



诱变育种技术在大豆育种与基因挖掘中的应用现状及展望

张金波¹, 夏善勇¹, 王永斌¹, 谭巍巍¹, 李赵博¹, 肖 辉², 韩新春³, 刘昭军¹

(1. 黑龙江省农业科学院 生物技术研究所/黑龙江省作物与家畜分子育种实验室, 黑龙江 哈尔滨 150028; 2. 黑龙江省农业科学院, 黑龙江 哈尔滨 150086; 3. 黑河爱辉区农业局, 黑龙江 黑河 164300)

摘 要:植物诱变育种能够创造许多优异变异资源, 诱变获得的突变体可以作为种质材料, 为大豆新品种培育提供丰富的资源; 构建的突变体库也有助于大豆功能基因组研究的开展, 可为特定性状的研究提供遗传材料。本文介绍诱变育种技术在大豆生长特性、品质和抗性改良育种中的应用, 分析利用诱变突变体库进行大豆生长特性、品质性状改良和抗性相关基因挖掘的研究进展, 介绍诱变技术与其他生物技术相结合发掘目的基因的应用现状, 并展望今后大豆诱变育种技术在基因挖掘方面的应用前景, 以期能更好地运用诱变育种技术推动大豆遗传研究和品种选育。

关键词:大豆; 诱变; 育种; 基因挖掘; 生物技术

Application Status and Prospect of Mutation Breeding Technology in Soybean Breeding and Gene Mining

ZHANG Jin-bo¹, XIA Shan-yong¹, WANG Yong-bin¹, TAN Wei-wei¹, LI Zhao-bo¹, XIAO Hui², HAN Xin-chun³, LIU Zhao-jun¹

(1. Institute of Biotechnology, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop and Livestock Molecular Breeding of Heilongjiang Province, Harbin 150028, China; 2. Heilongjiang Academy of Agriculture Science, Harbin 150086, China; 3. Agriculture Bureau of Aihui District in Heihe, Heihe 164300, China)

Abstract: Plant mutation breeding can create many excellent mutation resources. The mutants obtained by mutation can be used as new germplasm materials and provide rich resources for the cultivation of new soybean varieties. The mutant library also contributes to the study of soybean functional genome and provides genetic materials for the study of specific traits. On the one hand, this review introduced the application of mutation breeding technology in soybean growth characteristics, quality and resistance improvement breeding, and analyzed the research progress of using mutant library to mine soybean growth characteristics, quality traits and resistance related genes. On the other hand, this review introduced the application status of mutation technology combined with other biotechnology to explore target genes. Finally, this review looked forward to the application prospect of soybean mutation breeding technology in gene mining in the future, in order to use mutation breeding technology better to promote soybean genetic research and variety selection.

Keywords: soybean; mutation; breeding; gene mining; biotechnology

诱变育种是指通过各种物理、化学等因素诱变目标植物, 使其遗传特性发生变异, 从变异的群体中对感兴趣的目标性状进行选择, 进而培育出新品种或种质资源的一种育种方法。目前应用于作物的诱变育种方法主要有物理诱变和化学诱变。物理诱变的诱变源主要包括 α 射线、 β 射线、 γ 射线、X射线、快中子、热中子、慢中子和紫外线等, 目前应用较多的是 γ 射线^[1]。化学诱变剂主要包括烷化剂、叠氮化物、碱基类似物、抗生素、生物碱等, 但是目前公认的最有效和应用较多的是烷化剂中的甲基磺酸乙酯(EMS)和叠氮化物中的叠氮化钠(NaN_3)^[2]。近年来通过物理或化学诱变方法育成了很多在产量和品质等方面都表现优异的大豆新品种。

大豆[*Glycine max*(Linn.) Merr.]是世界五大作物之一, 重要的粮油兼用作物, 不仅是植物油和饲料蛋白的主要来源, 还是异黄酮、植物雌激素等一些次生代谢产物的来源, 在我国粮食结构中占有重要地位。但相比于其他粮食作物我国大豆的种植面积相对较小, 导致国内生产总量远低于消耗总量, 因此我国消耗的大部分大豆都依赖进口。面对国际政治经济形势和疫情的巨大不确定性, 作为全球最大的大豆进口国, 中国大豆稳定供应面临严峻考验。在过去50多年里, 我国大豆产量的增长速度相对缓慢, 主要原因是大豆育种资源越来越狭窄, 可利用的突变类型和可创造的新变异类型有限等, 从而很难满足育种的实际需求。目前, 在不改变种植面积的前提下, 若想尽可能少的依赖进口, 并提

收稿日期: 2021-09-26

基金项目: 黑龙江省科研院所科研业务费(CZKYF2021-2-C018); 黑龙江省“百千万”工程(2019ZX16B01); 黑龙江省农业科学院院级科研项目(2019SJ002, HNK2019CS01-10, 2017BZ12, 2017BZ04); 国防科工局核能开发科研项目(核辐射作物品种改良与害虫防控)。

第一作者: 张金波(1988—), 女, 博士, 助理研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: 987065416@qq.com。

通讯作者: 刘昭军(1974—), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: liuzhaojun7@aliyun.com。

升大豆的品质和产量,那么,寻找相对于传统育种更加简便、快捷的大豆育种方法,利用先进的育种技术来提高国产大豆产量,以满足自身需求是切实可行的方向^[3]。大豆诱变育种技术是继选择育种和杂交育种之后发展起来的一项现代育种技术,在现代分子生物学与诱变手段快速发展的今天,得以广泛应用和发展。诱变技术能够创造许多优异变异资源,具有突变频率高、易于后代选择等优点,且一次诱变可获得多种变异类型,为构建特定物种的突变体库提供了丰富的资源,同时为育种者筛选特定性状提供了崭新的平台和手段,可以很好补充传统杂交育种的不足,大幅度提高大豆育种效率^[4]。

同时,大豆突变体群体在大豆功能基因组研究和遗传改良方面具有潜力,大豆经过诱变处理后可从多个方面进行基因的定位或挖掘。利用诱变技术能够诱发各种有用的突变基因,产生自然界稀有的或用一般常规方法较难获得的新类型、新性状、新基因。诱变处理为大豆差异表型筛选提供了一个直观可靠的材料资源,突变体材料对于差异性状的基因克隆和功能分析提供了基础。其中大豆株型、叶型及叶色等性状是最易筛选的表型性状。大豆能否抵御自然界中的病、虫以及逆境对于提高大豆产量和品质至关重要,因此发掘和定位特定抗性基因对防治病虫害等影响以及大豆抗性育种具有重要的意义。可以对突变体中有重要价值的性状的调控基因进行定位,尽可能发掘对改良大豆品质有利用价值的等位基因,从而为兴趣基因挖掘提供丰富的遗传材料,为实现大豆品质育种奠定基础。无论是物理诱变还是化学诱变所获得的具有稳定遗传能力的材料均可作为研究大豆相关性状的功能基因及分子育种提供较好的种质资源,诱变技术与其他技术相结合对于挖掘新基因也发挥了重要作用。

本文介绍了诱变育种技术在大豆育种及关键基因挖掘中的应用,诱变技术与其他生物技术相结合发掘目的基因的应用现状,并展望今后大豆诱变育种技术的应用前景,以期能更好地运用诱变育种技术推动大豆遗传研究和品种选育,促进大豆产业发展。

1 诱变育种在大豆育种中的应用

1.1 突变体库的构建

大豆经过诱变产生的突变体库,可作为新的种质资源为深入开展大豆功能基因组学研究以及特定性状的基因挖掘提供了参考材料,为大豆育种实践和基因功能研究拓宽思路。在大豆育种中,突变

体库的构建主要包括使用不同辐射强度或不同化学诱变剂浓度处理大豆构建突变体库^[5]、不同种质大豆品种突变体库的构建^[6]、单纯的针对某一品种构建突变体库发掘目标性状^[7]、对具有某一特殊性状的大豆品种进行诱变构建突变体库^[8]、对某一品种的突变体后代进行整体分析研究^[9]、不同诱变方法相结合构建突变体库^[10]等。

1.2 表型变化筛选

1.2.1 生长特性表型变化筛选 经过诱变处理后的大豆会产生各种各样表型水平的变化,为特定性状大豆筛选提供了丰富多样的材料。其中表型水平变化而产生的突变体包括:熟期改变突变体^[8]、叶型突变体^[11]、种皮完整性突变体^[12]、结瘤突变体^[13]、叶色突变体^[14]、矮秆突变体^[15]和茸毛突变体^[16]等。

1.2.2 品质表型变化筛选 当使用特定诱变剂处理作物时,诱变剂产生的能量会使生物体内产生电离和激发,打破植物体内自由基产生和清除的动态平衡,进而引发植物体内生物大分子、抗氧化酶体系、激素及微量元素等一系列复杂的反应。不同品种以及不同辐射处理的生理变化规律不尽相同。大豆经过诱变而产生的品质方面水平的变化主要包括:蛋白质含量的改变^[17]、脂肪含量的改变^[18]、异黄酮含量的改变^[19]、酶和离子的改变^[20]、抗营养因子成分的改变^[21]。

1.2.3 抗性表型变化筛选 由于大豆通过诱变能够产生丰富多样的突变体材料,部分材料在应对多种生物或非生物的胁迫方面发挥了重要的作用,因此为抗性材料的筛选提供了丰富的资源,如在抗病性^[22]、抗逆性^[23]以及抗除草剂^[24]等方面。

2 诱变育种在大豆基因挖掘中的应用

2.1 大豆生长特性相关基因挖掘

2.1.1 叶片表型调控基因 在对叶型突变体的研究方面,Wang 等^[25]以不同剂量碳离子束辐照大豆种子构建了筛选群体,并以 Seq-BSA 混池测序结合转录组测序的方法筛选获得大豆卷叶短叶柄突变体 *rlsp1*,进一步分析出 *Glyma.03G128600* 可能是引起 *rlsp1* 变异的关键候选基因。并从大豆栽培品种中品 661 突变体库(EMS 诱变)中鉴定出 1 个多小叶突变体中黄 622,利用两种关联分析方法将控制小叶的基因定位在 11 号染色体上^[26]。宋晓峰^[27]在荷豆 12 突变体库中筛选获得叶皱缩表型的突变体,并对相应基因发掘定位,最后确定该基因参与了大豆叶表皮角质层的发育过程,初步断定该基因对未来培育抗性大豆新品种具有重要意义。

2.1.2 植株表型调控基因 在株高突变体的研究方面,谢圣男等^[28]从绥农14的M₂代突变体库(EMS诱变)中筛选到38份株高突变体并成功鉴定到与株高相关的基因,即发现改变株高的位点Sat_168。而冯星星^[29]则从荷豆12的突变体库中筛选出矮化突变体*Gmdwf6*与黄化突变体*Gmcdm1*等,并利用分子标记将矮秆基因和黄化基因初步定位到了5号和19号染色体上。同样是在荷豆12突变群体(⁶⁰Co- γ 射线诱变)中,李元龙^[30]则筛选到了1个矮化短柄突变体*baf6*,并将目的基因定位在了7号染色体上的0.826~1.152 M。

2.1.3 光周期调控基因 研究表明,大豆是光周期敏感的高温短日照作物,成熟期是影响大豆产量和品质的重要因素之一,因此发掘花期及光敏感相关基因对改变大豆生育期和适应多纬度种植具有重要意义,而经诱变产生的突变体库为大豆花期相关性状研究提供了有利的资源。杨兵等^[31]通过EMS诱变华夏3号获得对温度和光照调控较为钝感的早花性状突变体EMS-23-8。结合高通量测序结果,发现在16号染色体上的*Glyma.16G027200*基因可能直接或者间接作用于花期相关基因*E3*和*E4*进而抑制大豆开花和调节生物钟节律。此外,张恒友^[32]对南农86-4进行EMS诱变,通过多代表型筛选和分子标记鉴定获得表型变异性状稳定遗传的大豆突变体,并对筛选获得的早花突变体*elf1*进行了CGH芯片研究,对两个大豆开花调控相关基因*GmSVPI*和*GmOFPI*进行克隆和分子功能分析。

2.2 大豆品质性状相关基因挖掘

2.2.1 脂肪酸相关基因 大豆脂肪酸包括油酸、亚油酸、亚麻酸、棕榈酸和硬脂酸,对大豆脂肪酸中的主要成分进行研究对于提升大豆油的品质具有重要意义。Gillman等^[33]从EMS诱变产生的突变株C1726中鉴定到了控制大豆饱和脂肪酸含量的3个突变遗传基因座,*fap1*和*fap3-ug*两个基因可累加降低棕榈酸含量,单个*fas*基因可独立地提高硬脂酸含量,并开发出可跟踪这些突变的分子标记,并分析*fap1* *fap3-ug*和*fas*等位基因重组自交系群体种子的脂肪油酸谱。Sandhu等^[34]从经X射线诱变产生的大豆突变体M23中筛选到了控制油酸含量的基因*Fad2-1a*,即证明*Fad2-1a*基因的删除是导致突变体油酸含量增加的主要原因。De Vries等^[35]利用化学诱变结合经典遗传分析方法确定了引起棕榈酸浓度升高的突变等位基因为*fap2*(A21)、*fap4*(A24)、*fap5*(A27)、*fap6*(A25)和*fap7*(A30)。

2.2.2 蛋白质相关基因 大豆种子中含有40%左右蛋白质,是世界重要的植物蛋白来源,7S和11S

组分是大豆种子贮藏蛋白的主要构成部分,约占70%,研究大豆蛋白质组成的主要成分对于提升大豆蛋白含量至关重要。李雪华^[36]对12个大豆品种进行⁶⁰Co- γ 射线诱变,针对5个M₄代辐射材料中的最高蛋白质含量和最低蛋白质含量家系及其相应对照品种,用200对引物进行SSR分子标记,筛选出两个可能与之相关的标记Satt031和Satt055,为研究控制蛋白质亚基含量基因的功能提供了新的材料。于绍轩等^[37]研究显示,通过空间诱变可以使大豆11S蛋白亚基发生变异,进而确定SKTI基因发生突变。Takahashi等^[38]从 γ 射线处理的Karike 434(α' 缺失、 α 和 β 低)后代中鉴定出1个 α' 和 α 缺失、 β 低、11S/7S比值极高的大豆突变品系;对该品系3个世代的观察检测表明,尽管7S蛋白显著下降,但总蛋白含量则没有减少,该突变体为蛋白相关基因挖掘研究提供了理论依据。

2.2.3 次生代谢产物相关基因 大豆皂甙是大豆的一种次生代谢物,具有抗脂质氧化、抗自由基、增强免疫调节、抗肿瘤和抗病毒等多种生理功能,因此对于大豆皂苷的研究可为进一步提升大豆品质奠定基础。Woo等^[39]在M₄代EMS诱变大豆群体中筛选到了1个大豆皂甙成分发生改变的突变体PE1905,遗传分析表明,突变体PE1905中皂苷Ab-d的浓度由1个隐性基因控制。大豆中植酸属于一种抗营养因子,过多植酸会妨碍人体或单胃动物对铁、镁、锌、铜和锰等矿物质的吸收,因此培育低植酸大豆品种对提高大豆品质具有重要意义。Oltmans等^[40]通过化学诱变育成的M153低植酸突变体,并发现该突变体受两对隐性基因*pha1*和*pha2*控制。袁凤杰等^[41]也通过诱变方式筛选并确定了LPA-4297为低植酸I型(*lpa1*)、LPA-1216为II型(*lpa2*)突变体。

2.3 大豆抗性相关基因挖掘

2.3.1 生物胁迫抗性相关基因 Ge等^[22]在化学诱变产生的大豆突变体库中筛选到13个突变体,携带了PI437654中对大豆胞囊线虫4号小种产生抗性的突变基因,可作为进一步鉴定大豆胞囊线虫抗性基因的大豆资源。胡中慧^[42]采用不同浓度的EMS对大豆疫霉菌休止孢诱变处理,基因组分析获得大豆疫霉菌两个候选的Dicer基因*PsDCL1*和*PsDCL2*,并分析了其结构和系统演化特点。

2.3.2 非生物胁迫抗性相关基因 Yuliasti等^[23]以 γ 射线辐射产生的大豆突变系为研究材料,对其中的抗旱性状与基因进行标记分析。莫金钢^[43]利用抗旱突变体M18及其野生型大豆吉农18为试验材料,结合转录组数据分析,将reads进行组装后与

原有大豆基因组的已知基因模型相比较,发掘 835 个新基因,与数据库比对后注释得到 73 个新基因,为后期功能分析以及代谢通路相关基因研究提供了材料资源。

3 诱变技术结合其他生物技术挖掘目的基因

3.1 结合 TILLING 技术

Espina 等^[44]利用化学诱变产生的突变体,结合 TILLING 技术,为相关性状新突变的等位基因和功能基因表达分析提供了资源。杨玛丽^[45]利用大豆理化诱变突变体库,结合 TILLING 技术,克隆单链特异性核酸内切酶基因。

3.2 结合现代测序技术

此外诱变技术还可以与现代测序技术相结合用于基因定位和发掘。Dobbels^[46]利用大豆快中子诱变与 BSA-seq 技术,为大豆结构变异和种子组成中相关基因的发掘提供可靠的依据。Zhang 等^[47]利用 γ 射线处理大豆,结合 RNA-seq 技术,发现包括赤霉素在内的许多参与激素生物合成途径的基因在突变体中均受到显著影响。

3.3 诱变数据库的应用

诱变数据库也可作为整体资源为分析研究提供依据,Zhou 等^[9]以大豆突变体 M2 代材料为基础,开发了一种快速有效的突变基因定位工具 M2-seq,该方法仅基于 M2 代材料即可实现候选基因突变位点的快速定位,与传统的更高世代自交与回交方法相比,在时间成本和测序费用成本上都更具有优势,可以加速基因定位,尤其是在世代间隔较长的植物物种中具有较好应用前景。

4 展望

诱变育种可以获得新的变异类型,具有其他育种技术无法替代的优势,并且诱变育种为基因挖掘研究前期的宏观筛选提供了依据,然而诱变育种与其它技术一样,也有自身的弱点:一、突变具有不确定性,诱变产生的有益突变体频率低;二、还难以有效地控制变异方向和性质;三、在筛选突变后代时多以表型为主,容易遗漏一些非表型突变;四、诱发并鉴定出数量性状的微突变比较困难。

从宏观筛选(表型)到微观鉴定(基因)已经是大豆诱变育种发展的必然趋势,所以育种家们应在不丢弃宏观筛选方法的前提下,在不断避免大豆诱变育种自身弊端、谋求大豆诱变育种技术自我完善、革新与优化的同时,将诱变育种与传统育种、分子设计育种、转基因育种等其他育种方法结合,借

助丰富的生物资源,如基因组、泛基因组、转录组、代谢组和蛋白质组等来改善大豆育种中的盲目性。另一方面,应将诱变育种与一些效率高、精准程度高的分子生物学研究手段以及大数据、人工智能和基因组编辑等技术相结合,构建完善的育种模型和体系,实现优势互补,争取在不改变种植面积的情况下,创造出更优质、高产的理想型大豆材料,真正推动中国大豆的育种研究。促进未来大豆育种技术向绿色、高产、精准、高效、智能的方向发展,最终选育出适合我国大豆市场的优良品种,增强我国大豆在国际大豆市场的竞争力。

参考文献

[1] 张丰收,王青. 植物辐射诱变育种的研究进展[J]. 河南师范大学学报(自然科学版), 2020, 48(6): 2, 45-55. (ZHANG F S, WANG Q. Research progress of plant radiation mutation breeding [J]. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 2020, 48(6): 2, 45-55.)

[2] 张瑞成. 大豆化学诱变群体开发及其疫霉根腐病抗性初步分析[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2017. (ZHANG R C. Development and preliminary analysis of *phytophthora sojae* resistance of chemically mutagenized soybean populations [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2017.)

[3] 吕慧颖,王道文,葛毅强,等. 大豆育种行业创新动态[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 464-467. (LYU H Y, WANG D W, GE Y Q, et al. Innovation of soybean breeding industry[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 464-467.)

[4] 赵琳,宋亮,詹生华,等. 大豆育种进展与前景展望[J]. 大豆科技, 2014(3): 36-39. (ZHAO L, SONG L, ZHAN S H, et al. Progress and perspective on soybean breeding[J]. Soybean Science & Technology, 2014(3): 36-39.)

[5] 齐波,汝玄玄,贾召召,等. 不同辐射强度对大豆 M1 代重要农艺性状的影响[J]. 中国农学通报, 2019, 35(12): 40-51. (QI B, RU X X, JIA Z Z, et al. Radiation intensities affect important agronomic characters of soybean M1 generation [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(12): 40-45.)

[6] 郭宁,郑佳佳,胡博,等. 菜豆品种黄金勾伽玛射线突变体库的建立及突变表型观察[J]. 土壤与作物, 2018, 7(2): 168-176. (GUO N, ZHENG J J, HU B, et al. Construction and phenotypic observation of a gamma radiation mutant library of common bean cultivar Golden Hook [J]. Soils and Crops, 2018, 7(2): 168-176.)

[7] 韩锁义. 大豆突变体库的构建及子叶折叠突变相关基因的初步研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008. (HAN S Y. Construction of mutant population in soybean (*Glycine max* L. Merr.) and study on curled-cotyledon mutation related genes [D]. Nanjing: Nanjing Agriculture University, 2008.)

[8] 吴春雷,翟红,吴红艳,等. 大豆极早熟品种⁶⁰Co γ 射线突变体库的建立及突变表型鉴定[J]. 大豆科学, 2014, 33(6): 820-825. (WU C L, ZHAI H, WU H Y, et al. Identify of mutant phynotype and construction of ⁶⁰Co γ mutant population for

- soybean extremely early maturing cultivar[J]. Soybean Science, 2014, 33(6): 820-825.)
- [9] ZHOU H K, TANG K Q, LI G, et al. A robust and rapid candidate gene mapping pipeline based on M2 populations [J/OL]. Frontiers in Plant Science [2021-05-06]. DOI: 10.3389/fpls.2021.681816.
- [10] 张鑫, 苏彤, 顾玉阳, 等. ^{60}Co - γ 和 EMS 诱变“天隆一号”突变体库变异特征的初步分析[J]. 大豆科学, 2019, 38(4): 517-524. (ZHANG X, SU T, GU Y Y, et al. Preliminary variability analysis of mutant population for soybean ‘Tianlong No. 1’ induced by ^{60}Co - γ and EMS[J]. Soybean Science, 2019, 38(4): 517-524.)
- [11] TONG X, ZHAO B, JIN W L, et al. Screening of leaf shape mutants induced by EMS and analysis of agronomic traits in azuki bean[J]. Agricultural Science & Technology, 2010(2): 54-57.
- [12] 王亚琪, 简朴, 费云燕, 等. 大豆 2 个种皮不完整突变体的形态特点与遗传分析[J]. 核农学报, 2017, 31(4): 621-626. (WANG Y Q, JIAN P, FEI Y Y, et al. Morphological characters and inheritance of incomplete seed coat in two induced soybean mutants[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2017, 31(4): 621-626.)
- [13] PARK S J, BUTIERY B R. Ethyl-methane sulphonate (EMS) induced nodulation mutants of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lacking effective nodules[J]. Plant and Soil, 1992, 139: 295-298.
- [14] 苍晶, 于龙凤, 王豫颖, 等. 大豆叶绿素缺失突变体 HS 821 的农艺性状和生化特性[J]. 核农学报, 2007, 21(1): 9-12. (CANG J, YU L F, WANG Y Y, et al. Agronomic and biochemical characters of chlorophyll deficient mutant HS 821 of soybean[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2007, 21(1): 9-12.)
- [15] 郝再彬, 吴东岚. 矮秆大豆突变体的获得[J]. 核农学报, 2004, 18(3): 204-206. (HAO Z B, WU D L. Obtaining of soybean dwarf mutant [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2004, 18(3): 204-206.)
- [16] 唐均勇, 杨静, 洪慧龙, 等. 大豆茸毛突变体的鉴定及相关基因表达分析[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(1): 121-129, 138. (TANG J Y, YANG J, HONG H L, et al. Identification of soybean pubescence mutants and expression analysis of related genes[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(1): 121-129, 138.)
- [17] HAJDUCH M, DEBRE F, HMOVÁB, et al. Two soybean mutants with increased total and sulphur amino acid content induced by sodium azide[J]. Journal of Genetics & Breeding, 2000, 54(2): 83-87.
- [18] ARCHANA P, TAWARE S P, OAK M D, et al. Improvement of oil quality in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] by mutation breeding[J]. Journal of the American Oil Chemists Society, 2007 (84): 1117-1124.
- [19] 孙恺, 孙健, 舒小丽, 等. 高异黄酮大豆突变体的筛选及其特性初步研究[J]. 核农学报, 2016, 30(11): 2088-2095. (SUN K, SUN J, SHU X L, et al. Study on screening and characteristics of mutant high in soybean isoflavones[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2016, 30(11): 2088-2095.)
- [20] ALIKAMANOGU S, YAYCILI O, SEN A. Effect of gamma radiation on growth factors, biochemical parameters, and accumulation of trace elements in soybean plants (*Glycine max* L. Merrill) [J]. Biological Trace Element Research, 2011, 141(1-3): 283-293.
- [21] AWADHESH K, VARUN K, LAL S K, et al. Influence of gamma rays and ethyl methanesulphonate (EMS) on the levels of phytic acid, raffinose family oligosaccharides and antioxidants in soybean seeds of different genotypes[J]. Journal of Plant Biochemistry Biotechnology, 2015, 24(2): 204-209.
- [22] GE F G, ZHENG N, ZHANG L P, et al. Chemical mutagenesis and soybean mutants potential for identification of novel genes conferring resistance to soybean cyst nematode[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(12): 2734-2744.
- [23] YULIASTI Y, REFLINUR R. Field Performance of five soybean mutants under drought stress conditions and molecular analysis using SSR markers[J]. Atom Indonesia, 2017, 43(2): 103.
- [24] 张俐俐, 谷维, 雷勃钧, 等. 应用化学诱变法筛选抗草甘膦大豆突变株系[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 938-940. (ZHANG L L, GU W, LEI B J, et al. Glyphosate resistant mutant strain of soybean filtered by chemomorphosis[J]. Soybean Science, 2009, 28(5): 938-940.)
- [25] WANG X, LIU C K, TU B J, et al. Effects of carbon ion beam irradiation on phenotypic variations and biochemical parameters in early generations of soybean plants[J]. Agriculture, 2021, 11(2): 98.
- [26] 张之昊, 王俊, 刘章雄, 等. 基于 BSA-Seq 技术挖掘大豆中黄 622 的多小叶基因[J]. 作物学报, 2020, 46(12): 25-35. (ZHANG Z H, WANG J, LIU Z X, et al. Mining multi leaflet gene of yellow 622 in soybean based on BSA SEQ technology[J]. Journal of Crops, 2020, 46(12): 25-35.)
- [27] 宋晓峰. 大豆叶形突变体的遗传和功能分析[D]. 济南: 山东师范大学, 2016. (SONG X F. The genetic and function analysis of soybean leaf shape mutant [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2016.)
- [28] 谢圣男, 王宏光, 杨振, 等. 大豆绥农 14 突变体库构建及株高性状分析[J]. 核农学报, 2018, 27(3): 307-313. (XIE S N, WANG H G, YANG Z, et al. Construction of Suinong 14 mutant library and analysis of soybean height mutant[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2018, 27(3): 307-313.)
- [29] 冯星星. 大豆黄化突变体 *Gmcdm1* 与矮化突变体 *Gmduf6* 的基因定位[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015. (FENG X X. Gene mapping of soybean yellow mutant *Gmcdm1* and dwarf mutant *Gmduf6* [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2015.)
- [30] 李元龙. 大豆矮化短柄突变体 *baf6* 表型分析与基因定位[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017. (LI Y L. The phenotypic analysis and gene location of dwarf and short petiole soybean mutant *baf6* [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2017.)
- [31] 杨兵. 大豆开花突变体的光温特性鉴定及基因定位[D]. 广州: 华南农业大学, 2018. (YANG B. Identification and mapping of early flowering soybean mutants derived from Huaxia 3 [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2018.)
- [32] 张恒友. EMS 诱变大豆突变体的鉴定与大豆开花调控基因 *GmSVPI* 和 *GmOFPI* 的克隆及功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2011. (ZHANG H Y. Identification of soybean mutants

mutated by EMS and cloning and functional analysis of flowering regulatory genes *GmSVPI* and *GmOFPI* in soybean (*Glycine max* L. Merrill)[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.)

[33] GILLMAN J D, TETLOW A, HAGELY K, et al. Identification of the molecular genetic basis of the low palmitic acid seed oil trait in soybean mutant line RG3 and association analysis of molecular markers with elevated seed stearic acid and reduced seed palmitic acid[J]. Molecular Breeding, 2014(34): 447-455.

[34] SANDHU D, ALT J L, SCHERDER C W, et al. Enhanced oleic acid content in the soybean mutant M23 is associated with the deletion in the *Fad2-1a* gene encoding a fatty acid desaturase[J]. Journal of the American Oil Chemists Society, 2007, 84(3): 229-235.

[35] DE VRIES B D, FEHR W R, WELKE G A, et al. Molecular analysis of mutant alleles for elevated palmitate concentration in soybean[J]. Crop Science, 2011, 51(6): 2554.

[36] 李雪华. 大豆突变体库的初步构建及突变类型的鉴定[D]. 南京: 南京农业大学, 2003. (LI X H. Preliminary construction of soybean mutant library and identification of mutation types[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2003.)

[37] 于绍轩, 韩粉霞, 孙君明, 等. 空间环境对大豆主要农艺性状及蛋白质品质的诱变效应[J]. 核农学报, 2010, 24(3): 453-459. (YU S X, HAN F X, SUN J M, et al. Mutagenic effects of space environment on main agronomic characters and protein quality of soybean[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2010, 24(3): 453-459.)

[38] TAKAHASHI K, BANBA H, KIKUCHI A, et al. An induced mutant line lacking the α -subunit of β -conglycinin in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill][J]. Breeding Science, 1994, 44(1): 65-66.

[39] WOO P C, KULKARNI K P, MINSU K, et al. Characterization of an EMS-induced soybean mutant with an increased content of Af saponin and a new component Ab- δ in the seed hypocotyl[J]. Euphytica, 2018, 214(9):163.

[40] OLTMANS S E, FEHR W R, WELKE G A, et al. Inheritance of low-phytate phosphorus in soybean[J]. Crop Science, 2004, 44(2): 433-435.

[41] 袁凤杰, 任学良, 刘庆龙, 等. 大豆籽粒高无机磷突变体的选育和特性研究[J]. 中国农业科学, 2005, 38(11): 2355-2359. (YUAN F J, REN X L, LIU Q L, et al. Breeding and characteristics of soybean grain high inorganic phosphorus mutant [J]. Chinese Agricultural Science, 2005, 38(11): 2355-2359.)

[42] 胡中慧. 大豆疫霉菌 EMS 突变体库的构建及 microRNA 生物合成相关基因 DCL 的识别[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010. (HU Z H. Construction of EMS mutant library of *Phytophthora sojae* and identification of miRNA biosynthesis related gene DCL [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2010.)

[43] 莫金钢. 大豆抗旱突变体耐旱机理研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2015. (MO J G. Study on drought tolerance mechanism of drought resistant mutants in soybean [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2015.)

[44] ESPINA M J, SABBIR A, ANGELINA B, et al. Development and phenotypic screening of an ethyl methane sulfonate mutant population in soybean[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 394.

[45] 杨玛丽. 大豆理化诱变突变体库的构建及大豆单链特异性核酸酶基因的克隆[D]. 南京: 南京农业大学, 2007. (YANG M L. Construction of soybean physical and chemical mutation mutant library and cloning of soybean single strand specific nuclease gene [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.)

[46] DOBBELS A A. Fast neutron induced structural variants and seed composition in soybean lines [D]. Minnesota: University of Minnesota, 2016.

[47] ZHANG F, SHEN Y T, SUN S, et al. Genome-wide expression analysis in a dwarf soybean mutant[J]. Characterization and Utilization, 2014, 12(S1): S70-S73.

《大豆科学》正式加入 OSID 开放科学计划

《大豆科学》于 2019 年 8 月 1 日起正式加入 OSID(Open Science Identity)开放科学标识计划。将通过在文章上添加开放科学二维标识码(OSID 码),为读者和作者提供一个与业界同行和专家学术交流的平台,同时提供一系列增值服务,提升论文的科研诚信。

读者可以通过微信扫描论文的 OSID 码,在手机上听论文作者的语音介绍,可以看到论文的重点彩图和实验视频,也可直接与作者进行一对一的交流、关注作者的研究动向等。这些功能有助于读者深入了解该研究的实际状况与实现过程。

作者可以通过专属的 OSID 码对所著论文添加语音,介绍写作背景、动机、趣事以及研究灵感。添加无法在传统印刷出版展示的附加说明,以便更好地展现研究成果,拓展论文的传播方式。同时,通过 OSID 平台每位作者都能拥有所著论文的学术圈和问答,与读者进行交流互动。此外,作者还可以在学术圈发布感兴趣的话题、最新的研究观点、问题征集、学术推荐等,扩大作者自身的影响力,增强与读者的联系。