021 - 1029. (Fan D M, Sun D J, Ma Z Z, et al. QTL mapping and interaction analysis of seed weight per plant in soybean among different environments [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(6): 1021 - 1029. )

[49] 孙梦阳, 王艳, 武林, 等. 黑龙江省主栽大豆品种脂肪含量分析及 SSR 分子标记辅助鉴定 [J]. 大豆科学, 2013, 32(2): 143 - 148. (Sun M Y, Wang Y, Wu L, et al. Analysis of oil content underlying major soybean cultivars of Heilongjiang province and SSR molecular marker - assisted identification [J]. Soybean Science, 2013, 32(2): 143 - 148. )

[50] 王涛, 杨春燕, 赵青松, 等. 两个大豆开花期 QTL 定位及对农艺性状的影响分析 [J]. 华北农学报, 2013, 28(2): 63 - 69. (Wang T, Yang C Y, Zhao X S, et al. Two quantitative trait loci for flowering time and their effect on agronomic traits in soybean [J]. Acta Agriculturae Boreali - Sinica, 2013, 28(2): 63 - 69. )

[51] 邢光南, 刘泽稀楠, 谭连美, 等. 大豆叶面茸毛密度和长度的 QTL 定位 [J]. 作物学报, 2013, 39(1): 12 - 20. (Xing G N, Liu Z X N, Tan L M, et al. QTL mapping of pubescence density and length on leaf surface of soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(1): 12 - 20. )

[52] 王吴彬, 何庆元, 杨红燕, 等. 大豆结荚习性、荚色和种皮色相关野生片段分析 [J]. 作物学报, 2013, 39(7): 1155 - 1163. (Wang W B, He Q Y, Yang H Y, et al. Identification of wild segments associated with stem termination, pod color, and seed coat color in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(7): 1155 - 1163. )

[53] 徐艳平. 分枝数和种皮色相关 QTL 的定位及抗旱野生大豆种质的筛选 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2013: 13 - 27. (Xu Y P. Mapping the QTL for soybean branch number and seed coat color and screening drought - tolerant wild soybean germplasm [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2013: 13 - 27. )