

中国大豆种质资源遗传多样性研究进展

蒲艳艳¹, 官永超¹, 李娜娜¹, 刘 艳², 王秋玲², 宋东涛³, 颜廷进¹, 丁汉凤¹

(1. 山东省农作物种质资源中心/农业部作物基因资源与种质创制山东科学观测试验站, 山东 济南 250100; 2. 山东省菏泽市农业科学院, 山东 菏泽 274000; 3. 山东省东阿县农业局, 山东 聊城 252200)

摘要:为探明影响大豆种质资源遗传多样性的因素,进一步拓宽现有种质资源的遗传基础,本文对中国大豆种质资源遗传多样性研究情况进行了概述总结。主要包括形态水平、生化水平、分子生物学水平及多方法结合的大豆遗传多样性的研究进展,并指出了中国大豆遗传多样性丰富且具有明显的地域特征,最后对大豆遗传多样性的研究和发展进行了讨论和展望。
关键词:中国大豆;种质资源;遗传多样性;形态标记;生化标记;RAPD;SSR
中图分类号:S565. 1 **文献标识码:**A **DOI:**10. 11861/j. issn. 1000-9841. 2018. 02. 0315

The Progress in Genetic Diversity of the Soybean Germplasm in China

PU Yan-yan¹, GONG Yong-chao¹, LI Na-na¹, LIU Yan², WANG Qiu-ling², SONG Dong-tao³, YAN Ting-jin¹, DING Han-feng¹

(1. Shandong Center of Crop Germplasm Resources/Shandong Research Station of Crop Gene Resource & Germplasm Enhancement, Jinan 250100, China; 2. Heze Regional Agricultural Research Institute of Shandong, Heze 274000, China; 3. Donga County of Agricultural Bureau, Liaocheng 252200, China)

Abstract: In order to understand the factor influencing the genetic diversity of soybean germplasm, broaden the genetic basis of the existing germplasm resources, the research development in genetic diversity of China soybean germplasm was summarized. This article mainly focus on the research progress of soybean genetic diversity from several aspects included the morphological, biochemical, molecular level, and combined methods, pointed out the rich characteristics and obvious geographical features of Chinese soybean genetic diversity, and the research and development of soybean genetic diversity were discussed and prospected.
Keywords: Chinese soybeans; Germplasm resources; Genetic diversity; Morphological markers; Biochemical markers; RAPD; SSR

遗传多样性(Senetic diversity)是物种多样性的重要及核心组成部分,代表着生物携带的遗传信息总和,对物种的遗传、进化和变异具有决定性作用。一个物种的遗传多样性的 大小可以反映出该物种进化能力的强弱^[1],一个物种遗传多样性越高,抵御不良环境或者对环境的适应能力就越强^[2]。通过研究物种遗传多样性可以发掘和培育出有特殊价值或者优异功能的新种质,进而拓宽物种种质资源的遗传基础;也可有效地指导物种的生产和育种。因此对物种的遗传多样性的研究具有重要的理论和实际意义。

大豆(*Glycine max*)在世界上乃至我国都是人类获取植物蛋白质的重要来源^[3]。我国拥有数量多、类型丰富的种质资源^[4],随着分子生物学技术的崛起和快速发展,对大豆种质资源的遗传多样性研究从传统的形态、生化标记向多种分子标记过渡,可以直接反映出 DNA 水平的遗传变异,目前多种分子

标记已被用于大豆遗传多样性、群体结构和关联分析的研究中^[5-8],并且将传统方法与分子标记技术相结合,与当前快速、高通量的新型分子标记技术相比,更大地提高了品种鉴定的可靠性及育种效率,为大豆品种资源和新品种选育提供理论依据和物质基础。

1 中国大豆遗传多样性的研究方法

近年来,随着作物生物学研究的发展和进步,分析大豆遗传信息的变异和研究大豆遗传多样性和其它作物遗传多样性的研究一样,先后经历了多个阶段,包括形态学、细胞学、同工酶和多种 DNA 分子标记阶段。

1.1 基于形态水平的大豆遗传多样性研究

形态学标记是可以直接观察到或者用简单仪器测定出来的外部表型特征、特性,是多个形态的综合体现,也是作物遗传变异的重要外部体现,是

收稿日期:2017-08-25
基金项目:山东省现代农业产业技术体系杂粮产业创新团队建设(SDARS-16-01);山东省农业良种工程重大课题(2014LZ01-01);山东省农业科学院农业科技创新工程(CXGC2016A02);山东省农业科学院农业科技创新工程新品种测试与检测公共服务平台(CXGC2017A02)。
第一作者简介:蒲艳艳(1984-),女,硕士,研究实习员,主要从事农作物种质资源筛选鉴定及遗传多样性研究。E-mail: puyanyan12@126. com。
通讯作者:丁汉凤(1963-),男,博士,研究员,主要从事农作物种质资源收集保护与杂粮创新利用研究。E-mail: dinghf2005@163. com。

能直接反映物种基因资源丰富度的一项指标。该方法已在小麦、水稻、大豆、甜瓜、牧草、绿豆、茶叶等作物上进行了相关研究应用^[9-16]。

形态学标记分析作物遗传多样性简单、快速、环保,但是作物的外部形态容易受到环境和栽培条件的影响,受遗传因子与外部环境的交互作用,因此为了避免环境因素导致偶然性的出现,需要在多个环境进行多次重复的统计分析。富新年等^[17]对72份国外野生草甸羊茅种质的11个形态性状进行聚类分析,分为3个类群,并且每一类群都来源于不同地域,结果证明虽然环境条件可以影响多样性,但当被研究群体较大并且生长环境和栽培条件一致时,也可以消除环境的影响,表现出准确的遗传多样性。

前人对大豆资源的农艺、产量、品质性状进行了大量的研究。慈敦伟等^[18]利用主成分分析方法对249份大豆品种的2年生长环境下的10个形态性状进行聚类分析,将249份大豆品种种质资源划分为5大类,并且分析了各类品种的主要性状的遗传特性及影响性状的主要因素。辛秀珺等^[19]利用聚类分析和主成分分析方法对70份黑龙江省大豆品种的17个生物学性状进行研究,将70个大豆品种分为5个类群,并且对每个类群的遗传多样性和遗传分歧的多向性进行了评价;通过主成分分析方法利用5个综合性状因子包括产量、熟期、分枝、荚数、粒重对品种进行了综合评价。张振宇等^[20]对540份东北大豆品种的8个农艺性状进行遗传多样性和相关性分析,研究表明东北大豆种质资源遗传同源性较大,差异性较小,遗传相似性较高,单株荚数、百粒重、蛋白质含量和有效分枝数主要影响亩产量。李艳花^[21]对103份重庆市地方品种进行形态性状遗传多样性分析,发现不同地理来源的种质资源有比较大的遗传差异;而来源地相同的品种遗传相似系数较高,大部分可以聚集在一起,这与贾晓艳等^[22]对河北大豆推广品种的12个农艺性状及品质性状进行聚类分析的结果相似,两项研究都说明地理因素对品种遗传变异有很大影响,并且不同来源地的品种间遗传差异较大。李明松等^[23]利用形态学标记对福建省125份春大豆种质资源进行遗传多样性分析,结果显示不同形态性状聚类结果间存在较大差异,变异范围较大,春大豆种质资源遗传多样性较为丰富,并且该研究结果分析发现品种遗传关系的远近与地理来源并不存在必然的联系。Kumar等^[24]利用形态性状分析40个大豆的遗传多样性和相互关系,将40个大豆聚成两大类,研究40个大豆基因型的差异性,同时研究发现不同的性状对产量的影响大小。王燕平等^[25]利用12个表型性状对东北三省的340份春大豆进行2年试验鉴定,

发现供试春大豆表型变异丰富,研究得出使用主成分分析方法综合评价大豆资源综合表现的可行性,并且鉴定出7个性状与种质资源表型性状综合值呈显著正相关。

形态学标记虽然简单、快速、易于观察,但是随着科技水平和生物技术的发展,形态标记分析方法的不足和局限性越来越明显。例如形态性状易受环境因子影响,为了避免数据的偶然性,要在多个环境下进行多次重复的数据统计,并且对于性状多、差异小的品种,鉴定统计时容易出现混淆。

1.2 基于生化水平同工酶的大豆遗传多样性研究

同工酶属于基因表达产物,不受环境影响,其功能和结构的差异可以反映出基因的不同。同工酶的酶谱差异可以反映出酶蛋白本身的等位基因或非等位基因的差异。同工酶电泳图谱谱带发生多态性变化,同植物体内生化反应过程多样性、可变性及对环境变化适应性有关,是生物发生遗传分化的证据。

生化标记同工酶的多态性较形态学标记更为丰富,且操作简便,结果更准确和稳定,在多种植物的遗传多样性分析、纯度检验、品种鉴定、亲缘关系和系统分类等方面得到了应用^[26-29]。目前同工酶被广泛的应用于大豆的遗传变异和亲缘关系的研究^[30-33]。许东河等^[34]曾利用等位酶对我国野生大豆和栽培大豆的遗传多样性和演化趋势进行了初步分析,发现野生大豆和栽培大豆的差异多表现为等位基因频率高低的差异,并且野生大豆的遗传多样性水平平均高于栽培大豆。段会军等^[35]利用过氧化物酶(POD)同工酶和29个RAPD多态性分子标记对60份河北省大豆种质资源的遗传多样性进行分析,过氧化物酶(POD)同工酶谱带的聚类结果,在阈值为1.4时,可以将不同生态区的材料分开,结果显示半野生大豆和栽培品种遗传关系较近,与野生品种较远,与洪国伟等^[36]的研究观点一致。段会军等^[37]还利用过氧化物酶同工酶对河北省10个大豆生态区的大豆种质资源进行研究,结果显示大豆的变异是受自然条件、耕作条件和大豆品种的要求决定的。沙伟等^[38]利用3种同工酶方法对25份黑龙江大豆品种进行分析,3种酶谱在带数、迁移率及酶活性方面既有相似性,也存在一定的差异。结果显示黑龙江大豆种质资源之间存在一定的遗传变异性。

同工酶与储藏蛋白虽然都是基因的表达产物,反映了一定的基因信息,却不是遗传物质本身,容易受植物发育阶段与环境条件及温度、电泳条件等诸多因素的影响,且多态性位点数目有限、标记不具有共显性,这些缺陷限制了生化标记的用途。

1.3 基于分子水平的大豆遗传多样性研究

1.3.1 RAPD(random amplified polymorphism DNA) 标记分析 RAPD 标记多态性高,利用一系列随机引物可检测整个基因组,能够更好地反映群体内的变异。RAPD 技术在葡萄^[39]、苦瓜^[40]、杨桃^[41]、白菜^[42]等植物的遗传多样性及遗传分化的研究上被广泛利用。目前利用 RAPD 技术对大豆遗传多样性和遗传结构的研究也有了很大进展。

张志永等^[43]用 RAPD 标记分析了 28 个大豆品种的抗花叶病毒遗传多样性。史锋等^[44]利用 RAPD 技术对 13 个栽培大豆品种的基因组 DNA 多态性进行了分析,结果表明,不同的栽培大豆品种之间基因组 DNA 既有高度的同源性,又具有良好的多态性。王敏等^[45]利用 RAPD 标记对 40 份大豆材料进行遗传多样性分析,发现遗传多样性是育成品种小于地方品种,野生品种的遗传多样性最大。聚类分析发现野生大豆与栽培大豆有明显区别,具有明显的遗传差异。段会军等^[35]的研究结果中, RAPD 标记聚类图显示,在阈值为 0.8 时,可以将不同生态区的品种关系较近的聚在一起,发现半野生大豆和野生大豆亲缘关系较近,并且这一结果与苏乔等^[46]的研究观点相同。刘萌娟等^[47]利用农艺性状和 42 个 RAPD 标记分析 75 份陕西大豆种质的遗传多样性和起源演化关系,发现秦岭北品种的表型性状和 RAPD 标记的遗传多样性均大于秦岭南品种;形态标记和分子标记的聚类结果显示地理来源相同或相近的品种聚在一起,不同点则根据形态性状的聚类,大多数陕南品种聚在一起,而关中和陕北品种则较为分散;根据 RAPD 分子标记的聚类则具有更加明显的地理规律性,说明 RAPD 分子标记聚类分析更能分辨品种的地理来源。王振东等^[48]采用 RAPD 技术对来源地不同的 45 个大豆种质进行遗传多样性和遗传距离分析,结果显示亲缘关系的远近和地理分布有一定的相关性,但也不是绝对的,但是遗传距离的大小和他们实际的亲缘关系一致。

1.3.2 SSR(simple sequence repeat) 标记分析 SSR 标记方法所需 DNA 量少,等位变异丰富,信息量大,具有操作快速、方便等优点,目前应用 SSR 标记分析大豆遗传多样性的研究非常广泛。张彩英等^[49]曾利用 SSR 标记对 119 个大豆品种进行分析,聚类图表明在一定程度上可以把育成品种和农家品种分开,农家品种的多样性较大,河北的育成品种遗传多样性低于省外品种。张博等^[50]利用 SSR 技术对我国重要的 12 个大豆育成品种及其 12 个亲本品种进行遗传多样性和遗传关系分析,发现育成品种的遗传多样性小,遗传基础较亲本品种的较小。林凡云等^[51]利用 SSR 标记对 364 份山西省地

方品种和育成品种进行分析,结果表明地方品种的遗传多样性较大。并且这一研究结果和张彩英等^[49]的研究观点一致,地方品种的遗传多样性高于育成品种。张军等^[52]利用 64 个 SSR 标记对东北不同年份的大豆育成品种的遗传多样性和结构进行分析,结果表明东北大豆遗传多样性较丰富,遗传聚类结果与品种的地理来源、育成时间具有显著相关性;同时结果显示黑龙江的遗传多样性较高,与栾维江等^[53]研究认为辽宁群体遗传多样性较高的观点不一致。赵洪锟等^[54]利用 SSR 标记对我国不同纬度的野生大豆和栽培大豆进行了遗传多样性检测,结果显示野生大豆的遗传基础宽阔,遗传多样性高于栽培大豆。2005 年,谢华等^[55]从我国栽培大豆初选核心种质中选出 5 种生态类型的 158 份夏大豆,利用 67 个 SSR 标记对该群体进行遗传多样性分析,发现黄淮海大豆遗传多样性最丰富。宋喜娥等^[56]利用 100 个 SSR 位点对来自全国 28 个省补充完善的 248 份栽培大豆微核心种质进行 SSR 遗传多样性及群体结构分析,结果表明地理来源相同的种质大多数聚在一起,但来源地相同的种质也有分在不同组的情况。Kumar 等^[57]通过 58 个 SSR 引物建立了核心引物,发现利用建立的 9 个核心 SSR 引物可以鉴定出 6 个印度大豆品种的遗传距离和遗传相似性。Zuo 等^[58]利用 SSR 标记对大豆的光照和温度不敏感响应进行关联分析,发现了 9 个与开花期与响应值相关联的位点,研究结果表明 SSR 标记可以用来进行相关性状的 QTL 定位。Guan 等^[59]利用 SSR 标记去研究中国和日本大豆的遗传多样性极其关系,解释了遗传结构和两国大豆的进化关系,发现中国大豆的遗传多样性大于日本大豆。

1.4 多方法结合的大豆种质遗传多样性研究

近年来,随着分子生物技术的快速发展,为了更加准确地分析种质资源的遗传多样性,很多植物研究将两种方法结合评价分析作物的遗传多样性^[60-63]。大豆上利用表型性状和其它标记综合研究大豆遗传变异特征和遗传多样性的研究也越来越多。秦君等^[64]利用 22 个表型性状和 60 个 SSR 标记分析黑龙江省 140 份代表性种质的遗传多样性,两种方法的分析结果不太一致,将分子数据和表型数据结合起来分析可以提高结果的准确性,黑龙江地方品种的遗传多样性大于育成品种,但聚类结果显示地方品种与育成品种并不是两个相对独立的群体。栾维江等^[53]对东北 283 份春大豆种质进行表型性状和 SSR 分析,检测结果表明,吉林省和辽宁省种质的遗传多样性表现较为一致,均高于黑龙江省种质的遗传多样性。崔艳华等^[65]利用 49 对 SSR 引物和 14 个农艺性状对 96 份黄淮海大豆进

行遗传多样性分析,发现农艺性状和分子数据聚类结果均与地理来源有一定的相关性,呈现一定的地理分布规律。Giancola S 等^[66]利用3种分子标记 RAPD、AFLP、SSR 和形态学标记综合分析 100 个商业品种的遗传关系和遗传多样性,结果显示 SSR 标记和形态学方法是研究遗传关系和距离的最好组合。李强等^[67]利用表型性状和 SCoT、CDDP、ISSR 3 种分子标记技术分析 151 份大豆种质资源,研究表明不管是单一标记还是 3 个标记都可以反映出品种的遗传多样性。

2 中国大豆遗传多样性的地域特征

遗传多样性最丰富的地区被认为是一个物种的起源中心,中国栽培大豆起源中心为一个带状区域,由西南向东偏北方向延伸包括河北(含北京)、山东、山西、河南、陕西、四川等省(市);北方春大豆起源中心据说在中国黄河流域中下游地区,然后向东北和西北发展,南方地区春大豆和南方夏大豆的起源地可能在四川,然后向南、东南方向传播^[65, 68]。

大豆遗传多样性丰富且地域特征明显,许多研究认为黄河中下游地区是中国栽培大豆的起源中心^[4, 69]。Dong 等^[70]通过农艺性状分析评价中国栽培大豆种质资源的遗传多样性,结果表明中国栽培大豆的表型多样性中心在黄河流域。Wang 等^[71]用 SSR 标记研究中国栽培大豆的遗传多样性,发现黄河流域的大豆品种遗传基础丰富、等位变异最大、遗传相似系数最低,也推测黄河流域是中国栽培大豆的多样性中心。王彩洁等^[72]利用与大豆重要性状相关的 125 对 SSR 标记对东北和黄淮海地区大面积推广的 89 个大豆品种进行遗传多样性分析,显示自北向南大豆品种的遗传多样性逐渐升高,黄淮海地区品种的遗传多样性最高;吉林和辽宁地区品种的遗传多样性高于黑龙江品种,这一结果与栾维江等^[53]的观点一致;聚类分析发现,东北和黄淮海地区品种各自聚成一类,同一区域内的品种遗传相似系数较大。

3 中国大豆遗传多样性研究方向

遗传多样性是一个物种多样性的核心,是该物种长期进化的结果,保护大豆的生物多样性最终是要保护大豆的遗传多样性。我国种植大豆历史悠久,是大豆的起源地,也是拥有大豆资源最丰富的国家,研究大豆种质的遗传多样性,具有很重要的价值和意义。由于栽培大豆的遗传基础越来越狭窄,遗传多样性的下降导致的亲本遗传基础狭窄现象,是当前大豆育种难以取得突破性进展的重要原因。

3.1 加强对大豆地方品种、农家品种以及育成品种的收集、保存和研究利用

中国大豆遗传多样性研究不仅要努力加快对大豆种质的收集保存和鉴定,避免大量的农家种、地方种和具有优良性状的大豆种质的流失,同时还要提高对外来大豆种质资源的重视程度,扩宽国外大豆资源的引进途径,加强对国外资源的研究和利用。

3.2 深入了解大豆资源现状,提高大豆资源的遗传多样性

由于品种选育的突破性进展,现在虽然每年都有很多新的选育品种出现,但是由于育种家过分的青睐少数的关键性种质资源,重复的作为育种亲本,导致育成品种的遗传基础越来越狭窄。同时由于改良品种的推广利用,使地方品种被淘汰,甚至消失,造成了种质资源的严重流失。所以要加强我国大豆种质和野生大豆的研究、改良、创新和利用,扩宽遗传基础,提高遗传多样性,增大对种质资源的研究和选育,打破我国大豆资源丰富,但是遗传基础狭窄的局面。

3.3 多种方法相结合,提高对大豆遗传多样性分析的准确度

研究大豆遗传多样性的方法虽然有多种,但每种方法依据的原理各不相同,各有优缺点,目前已经从传统的形态标记到生化标记发展到分子标记,分子标记方法发展到高通量的 SNP 方法。从各种水平对栽培大豆遗传多样性进行研究,产生的结果有可能不一致,但是目的都是为了更好地揭示遗传物质的变异程度,因此我们可以利用多种方法从多种角度获得有价值的信息,有助于我们更深层次的研究大豆的遗传多样性。

参考文献

[1] 周围. 保护生物多样性[J]. 环境教育, 2009(1): 41-44. (Zhou W. The conservation of biological diversity[J]. Environmental Education, 2009(1): 41-44.)

[2] 解新明, 云锦凤. 植物遗传多样性及其检测方法[J]. 中国草地, 2000(6): 51-59. (Xie X M, Yun J F . Genetic diversity and detective methods of plant [J]. Grassland of China, 2000 (6): 51-59.)

[3] 高运来, 姚丙辰, 刘春燕, 等. 黑龙江省主栽大豆品种遗传多样性的 SSR 分析[J]. 植物学报, 2009, 44 (5): 556-561. (Gao Y L, Yao B C, Liu C Y, et al. Genetic diversity analysis by simple sequence repeats of soybean (*Glycine max*) varieties from Heilongjiang[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2009, 44 (5): 556-561.)

[4] 赵团结, 盖均镭. 栽培大豆起源与进化研究进展[J]. 中国农业科学, 2004, 37(7): 954-962. (Zhao T J, Gai J Y. The origin and evolution of cultivated soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(7): 954-962.)

- [5] Liu Z X, Li J, Fan X H, et al. Assessing the numbers of SNPs needed to establish molecular IDs and characterize the genetic diversity of soybean cultivars derived from *Tokachi nagaha*[J]. The Crop Journal, 2017, 5(4):326-336.
- [6] Jun T H, Michel A P, Mian M A. Development of soybean aphid genomic SSR markers using next generation sequencing[J]. Genome, 2011, 54(5): 360-367.
- [7] Wang J, Mc Clean P E, Lee R, et al. Association mapping of iron deficiency chlorosis loci in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) advanced breeding lines [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 116(6): 777-787.
- [8] Galeano C H, Cortés A J, Fernández A C, et al. Gene-based single nucleotide polymorphism markers for genetic and association mapping in common bean[J]. BMC Genetics, 2012, 13(1): 48.
- [9] 王小国, 梁红艳, 张薇. 新疆春小麦种质资源农艺性状和品质性状的遗传多样性分析[J]. 新疆农业科学, 2012, 49(5): 796-801. (Wang X G, Liang H Y, Zhang W. Analysis of genetic diversity of Xinjiang spring wheat agronomic characters and quality characters[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2012, 49(5): 796-801.)
- [10] 朱国永, 孙明法, 严国红, 等. 江苏省杂交中籼稻新组合品质性状相关及聚类分析[J]. 江苏农业科学, 2012, 40(10): 57-59. (Zhu Y G, Sun M F, Yan G H, et al. Hybrid indica rice in Jiangsu province new combination quality traits related and clustering analysis[J]. Jiangsu Agricultural Science, 2012, 40(10): 57-59.)
- [11] 程加省, 杨金华, 勾宇宏, 等. 基于形态学标记的云南小麦种植资源遗传多样性研究[J]. 种子, 2011, 30(7): 72-75. (Cheng J S, Yang J H, Gou Y H, et al. Study on germplasm genetic diversity of Yunnan wheat based on morphological markers [J]. Seed, 2011, 30(7): 72-75.)
- [12] 吕祝章, 丁立孝, 田纪春, 等. 大豆重组自交系群体 (ZKS-HX) 遗传图谱的构建和形态标记的定位[J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(4): 345-350. (Lyu Z Z, Ding L X, Tian J C, et al. A genetic map of soybean using a recombinant inbred line population (ZKS-HX) and mapping of morphological markers [J]. Plant Physiology Communications, 2009, 45(4): 345-350.)
- [13] 李瑞峰, 高鹏, 朱子成, 等. 基于形态学标记及 SSR 标记的甜瓜主栽品种分类鉴定研究[J]. 中国蔬菜, 2014(6): 20-27. (Li R F, Gao P, Zhu Z C, et al. Studies on classification and identification based on morphological markers and SSR markers for elite varieties of *Cucumis melo* L. [J]. China Vegetables, 2014(6): 20-27.)
- [14] 郭志慧, 杨红宇, 张成林, 等. 利用形态性状以及 SSR 标记鉴定 4 个川西北老麦品种 (系) [J]. 草业科学, 2016, 33(9): 1718-1727. (Guo Z H, Yang H Y, Zhang C L, et al. Identification of four *Elymus sibiricus* cultivar (strains) from northwest plateau of Sichuan using morphological traits and SSR markers [J]. Pratacultural Science, 2016, 33(9): 1718-1727.)
- [15] 张毅华, 张耀文, 张泽燕. 绿豆种质资源表型性状多样性分析 [J]. 农学学报, 2013, 3(1): 15-19. (Zhang Y H, Zhang Y W, Zhang Z Y. Phenotypic diversity analysis of mung bean germplasm resources [J]. Journal of Agriculture, 2013, 3(1): 15-19.)
- [16] 蒋会兵, 矣兵, 梁名志, 等. 云南茶树种质资源形态性状多样性分析 [J]. 云南农业大学学报, 2011, 26(6): 833-840. (Jiang H B, Yi B, Liang M Z, et al. Morphological diversity analysis of tea germplasm resources in Yunnan [J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2011, 26(6): 833-840.)
- [17] 富新年, 王赞, 师尚礼, 等. 国外引进草甸羊茅种质的形态变异研究 [J]. 中国草地学报, 2012, 34(2): 36-40. (Fu X N, Wang Z, Shi S L, et al. Studies on morphologic variation in *Festuca pratensis* H. collected from abroad [J]. Chinese Journal of Grassland, 2012, 34(2): 36-40.)
- [18] 慈敦伟, 张礼凤, 汪宝卿, 等. 大豆种质资源农艺性状和产量的年份间差异及其关系 [J]. 植物遗传资源学报, 2011(6): 872-880. (Ci D W, Zhang L F, Wang B Q, et al. Variation of agronomic traits and production of germplasm resources of soybean in different years and the relationship between them [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2011(6): 872-880.)
- [19] 辛秀珺, 于凤瑶, 周顺启, 等. 黑龙江省近期审定大豆品种的聚类分析和主成分分析 [J]. 浙江农业科学, 2010(4): 806-810. (Xin X J, Yu F Y, Zhou S Q, et al. Recently authorized soybean cultivars in Heilongjiang province of the clustering analysis and principal component analysis [J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2010(4): 806-810.)
- [20] 张振宇, 韩旭东, 郭泰. 东北优质大豆品种的遗传多样性分析 [J]. 农学学报, 2015, 5(6): 15-20. (Zhang Z Y, Han X D, Guo T, et al. Analysis of genetic diversity of northeast soybean cultivars [J]. Journal of Agriculture, 2015, 5(6): 15-20.)
- [21] 李艳花, 杜成章, 陈红, 等. 重庆大豆地方资源多样性评价及群体表型特点研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(6): 44-49. (Li Y H, Du C Z, Chen H, et al. Study of genetic diversity and population morphological characteristics of soybean landraces in Chongqing [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(6): 44-49.)
- [22] 贾晓艳, 张彩英. 河北省大豆推广品种遗传多样性分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2006, 7(3): 310-315. (Jia X Y, Zhang C Y. A study on genetic diversity of soybean cultivars in Hebei [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2006, 7(3): 310-315.)
- [23] 李明松, 吕美琴, 康蓉蓉, 等. 福建省春大豆种质资源的形态多样性研究 [J]. 福建农业学报, 2014, 29(3): 214-219. (Li M S, Lyu M Q, Kang R R, The morphological diversity of spring soybean germplasm resources in Fujian [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2014, 29(3): 214-219.)
- [24] Amit K, Avinash P, Chubasenla A, et al. Evaluation of genetic diversity and interrelationships of agro-morphological characters in soybean (*Glycine max*) genotypes [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences (India Section B: Biological Sciences), 2015, 85(2): 397-405.
- [25] 王燕平, 宗春美, 孙晓环, 等. 东北春大豆种质资源表型分析及综合评价 [J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(5): 837-845. (Wang Y P, Zong C M, Sun X H, et al. Phenotype analysis and comprehensive evaluation on northeast spring soybean resources in Mudanjiang [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2017, 18(5): 837-845.)
- [26] 曾贞, 罗军武. 茶树育种早期鉴定遗传标记研究进展 [J]. 茶叶通讯, 2005, 32(4): 4-9. (Zeng Z, Luo J W. Advances on genetic markers in selection and identification at early stage of tea breeding [J]. Tea Communication, 2005, 32(4): 4-9.)
- [27] 刘仁建, 吴卫, 郑有良, 等. 红花 (*Carthamus tinctorius* L.) 种子醇溶蛋白遗传多样性分析 [J]. 中国油料作物学报, 2006, 28(2): 109-114. (Liu R J, Wu W, Zheng Y L, et al. Genetic diversity of seeds prolamine in *Carthamus tinctorius* L. [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2006, 28(2): 109-114.)

- [28] 高浦新. 10种荒漠植物叶片超氧化物歧化酶活性与植物抗旱性关系的研究[J]. 江西农业大学学报, 2002, 24(4): 537-540. (Gao P X. A study on relation between superoxide dismutase activity in leaves of ten desert plants and their drought resistance [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2002, 24(4): 537-540.)
- [29] Kwon S I, Anderson A J. Differential production of superoxide dismutase and catalase isozymes during infection of wheat by a fusarium proliferatum like fungal isolate[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2001, 58:73-81.
- [30] 李军, 钱波, 郑师章, 等. 大豆种子库中同工酶水平的遗传多样性的初步研究[J]. 生态应用学报, 1998, 9(2): 145-149. (Li J, Qian B, Zheng S Z, et al. Genetic diversity at isozyme level in seed bank of *Glycine soja* a preliminary study[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1998, 9(2): 145-149.)
- [31] 刘昭军, 李希臣. 同工酶技术在大豆育种中的应用[J]. 黑龙江农业科学, 2001(6): 35-37. (Liu Z J, Li X C. Application of isozymes analysis technique in soybean breeding[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2001(6): 35-37.)
- [32] 钟珍萍, 刘德金, 陈启锋. 大豆种间的同工酶比较分析[J]. 大豆科学, 1992, 11(4):329-335. (Zhong Z P, Liu D J, Chen Q F. Isozymes comparison among soybean species[J]. Soybean Science, 1992, 11(4):329-335.)
- [33] 卢翠华, 何志鸿, 宋英淑, 等. 黑龙江省主要大豆品种同工酶谱分析[J]. 大豆科学, 1990, 9(2): 145-148. (Lu C H, He Z H, Song Y S, et al. Isozyme type analysis of soybean planted in Heilongjiang province[J]. Soybean Science, 1990, 9(2): 145-148.)
- [34] 许东河, 高忠, 盖钧镒, 等. 中国野生大豆与栽培大豆等位酶、RFLP 和 DRPD 标记的遗传多样性与演化趋势分析[J]. 中国农业科学, 1999, 32(6): 16-22. (Xu D H, Gao Z, Gai J Y, et al. Genetic diversity and evolutionary tendency detected by isozyme, RFLP and RAPD markers in wild and cultivated soybeans in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 1999, 32(6): 16-22.)
- [35] 段会军, 张彩英, 张丽娟, 等. 河北省大豆种质资源同工酶及 RAPD 标记多样性研究[J]. 中国油料作物学报, 2003, 25(2): 15-20. (Duan H J, Zhang C Y, Zhang L J, et al. Genetic diversity study of soybean germplasm resource in Hebei province by isozyme and RAPD[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2003, 25(2): 15-20.)
- [36] 洪国伟, 徐正华, 邹学祥. 大豆 *Soja* 亚属过氧化物酶同工酶研究及其模糊聚类分析[J]. 西南农业学报, 1994, 7(4): 59-66. (Hong G W, Xu Z H, Zou X X. The peroxidase isozyme analysis and fuzzy cluster analysis for *Soja subgenus* in soybean[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 1994, 7(4): 59-66.)
- [37] 段会军, 褚素敏, 张彩英, 等. 河北不同生态区大豆品种的过氧化物酶同工酶分析[J]. 河北农业大学学报, 2003, 26(4): 42-46. (Duan H J, Chu S M, Zhang C Y, et al. The peroxidase isozyme analysis of soybean varieties in different ecological areas of Hebei[J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2003, 26(4): 42-46.)
- [38] 沙伟, 何海燕, 张艳霞. 黑龙江省 25 份大豆品种的同工酶分析[J]. 黑龙江农业科学, 2011(10): 1-4. (Sha W, He H Y, Zhang Y F. The isozyme analysis of some soybean varieties from Heilongjiang province[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2011(10): 1-4.)
- [39] 王玉娟, 张彦, 房贵贵, 等. 利用基于 RAPD 标记的 MCID 法快速鉴定 72 个葡萄品种[J]. 中国农业科学, 2012, 45(14): 2913-2922. (Wang Y J, Zhang Y, Fang J G, et al. Rapid identification of 72 grape cultivars by using RAPD markers-based MCID method[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(14): 2913-2922.)
- [40] 高山, 林碧英, 许端祥, 等. 苦瓜种质遗传多样性的 RAPD 和 ISSR 分析[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(1): 78-83. (Gao S, Lin B Y, Xu D X, et al. Genetic diversity of bitter melon (*Momordica charantia* L.) based on RAPD and ISSR[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2010, 11(1): 78-83.)
- [41] 刘锴栋, 袁长春, 黎海利, 等. 杨桃遗传多样性的形态特征与 RAPD 标记的相关性分析[J]. 果树学报, 2013, 30(1): 69-74. (Liu K D, Yuan C C, Li H L, et al. Correlation analysis of genetic diversity of carambola cultivars using morphological and RAPD markers[J]. Journal of Fruit Science, 2013, 30(1): 69-74.)
- [42] 陈碧云, 伍晓明, 许鲲, 等. 31 份江苏省白菜型油菜遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 中国油料作物学报, 2006, 28(1): 67-71. (Chen B Y, Wu X M, Xu K, et al. RAPD analysis for the genetic diversity of 31 *B. campestris* L from Jiangsu province in China[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2006, 28(1): 67-71.)
- [43] 张志永, 陈受宜, 盖钧镒, 等. 栽培大豆品种间 RAPD 标记的多态性分析和聚类分析[J]. 大豆科学, 1998, 17(1): 1-7. (Zhang Z Y, Chen S Y, Gai J Y, et al. Polymorphisms and cluster analysis of cultivated soybeans with RAPD [J]. Soybean Science, 1998, 17(1): 1-7.)
- [44] 史锋, 张耀洲, 曾广文. 利用 RAPD 分子标记图谱鉴定大豆栽培品种[J]. 浙江农业学报, 1998, 10(4): 16-19. (Shi F, Zhang Y Z, Zen G W. Study on identification of soybean cultivars using RAPD markers [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 1998, 10(4): 16-19.)
- [45] 王敏, 杨万明, 李润植, 等. 大豆种质资源 RAPD 标记遗传多样化研究[J]. 核农学报, 2010, 24(2): 231-238. (Wang M, Yang W M, Li R Z, et al. Genetic diversity of soybean germplasm by RAPD marker[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2010, 24(2): 231-238.)
- [46] 苏乔, 刘文哲, 吴文娟, 等. 东北地区大豆种质资源的 RAPD 聚类分析[J]. 植物研究, 1998, 18(2): 184-188. (Su Q, Liu W Z, Wu W J, et al. RAPD analysis of northeast China soybean genotypes [J]. Bulletin of Botanical Research, 1998, 18(2): 184-188.)
- [47] 刘萌娟, 李鸣雷, 赵惠贤, 等. 陕西大豆资源遗传多样性及变异特点研究[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(3): 326-334. (Liu M J, Li M L, Zhao H X, et al. Genetic diversity and variation trait of Shaanxi soybean landraces[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2010, 11(3): 326-334.)
- [48] 王振东, 贾利, 孙仓, 等. 大豆抗旱种质资源遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 大豆科学, 2009, 28(1): 26-30. (Wang Z D, Jia L, Sun C, et al. RAPD analysis of genetic diversity of soybean germplasm in drought resistance[J]. Soybean Science, 2009, 28(1): 26-30.)
- [49] 张彩英, 李喜焕, 常文锁, 等. 应用 SSR 标记分析大豆种质资源的遗传多样性[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 308-314. (Zhang C Y, Li X H, Chang W S, et al. Genetic diversity analysis of soybean germplasm resources based on SSR

- markers[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2008, 9(3): 308-314.)
- [50] 张博, 邱丽娟, 常汝镇. 中国大豆部分获奖品种与其祖先亲本间 SSR 标记的多态性比较和遗传关系分析[J]. 农业生物技术学报, 2003, 11(4): 351-358. (Zhang B, Qiu L J, Chang R Z. Diversity comparison and genetic relationship analysis between awarded soybean cultivars and their ancestors in China[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2003, 11(4): 351-358.)
- [51] 林凡云, 邱丽娟, 常汝镇, 等. 山西省大豆地方品种与选育品种农艺性状及 SSR 标记遗传多样性比较分析[J]. 中国油料作物学报, 2003, 25(3): 24-29. (Lin F Y, Qiu L J, Chang R Z, et al. Genetic diversity of landrace and bred varieties of soybean in Shanxi[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2003, 25(3): 24-29.)
- [52] 张军, 赵团结, 盖钧镞. 中国东北大豆育成品种遗传多样性和群体遗传结构分析[J]. 作物学报, 2008, 34(9): 1529-1536. (Zhang J, Zhao T J, Gai J Y. Genetic diversity and genetic structure of soybean cultivar population released in northeast China [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(9): 1529-1536.)
- [53] 栾维江, 刘章雄, 关荣霞, 等. 东北春大豆样本的代表性及其 SSR 位点[J]. 应用生态学报, 2005, 16(8): 1469-1476. (Luan W J, Liu Z X, Guan R X, et al. Representativeness of North-east China spring soybeans and their genetic diversity at SSR loci [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(8): 1469-1476.)
- [54] 赵洪锟, 王玉民, 李启云, 等. 中国不同纬度野生大豆和栽培大豆 SSR 分析[J]. 大豆科学, 2001, 20(3): 172-176. (Zhao H K, Wang Y M, Li Q Y, et al. SSR analysis of wild soybean (*G. soja*) and cultivated soybean from different latitude in China [J]. Soybean Science, 2001, 20(3): 172-176.)
- [55] 谢华, 关荣霞, 邱丽娟, 等. 利用 SSR 标记揭示我国夏大豆 (*Glycine max* (L.) Merr) 种质遗传多样性[J]. 科学通报, 2005, 52(5): 343-351. (Xie H, Guan R X, Qiu L J, et al. Using SSR markers to reveal our country summer soybean (*Glycine Max* (L.) Merr) germplasm genetic diversity[J]. Chinese Science Bulletin, 2005, 52(5): 343-351.)
- [56] 宋喜娥, 李英慧, 常汝镇, 等. 中国栽培大豆 (*Glycine max* (L.) Merr.) 微核心种质的群体结构与遗传多样性[J]. 中国农业科学, 2010, 43(11): 2209-2219. (Song X E, Li Y H, Chang R Z, et al. Population structure and genetic diversity of mini core collection of cultivated soybean (*Glycine max* (L.) merr.) in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(11): 2209-2219.)
- [57] Vineet K, Anita R, Priyamvada J, et al. Molecular identification of dominant cultivars of soybean using simple sequence repeat markers[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences (India Section B: Biological Sciences), 2017, 87(3): 647-653.
- [58] Zuo Q M, Wen Z X, Zhang S Y, et al. QTL identification of the insensitive response to photoperiod and temperature in soybean by association mapping[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2013, 12(8): 1423-1430.
- [59] Guan R X, Chang R Z, Li Y H, et al. Genetic diversity comparison between Chinese and Japanese soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.) revealed by nuclear SSRs [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2010, 57(2): 229-242.
- [60] 董俊丽, 王海岗, 陈凌, 等. 糜子骨干种质遗传多样性和遗传结构分析[J]. 中国农业科学, 2015, 48(16): 3121-3131. (Dong J L, Wang H G, Chen L, et al. Analysis of genetic diversity and structure of proso millet core germplasm [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(16): 3121-3131.)
- [61] 赖勇, 王鹏喜, 范贵强, 等. 大麦 SSR 标记遗传多样性及其与农艺性状关联分析[J]. 中国农业科学, 2013, 46(2): 233-242. (Lai Y, Wang P X, Fan G Q, et al. Genetic diversity and association analysis using SSR markers in barley [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(2): 233-242.)
- [62] 王发明, 李洁维, 叶开玉, 等. 41 份葡萄种质遗传多样性的 ISSR 和 SCoT 对比分析[J]. 广西植物, 2017, 37(1): 1-8. (Wang F M, Li J W, Ye K Y, et al. Comparative analysis on the genetic diversity of 41 *Vitis* germplasm resources by ISSR and SCoT molecular markers [J]. Guihaia, 2017, 37(1): 1-8.)
- [63] 魏晓雨, 田义新, 赵智灵, 等. 不同产地西洋参种质遗传多样性的 RAPD 和 ISSR 分析[J]. 中草药, 2014, 45(21): 3153-3158. (Wei X Y, Tian Y X, Zhao Z L, et al. RAPD and ISSR analyses of genetic diversity of American ginseng germplasm from different habitats in China [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2014, 45(21): 3153-3158.)
- [64] 秦君, 李英慧, 刘章雄, 等. 黑龙江省大豆种质遗传结构及遗传多样性分析[J]. 作物学报, 2009, 35(2): 228-238. (Qin J, Li Y H, Liu Z X, et al. Genetic structure and diversity of soybean germplasm in Heilongjiang [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(2): 228-238.)
- [65] 崔艳华, 邱丽娟, 常汝镇, 等. 黄淮夏大豆遗传多样性分析[J]. 中国农业科学, 2004, 37(1): 15-22. (Cui Y H, Qiu L J, Chang R Z, et al. A study of genetic diversity of Huanghuai summer sowing soybean in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(1): 15-22.)
- [66] Giancola S, Marcucci P S, Lacaze P, et al. Feasibility of integration of molecular markers and morphological descriptors in a real case study of a plant variety protection system for soybean [J]. Euphytica, 2002, 127(1): 95-113.
- [67] 李强. 大豆种质遗传多样性及表型性状关联位点发掘与优异位点序列分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014. (Li Q. Genetic diversity, association analysis of phenotypic traits and elite loci sequencing in soybean [D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2014.)
- [68] 周新安, 彭玉华, 王国勋, 等. 中国栽培大豆遗传多样性和起源中心初探[J]. 中国农业科学, 1998, 31(3): 37-43. (Zhou X A, Peng Y H, Wang G X, et al. Preliminary studies on the centres of genetic diversity and origination of cultivated soybean in china [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1998, 31(3): 37-43.)
- [69] 常汝镇. 关于栽培大豆起源的研究[J]. 中国油料作物学报, 1989, 11(1): 3-9. (Chang R Z. Studies on the origin of the cultivated soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) [J]. Chinese Journal of Oil Crops, 1989, 11(1): 3-9.)
- [70] Dong Y S, Zhao L M, Liu B, et al. The genetic diversity of cultivated soybean grown in China [J]. Theoretical & Applied Genetics, 2004, 108: 931-936.
- [71] Wang L X, Guan R X, Liu Z X, et al. Genetic diversity of China cultivated soybean revealed by SSR markers [J]. Crop Science, 2006, 46: 1032-1038.
- [72] 王彩洁, 孙石, 金素娟, 等. 中国大豆主产区不同年代大面积种植品种的遗传多样性分析[J]. 作物学报, 2013, 39(11): 1917-1926. (Wang C J, Sun S, Jin S J, et al. Genetic diversity analysis of widely-planted soybean varieties from different decades and major production regions in China [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(11): 1917-1926.)