



菜用大豆生育期功能基因 KASP 标记的开发与验证

杨帆^{1,2,3#}, 王培国^{2,4#}, 孙艳辉², 张繁繁^{2,4}, 孙石², 韩天富^{1,2,4*}, 杜吉到^{1,3*}, 袁珊^{2,4*}

(1. 黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319; 2. 中国农业科学院 作物科学研究所, 北京 100081; 3. 国家杂粮工程技术研究中心, 黑龙江 大庆 163319; 4. 三亚中国农业科学院 国家南繁研究院, 海南 三亚 572000)

摘要: 为构建适用于菜用大豆分子标记辅助选择的高效功能标记体系, 本研究以生育期调控关键基因变异位点为靶标, 开发了 7 个相应的 KASP (Kompetitive Allele-Specific PCR) 标记, 涵盖 *J*、*E1* ~ *E4*、*GmPRR3a* 及 *GmPRR3b* 基因。利用 290 份来自不同生育期组的菜用大豆种质资源, 在北京昌平 (长日照温带) 和海南三亚 (短日照热带) 两个生态条件差异显著的试点开展田间表型鉴定与标记分型验证, 系统分析基因型与生育期表型 (开花时间、满粒时间和初熟时间) 的关联性。田间调查显示: 北京试点开花时间、满粒时间和初熟时间平均天数分别为 43.5 ± 12.5 d、 103.3 ± 20.9 d 和 118.3 ± 19.4 d; 海南试点对应时期分别为 29.1 ± 2.4 d、 61.3 ± 4.0 d 和 81.2 ± 6.7 d。基因型-表型关联分析表明, 7 个标记均能稳定区分纯合与杂合基因型, 标记对生育期性状的预测准确率在不同生育阶段和环境下存在差异, 对开花时间的预测准确率为 52.1% ~ 63.4%; 对满粒期时间的预测准确率高达 64.1% ~ 81.7%, 其中 *E1* (G/C)、*E2* (A/T)、*GmPRR3a* (T/A) 和 *GmPRR3b* (C/T) 等标记在海南试点对满粒时间的预测表现更优。单倍型分析进一步明确了关键等位变异的表型效应, *E1-C*、*E2-T*、*GmPRR3a-A* 和 *GmPRR3b-T* 等位基因与早花早熟表型显著关联。所构建的功能 KASP 标记体系可用于菜用大豆生育期性状的早期精准鉴定, 为分子辅助选择与设计育种提供技术支撑。

关键词: 菜用大豆; 生育期; 功能标记; KASP; MAS

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



Development and Validation of KASP Markers for Functional Genes Controlling Maturity in Vegetable Soybean

YANG Fan^{1,2,3#}, WANG Peiguo^{2,4#}, SUN Yanhui², ZHANG Fanfan^{2,4}, SUN Shi², HAN Tianfu^{1,2,4*}, DU Jidao^{1,3*}, YUAN Shan^{2,4*}

(1. College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, Heilongjiang, China; 2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 3. National Coarse Cereals Engineering Technology Research Center, Daqing 163319, Heilongjiang, China; 4. National Nanfan Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Sanya 572000, Heilongjiang, China)

Abstract: To establish an efficient marker-assisted selection system in vegetable soybean, this study targeted variant loci within key genes regulating maturity and developed seven corresponding Kompetitive Allele-Specific PCR (KASP) markers, covering the *J*, *E1-E4*, *GmPRR3a* and *GmPRR3b*. A total of 290 vegetable soybean accessions representing diverse maturity groups were phenotyped and genotyped at two ecologically contrasting sites: Changping, Beijing (long-day temperate condition) and Sanya, Hainan (short-day tropical condition). Associations between marker genotypes and maturity-related traits, including days from emergence to initial flowering (VE-R1), days to full seed stage (VE-R6), and days to initial maturity (VE-R7) were systematically analyzed. Field evaluation revealed that in Beijing, the average days to flowering, full seed stage and initial maturity were 43.5 ± 12.5 d, 103.3 ± 20.9 d and 118.3 ± 19.4 d, respectively; in Hainan, the corresponding values were 29.1 ± 2.4 d, 61.3 ± 4.0 d and 81.2 ± 6.7 d, respectively. Genotype-phenotype association analysis confirmed that all seven KASP markers reliably distinguished homozygous and heterozygous genotypes. Predictive accuracy for maturity traits varied across developmental stages and environments; accuracy for the first flowering stage ranged from 52.1% to 63.4%, while higher accuracy (64.1% to 81.7%) was observed for the full-seed stage, the critical phase determining commercial pod quality and yield. Notably, four markers, *E1* (G/C), *E2* (A/T), *GmPRR3a* (T/A) and *GmPRR3b* (C/T), demonstrated particularly strong predictive performance for the full seed stage under Hainan's conditions. Haplotype analysis further clarified the phenotypic effects of major allelic variants: specific alleles, including *E1-C*, *E2-T*, *GmPRR3a-A* and *GmPRR3b-T*, were significantly associated with early flowering and early maturity. The functional KASP marker system established in this study enables early and precise assessment of maturity traits in vegetable soybean, providing a reliable technical platform for molecular marker-assisted selection and designed breeding.

Keywords: vegetable soybean; maturity; functional marker; Kompetitive Allele-Specific PCR (KASP); Marker-Assisted Selection (MAS)

收稿日期: 2026-03-12

基金项目: 山东省重点研发计划 (农业良种工程) (2026LZGC024); 国家重点研发计划 (2023YFD1201300); 三亚中国农业科学院国家南繁研究院“南繁专项” (YBXM2428)。

第一作者: 杨帆, 女, 硕士研究生, 主要从事大豆分子育种研究。E-mail: yangfan1820@163.com;

王培国, 男, 博士研究生, 主要从事大豆育种技术研究。E-Mail: wpg15101224039@163.com。

通讯作者: 韩天富, 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆遗传育种和产业技术研发工作。E-mail: hantianfu@caas.cn;

杜吉到, 男, 博士, 教授, 主要从事豆类作物种质资源鉴定、品种选育及栽培技术研究。E-mail: djdynd@163.com;

袁珊, 女, 博士, 副研究员, 主要从事大豆高产广适分子育种研究。E-mail: yuanshan@caas.cn。

菜用大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]俗称毛豆,是一种以鲜食嫩荚为主的特色大豆类型,其商品采收期集中在鼓粒期(R6~R7期),在中国有2 000多年的种植历史,经济价值显著。目前,我国菜用大豆的年种植面积为40万hm²左右,总产量超过400万t,世界上最大的菜用大豆生产国和速冻加工出口国,其产品不仅满足了国内的鲜食需求,同时也加工出口成为重要创汇农产品^[1-2]。

分子标记辅助选择(Marker-Assisted Selection, MAS)利用与目标基因紧密连锁的分子标记在早期世代筛选目标基因型,可在无需开展复杂表型鉴定的前提下,定向聚合优良性状,显著缩短育种周期。其中,功能标记是基于与表型变异存在因果关系的关键核苷酸多态性位点开发的分子标记,其选择效率最高^[3]。功能位点一经验证,即可开发对应的功能标记,用于品种基因型鉴定,并可在一定程度上实现对质量性状表型的预测。随着基因测序技术的发展,以单核苷酸多态性(Single Nucleotide Polymorphism, SNP)为代表的第三代类型,因其在基因组分布广泛、遗传稳定、易实现高通量快速分型^[4],已成为作物遗传研究与分子育种领域的主流工具^[5]。竞争性等位基因特异性PCR(Kompetitive Allele-Specific PCR, KASP)是当前SNP分型的黄金标准之一。该技术通过引物3'端的特异性碱基实现对靶位点SNP及InDels的精准双等位基因分型^[6]。借助对PCR过程中荧光信号的检测,KASP技术能够以较低成本实现高通量、高准确性的基因分型,已在陆地棉耐热性^[7]、小麦抗秆锈病基因*Sr43*^[8]、玉米耐热基因位点^[9]等作物重要性状的MAS中成功应用。

近年来,国内外学者围绕大豆关键功能基因的等位变异解析、KASP功能标记开发及优异单倍型筛选开展了大量研究,为大豆性状遗传改良提供了重要理论依据与技术支撑。已有研究在308份大豆品种中鉴定到21种*E1~E4*等位基因组合,为大豆高纬适应性提供依据^[10]。针对大豆组蛋白基因*Gm-HH3-3*的功能位点开发了KASP标记,并利用该标记对46份大豆种质资源开展基因型鉴定,最终筛选出携带*GmHH3-3-T*等位变异、百粒重性状更优的大豆品种^[11]。*J*基因KASP标记可精准区分纯合与杂合基因型,分型结果与基因功能及表型特征高度一致,为热带适应性大豆品种的分子辅助筛选提供了可靠工具^[12]。此外,通过GWAS(Genome-Wide Association Study,全基因组关联分析)定位的4个调控大豆耐荫性的候选基因,涵盖细胞壁修饰、生长素运输、乙烯响应与MYB转录调控通路,有利于密

植与间作模式下高产耐荫大豆品种培育^[13]。

在大豆生长发育遗传基础解析方面,已有多个调控开花的核心基因被成功克隆,结合高通量重测序技术可实现对这些基因功能等位变异的精准分型。开花期是决定大豆生态适应性与产量的关键性状,其遗传调控网络解析近年来取得了显著进展。迄今,已相继克隆了*E1~E4*^[14-17]、*J*^[18-19]、*GmFUL*^[20-22]、*GmSOCI*^[23]和*GmFT*家族基因^[24-32]等开花期调控基因,初步阐明了光周期调控开花的分子机制,为大豆生态适应性的分子设计育种提供了理论依据。在此基础上,结荚习性基因*Dt1*^[33]、炸荚性基因*Pdhl*^[34]、籽粒大小相关基因*GmSSSI*^[35]和*GmST05*^[36]、开花相关基因*E1~E4*^[10]、*GmFT2a*^[25, 37]、*GmFT2b*^[28]、*GmFT5a*^[37]和*J*^[18]等功能标记也相继被开发,推动了相关性状的分子标记辅助选择进程。然而,现有功能标记多针对普通粒用大豆开发,尚缺乏专门面向菜用大豆、整合多个生育期调控基因的分子标记体系。菜用大豆育种对生育期稳定性有明确需求,而传统表型筛选周期长、效率低,成为制约品种选育的关键瓶颈。

为此,本研究以290份菜用大豆种质为材料,在北京(长日照温带)和海南(短日照热带)开展多环境表型鉴定,解析生育期性状的遗传变异与环境稳定性;对*E1~E4*、*J*、*GmPRR3a*和*GmPRR3b*等7个关键基因进行单倍型分析,筛选优异等位变异并开发KASP标记,验证其基因型-表型预测效果。所构建的功能KASP标记体系可精准鉴定功能等位基因、预测适宜种植区域,为菜用大豆种质评价与分子辅助育种提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究选用来自不同地区、归属不同生育期组的290份菜用大豆种质,所用种质详细信息详见附表1,试验流程图详见附图1。

1.2 表型鉴定

所有参试的菜用大豆种质分别于2025年4月29日种植于中国农业科学院昌平试验基地(40°13' N, 116°33' E),2025年12月10日种植于中国农业科学院作物科学研究所海南试验站(18°36' N, 109°19' E)。田间试验采用随机区组设计,设置2次重复。每份种质种植1m行长,行距0.5m,株距0.1m,常规田间管理,每个重复单独记录表型信息。生育期性状调查中,每行选取中间5株长势一致的单株进行表型收集,记录出苗期(VE)、初花期(R1)、满粒期(R6)和初熟期(R7)。开花时间为VE~R1期日

数,满粒时间为 VE ~ R6 期日数,初熟时间为 VE ~ R7 期日数。

1.3 候选基因与 SNP 位点筛选

从 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)、国家生物信息中心 NGDC Genome Browser (Genome Warehouse) 及 SoyOmics 网站 (<https://ngdc.cnca.ac.cn/soyomics/index>) 公共数据库,检索并下载大豆 *E1* ~ *E4*、*J*、*GmPRR3a* 和 *GmPRR3b* 基因的 DNA 序列及其在 *Glycine max* Wm82. a2. v1 参考基因组 ZH13. v2 的基因 ID。利用 SoyOmics 网站获取本研究 7 个功能基因的基因组区域及 2 kb 启动子区域内所有 SNP 和 InDel 变异数据进行单倍型分析^[38],用于后续单倍型分析和关键位点筛选,该数据库的单倍型分析基于 2 898 份大豆种质资源,包括 85 份野生大豆、153 份地方品种及 186 份栽培大豆。

1.4 DNA 提取与 KASP 标记开发

于植株三出复叶完全展开时采集幼嫩叶片。

采用 CTAB 法提取基因组总 DNA。使用紫外分光光度计测定 DNA 浓度及 A₂₆₀ 和 A₂₈₀ 吸光值并计算其比(1.8 ~ 2.0),将合格 DNA 样品统一稀释至 5 ~ 10 ng · μL⁻¹, -20 ℃ 保存备用。

基于已发表文献中报道的 *E1* (G/C)^[10]、*E2* (A/T)^[10] 和 *GmPRR3b* (T/C)^[39] 基因位点信息,并针对 *E3*、*E4*、*J* 及 *GmPRR3a* 基因,选定与开花时间可能存在对应关系的 SNP/InDel 作为潜在的 KASP 标记开发位点。针对筛选出的关键 SNP 位点,利用 Phytozome 数据库下载各位点上下游 300 bp 序列,利用 DNAMAN 软件设计 KASP 引物。每对 KASP 引物由 2 条等位基因特异性引物和 1 条通用引物组成:2 条特异性引物 5' 端分别携带 FAM (5'-GAAGGTGACCAAGTTCATGCT-3') 和 HEX (5'-GAAGGTCGGAGTCAACGGATT-3') 荧光标签序列。在距 SNP 位点 100 ~ 150 bp 处设计通用引物,由北京生物工程公司合成,引物序列详见表 1。

表 1 KASP 标记引物序列
Table 1 KASP labeled primer sequences

基因 Gene	FAM 引物(5'-3') FAM primer(5'-3')	HEX 引物(5'-3') HEX primer(5'-3')	通用引物(5'-3') Common primer(5'-3')	染色体基因组区间 Genomic interval
<i>E1</i>	AAAGGGAGCAGTGTCA AAAGAAGAC	AAAGGGAGCAGTGTCA AAAGAAGAG	GTTAGAGGCTTCGCATA TGGTGGWTT	Chr06: 20 037 874 ~ 20 038 398
<i>E2</i>	CCCATCAGAGGCA TGTCTTATGA	CCCATCAGAGGCA TGTCTTATGT	CTGTTTTGTTCTCTA GTGGACTCA	Chr10: 47 816 229 ~ 47 837 842
<i>E3</i>	GAACTAATTTCCCTA ACTGCTG	GAACTAATTTCCCTA ACTGCTA	GGTCAGGTTGTGTGA GCAGCCACGC	Chr19: 49 124 905 ~ 49 131 248
<i>E4</i>	AACAAATTCAGAGATATCA TACCCATCT	AACAAATTCAGAGATAT CATACCCATCA	GCAGCTTAGTAAAATTC TTGATGACTCAG	Chr20: 37 454 679 ~ 37 460 433
<i>J</i>	CATTCTCTGCAGAAC TTCCATTTT	CATTCTCTGCAGAA CATTCCATTTA	GGCAACAAAACCTTA AGCGCAA	Chr04: 4 071 825 ~ 4 077 231
<i>GmPRR3a</i>	TTGACAATCAGAATGA TAAATATGGAAAA	CTTGACAATCAGAATG ATAAATATGGAAAT	GCCCCATTCCCA AAGCTTTT	Chr11: 11 244 963 ~ 11 247 321
<i>GmPRR3b</i>	CCCATAAAGCTGCA GTAGATCCCT	CCATAAAGCTGCA GTAGATCCCC	GATACACATTGCGGA GTTGAGCT	Chr12: 5 573 666 ~ 5 588 579

1.5 基因分型与数据统计分析

KASP 基因分型检测采用 HiGeno 2 × Probe Mix A 试剂盒(北京嘉程生物科技有限公司)。采用 384 孔板进行 KASP 分型反应,单孔反应体系总体积为 5 μL,含 2.5 μL 模板 DNA、2.5 μL HiGeno 2 × Probe Mix A 和 0.07 μL 混合引物。利用 QuantStudio7 Flex 仪器进行 PCR 扩增;95 ℃ 预变性 10 min;95 ℃

变性 20 s,61 ~ 55 ℃ 梯度退火延伸 40 s(10 个循环,每循环降 0.6 ℃);95 ℃ 变性 20 s,55 ℃ 退火延伸 40 s(30 个循环);37 ℃ 保温 1 min 并读取荧光。
利用 TaqMan Genotyper Software 读取荧光信号并自动聚类,绘制 KASP 分型散点图。利用 Excel 和 SPSS 22.0 整理表型数据和基因型数据并进行相关性分析和显著性检验。

2 结果与分析

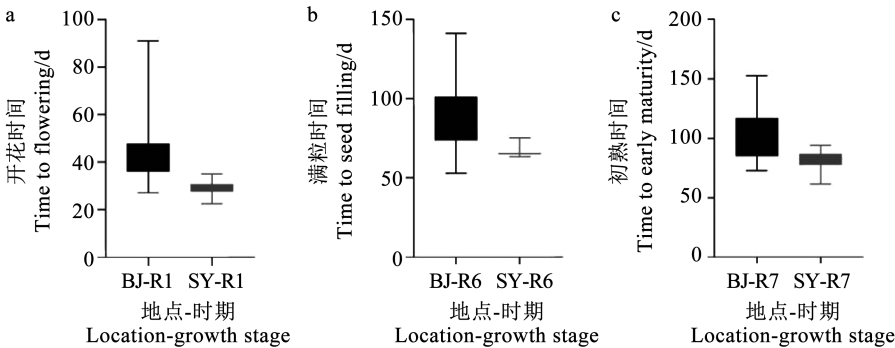
2.1 北京及海南材料表型鉴定

北京夏季属于典型长日照生态环境,均日照时长 14~16 h,海南冬季则为天然短日照条件。依托两处差异化自然光周期环境,统一测定菜用大豆种质群体开花时间、满粒时间、初熟时间(图 1)。

如表 2 所示,长日照(北京夏季)环境下,菜用大豆各生育阶段种质分化差异显著。开花时间平均为 43.5±12.5 d,不同种质生育进程差异明显,极值材料间天数差异可达 61.5 d;满粒时间平均为 103.3±20.9 d,极值材料间天数差异可达 98.1 d;初熟时间平均为 118.3±19.4 d,极值材料间天数差异可达 84.0 d。综上可见,长日照环境能够充分激发菜用大豆种质的生育期分化,材料间表型变异特征突出。短日照(海南冬季)环境下,供试菜用大豆

群体开花时间、满粒时间和初熟时间 3 个生育阶段同样存在稳定的遗传变异,种质间生育期差异规律一致。其中,开花时间平均为 29.1±2.4 d,极值材料间天数差异可达 11.0 d;满粒时间平均为 61.3±4.0 d,极值材料间天数差异可达 17.8 d;初熟时间平均为 81.2±6.7 d,极值材料间天数差异可达 26.6 d,短日照环境下整体生育周期显著缩短,同时种质间生育期变异幅度明显变小。各时期数据显示,北京昌平环境下该群体的开花时间、满粒时间和初熟时间均显著晚于海南三亚环境下种植群体。

供试 290 份菜用大豆种质在两个环境下开花时间变异系数为 0.08%~0.29%,满粒时间的变异系数为 7.67%~20.26%,初熟时间的变异系数为 8.23%~16.37%,表明该群体的开花和初熟时间均存在较大差异。随着试验地点纬度的升高,变异系数呈增大趋势(表 2)。



注:a. 北京昌平和海南三亚条件下开花时间;b. 北京昌平和海南三亚条件下满粒时间;c. 北京昌平和海南三亚条件下初熟时间。BJ-R1. 北京昌平种植环境下开花时间;SY-R1. 海南三亚种植环境下开花时间;BJ-R6. 北京昌平种植环境下满粒时间;SY-R6. 海南三亚种植环境下满粒时间;BJ-R7. 北京昌平种植环境下初熟时间;SY-R7. 海南三亚种植环境下初熟时间。

Note:a. Days to flowering in Changping (Beijing) and Sanya (Hainan); b. Days to full seed filling in Changping (Beijing) and Sanya (Hainan); c. Days to initial maturity in Changping (Beijing) and Sanya (Hainan). BJ-R1 and SY-R1 represent the days from VE to R1 in Changping (Beijing) and Sanya (Hainan), respectively; BJ-R6 and SY-R6 represent the days from to VE to R6 in Changping (Beijing) and Sanya (Hainan), respectively; BJ-R7 and SY-R7 represent the days from to VE to R7 in Changping (Beijing) and Sanya (Hainan), respectively.

图 1 不同菜用大豆种质在两个环境中开花时间、满粒时间和初熟时间

Fig. 1 The days to flowering, full seed filling and initial maturity for vegetable soybean accessions in two environments

表 2 290 份菜用大豆种质在北京和海南两地生育期表型

Table 2 Maturity phenotypes of 290 vegetable soybean accessions in Beijing and Hainan

地点 Location	性状 Trait	最小值 Min/d	最大值 Max/d	平均值 Average/d	标准差 SD	偏度 Skew	峰度 Kurt	变异系数 CV/%
北京 Beijing	开花时间	27.5	89.0	43.5	12.5	2.075	4.170	0.29
	满粒时间	72.3	170.4	103.3	20.9	0.579	-0.408	20.26
	初熟时间	86.8	170.8	118.3	19.4	0.776	0.056	16.37
海南 Hainan	开花时间	22.4	33.4	29.1	2.4	-0.670	0.401	0.08
	满粒时间	56.6	74.4	61.3	4.7	0.469	-0.499	7.67
	初熟时间	67.6	94.2	81.2	6.7	0.347	-0.471	8.23

2.2 单倍型分析

通过 SoyOmics 数据库分析 7 个候选基因序列的多态性,结果显示,7 个基因均存在丰富的 SNP 及 InDel 变异,并形成多个不同单倍型(表 3 和附表 2),如划分出 *E1*-Hap1 (20037917-G) 显著晚花,而 Hap2 (20037917-C) 表现出显著早花(附图 2)。

上述结果从自然变异角度验证了这些基因在调控菜用大豆生育期性状中的核心功能,同时为后续筛选关键 SNP 位点、开发功能性 KASP 标记提供了直接的理论依据与技术支持。揭示了丰富的遗传变异与单倍型分化,为解析菜用大豆生育期的分子调控机制提供了关键数据支撑。

表 3 生育期相关基因单倍型组成及其表型效应
Table 3 Haplotype composition and phenotypic effects of genes associated with maturity

基因 Gene	单核苷酸多态性 SNPs	插入/缺失 InDels	单倍型 Haplotypes	表型特性 Phenotypes
<i>E1</i>	2	3	2	Hap2-早花,Hap1-晚花
<i>E2</i>	375	77	10	Hap1 -早花,Hap2-晚花
<i>E3</i>	100	30	10	Hap2-早花,Hap6-晚花
<i>E4</i>	50	18	3	Hap3-早花,Hap2-晚花
<i>J</i>	93	19	5	Hap2-早花,Hap5-晚花
<i>GmPRR3a</i>	46	6	6	Hap4-早花,Hap6-晚花
<i>GmPRR3b</i>	194	52	4	Hap4-早花,Hap2-晚花

注:表型特性中的早/晚花判断由单倍型(Hap)分析数据经过标准化处理,将原始值转换为相对于均值的偏差,负值表示比平均开花时间早,正值表示比平均开花时间晚。

Note: The classification of early/late flowering in phenotypic traits was derived from the standardized haplotype analysis data. Original values were converted into deviations from the average, where negative values indicate earlier flowering than the average, and positive values indicate later flowering than average.

2.3 KASP 标记开发

筛选出在两地环境中与开花期紧密关联的 7 个核心 SNP 位点,分别为 SNP-Chr06:20037917 (*E1*: C/G)、SNP-Chr10:47822651 (*E2*: A/T)、SNP-Chr19:

49128522 (*E3*: G/A)、SNP-Chr20:37455369 (*E4*: T/A) 和 SNP-Chr04: 4076620 (*J*: T/A)、SNP-Chr11: 11246268 (*GmPRR3a*: A/T)、SNP-Chr12: 5587110 (*GmPRR3b*: T/C)(表 4)。

表 4 菜用大豆生育期相关基因多态性位点及对应表型
Table 4 Polymorphic loci of genes related to soybean maturity and corresponding phenotypes

基因 Gene	SNP 位置 SNP site	等位 基因 Allele	对应种质数量 Number of corresponding accessions/个	显性等位基因 Dominant allele	相对表型 Relative phenotype	等位 基因 Allele	对应种质数量 Number of corresponding accessions/个	隐性等位基因 Recessive allele	相对表型 Relative phenotype
<i>E1</i>	20037917	G	3	<i>E1</i>	晚花	C	287	<i>e1</i>	早花
<i>E2</i>	47822651	A	57	<i>E2</i>	晚花	T	233	<i>e2</i>	早花
<i>E3</i>	49128522	A	2	<i>E3</i>	晚花	G	288	<i>e3</i>	早花
<i>E4</i>	37455369	A	1	<i>E4</i>	晚花	T	288	<i>e4</i>	早花
<i>J</i>	4076620	A	1	<i>J</i>	早花	T	289	<i>j</i>	晚花
<i>GmPRR3a</i>	11246268	T	39	PRR3a	晚花	A	190	<i>pr3a</i>	早花
<i>GmPRR3b</i>	5587110	C	33	PRR3b	晚花	T	226	<i>pr3b</i>	早花

基因分型结果显示,所有标记均获得了清晰可靠的分型信号,7 个生育期相关标记的分型成功率均在 98.8% 以上,其中 *E2* 和 *E3* 标记达到 100%,*E1* 与 *GmPRR3a* 超过 99.5%,*E4*、*J* 及 *GmPRR3b* 均在 98.8% 以上(表 5)。

基因型-表型预测准确率分析进一步表明,尽管不同位点标记在不同环境(北京和海南)下表现存

在差异,7 个位点标记对满粒时间性状的预测准确率普遍高于开花时间,其中 *E3* 位点标记在满粒时间的北京(81.7%)和海南(72.8%)环境下预测准确率均表现最优,*GmPRR3a* 位点标记在开花时间北京环境下预测准确率最高(63.4%),*E1* 与 *J* 位点标记在开花时间海南环境下预测准确率最高(均为 62.1%,表 5)。

表 5 菜用大豆生育期相关基因 KASP 标记分型与表型分型的准确率

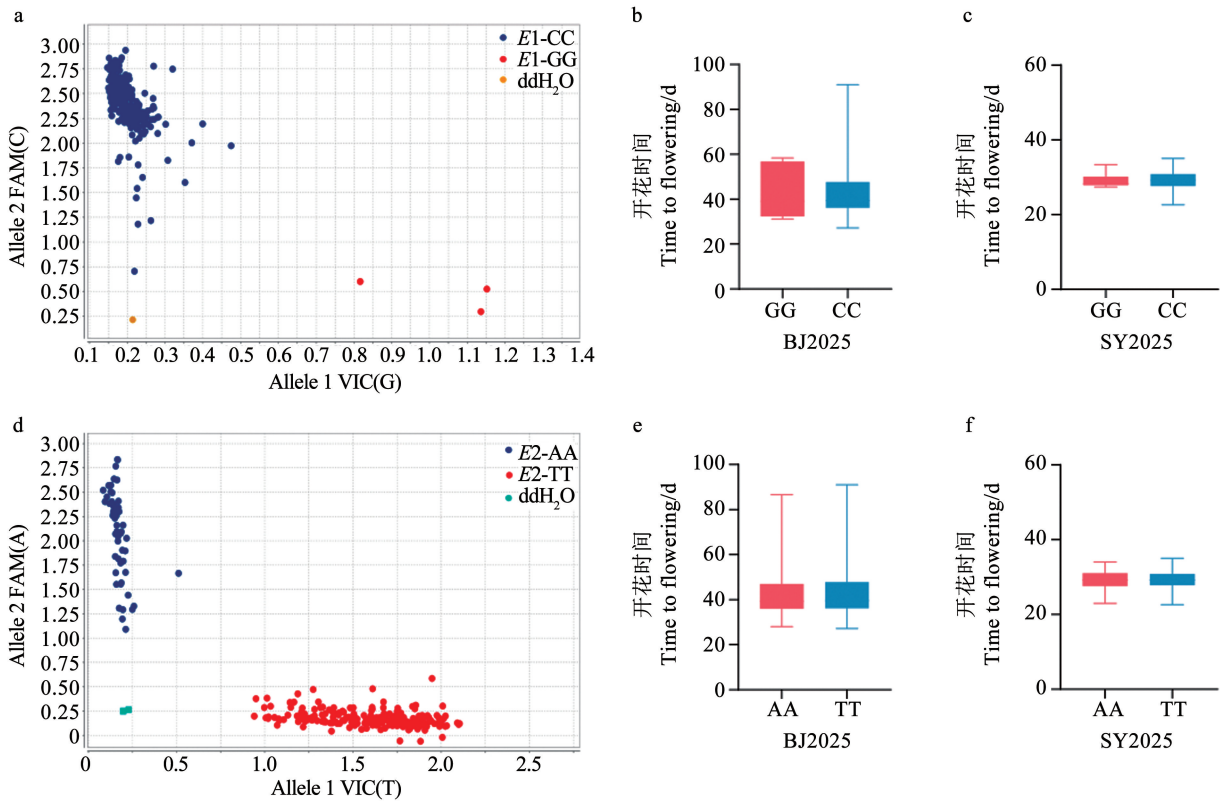
Table 5 Accuracy of KASP marker genotyping and phenotyping for maturity-related genes in vegetable soybean

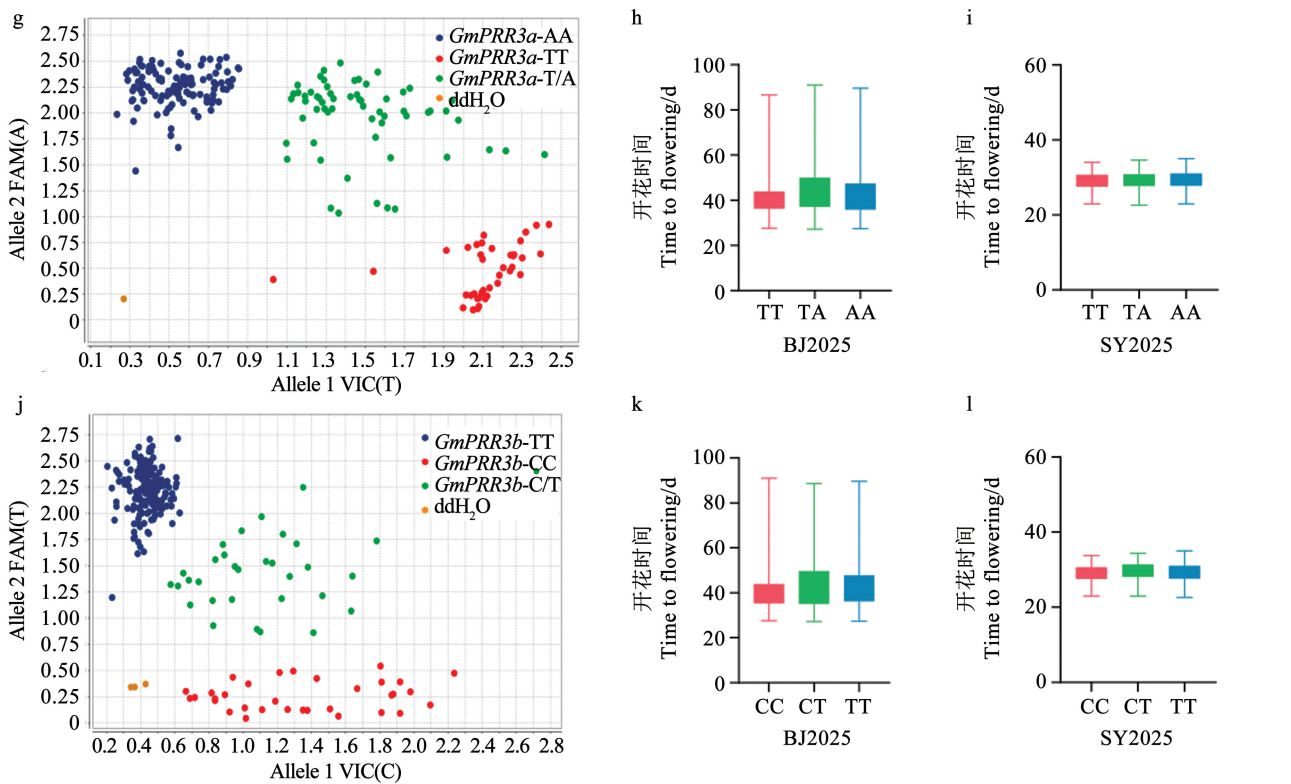
基因 Gene	KASP 分型预测率	基因型-表型准确率 Genotype-phenotype accuracy/%					
	KASP						
	genotyping prediction rate/%	开花时间 （北京, VE ~ R1）	开花时间 （海南, VE ~ R1）	满粒时间 （北京, VE ~ R6）	满粒时间 （海南, VE ~ R6）	初熟时间 （北京, VE ~ R7）	初熟时间 （海南, VE ~ R7）
<i>E1</i>	99.6	57.6	62.1	81.4	72.4	71.7	63.8
<i>E2</i>	100	52.1	55.2	70.3	64.1	84.1	56.2
<i>E3</i>	100	57.2	61.7	81.7	72.8	71.4	64.8
<i>E4</i>	98.9	54.1	60.3	76.2	67.6	67.6	60.3
<i>J</i>	98.9	54.8	62.1	78.6	69.7	69.3	63.8
<i>GmPRR3a</i>	99.5	63.4	52.1	78.6	70.3	70.7	65.9
<i>GmPRR3b</i>	98.8	58.3	54.1	73.8	69.3	70.0	63.4

2.4 菜用大豆生育期相关基因 KASP 标记的应用

针对与生育期组相关的基因进行标记开发,从7个候选标记中筛选出4个分型效果优良的标记用于后续分析,其余3个标记的分型结果详见附图3。*E1* 编码区第44个碱基(Chr06:20037917)G到C的非同义突变的 KASP 分型结果表明:290份菜用大豆材料中,GG型3份和CC型287份(图2a)。利用群体在2个环境中的开花时间分析显示,CC型材料

开花时间平均值(42.8 ± 11.7 d)显著早于GG型(43.5 ± 12.9 d),满粒时间平均值(87.1 ± 20.9 d)显著早于GG型(88.2 ± 26.7 d),初熟时间平均值(103.3 ± 21.1 d)显著早于GG型(105.4 ± 22.1 d)(图2b和c)。在北京和海南环境下该标记对开花时间的预测准确率分别为57.6%和62.1%,对满粒时间性状的预测准确率分别为81.4%和72.4%,对初熟时间性状的预测准确率分别为71.7%和63.8%(表5)。





注:a、d、g和j分别为*E1*、*E2*、*GmPRR3a*和*GmPRR3b*的KASP分型结果;b和c为*E1*,e和f为*E2*,h和i为*GmPRR3a*,k和l为*GmPRR3b*等位基因对菜用大豆开花时间的效应。

Note: a, d, g and j show the KASP genotyping results for *E1*, *E2*, *GmPRR3a* and *GmPRR3b*, respectively; b and c, e and f, h and i, k and l represent the effects of alleles *E1*, *E2*, *GmPRR3a* and *GmPRR3b* on flowering time in vegetable soybean, respectively.

图2 *E1*、*E2*、*GmPRR3a*和*GmPRR3b*基因KASP标记分型结果及与开花时间关联

Fig. 2 Genotyping results of KASP markers for *E1*, *E2*, *GmPRR3a* and *GmPRR3b* genes and their association with flowering time in vegetable soybean

E2 编码区第6 423 个碱基 (Chr10:47822651) A 到 T 的非同义突变,KASP 分型结果表明:290 份菜用大豆材料中,AA 型 57 份,TT 型 233 份(图 2d)。利用群体在 2 个环境中的开花时间分析显示,TT 型材料开花时间平均值(42.6 ± 12.5 d)显著早于 AA 型(43.7 ± 12.9 d),满粒时间平均值(85.6 ± 23.1 d)显著早于 AA 型(87.4 ± 20.3 d),初熟时间平均值(101.7 ± 21.9 d)显著早于 AA 型(103.7 ± 20.8 d)(图 2e 和 f);该标记的基因型-表型预测准确率在北京和海南环境下的开花时间分别为 52.1% 和 55.2%,对满粒时间性状的预测准确率分别为 70.3% 和 64.1%,对初熟时间性状的预测准确率分别为 84.1% 和 56.2%(表 5)。

GmPRR3a 编码区 (Chr11:11246268) 携带 T 到 A 的非同义突变,KASP 分型结果表明:290 份菜用大豆材料中,AA 型 190 份,TT 型 39 份(图 2g)。利用群体在 2 个环境中的开花时间分析显示,AA 型材料开花时间平均值(42.5 ± 13.0 d)显著早于 TT 型(43.0 ± 12.1 d),满粒时间平均值(85.7 ± 22.5 d)显著早于 TT 型(87.8 ± 23.0 d),初熟时间平均值

(103.2 ± 23.2 d) 显著早于 T 型(103.4 ± 19.7 d)(图 2h,i);该标记的基因型-表型预测准确率在北京、海南环境下开花时间分别为 63.4% 和 52.1%,对满粒时间性状的预测准确率分别为 78.6% 和 70.3%,对初熟时间性状的预测准确率分别为 70.7% 和 65.9%(表 5)。

GmPRR3b 编码区 (Chr12:5587110) 携带 C 到 T 的非同义突变,KASP 分型结果表明:290 份菜用大豆材料中,TT 型 226 份,CC 型 33 份(图 2j)。利用群体在 2 个环境中的开花时间分析显示,TT 型材料开花时间平均值(43.0 ± 14.0 d)显著早于 CC 型(43.5 ± 12.4 d),满粒时间平均值(83.7 ± 23.4 d)显著早于 CC 型(87.7 ± 20.3 d),初熟时间平均值(100.0 ± 23.7 d)显著早于 CC 型(103.5 ± 20.4 d)(图 2k,l)。该标记的基因型-表型预测准确率在北京、海南环境下开花时间分别为 58.3% 和 54.1%,对满粒时间性状的预测准确率分别为 73.8% 和 69.3%,对初熟时间性状的预测准确率分别为 70.0% 和 63.4%(表 5)。

综上所述,本研究不仅验证了已知生育期基因

在菜用大豆群体中的关键作用,明确了 CC(*E1*)、TT(*E2*)、AA(*GmPRR3a*)和 TT(*GmPRR3b*)等位位点是调控生育期的主导性等位变异,可能是驱动早花、早熟表型的主要因素,而且成功开发了一套高效的 KASP 标记。这些标记为菜用大豆的生育期精细调控、种质定向改良与分子标记辅助育种提供了有力工具。

3 讨论

大豆是典型的光周期敏感短日作物^[40-42],开花时间的精准调控是决定生态适应性、产量与品质的关键因素^[43]。解析大豆光周期调控开花的遗传基础,对于实现区域适应性遗传改良具有重要意义。近年来,调控大豆开花的关键基因及其功能性等位变异被陆续报道^[44-47],将这些功能性变异开发为稳定、高效、适于大规模应用的分子标记,是实现从基因到品种“定向设计”的核心环节。KASP 技术凭借稳定、精准、经济且高通量的综合优势,已成为推动作物分子育种规模化应用的重要工具,并在水稻抗逆、小麦品质、大豆生育期等重要性状的分子标记辅助选择中展现出显著成效^[48-49]。然而,在菜用大豆实际育种中,生育期性状的精准调控面临其特有挑战。现有研究多集中于普通粒用大豆,所开发的 KASP 标记体系难以直接满足菜用大豆以鲜食嫩荚(集中于满粒期)为目标的育种需求。为此,本研究围绕菜用大豆核心育种目标,系统筛选了调控生育期的关键功能基因,开发了配套的 KASP 功能标记,并在北京昌平(长日照温带)和海南三亚(短日照热带)两个差异显著的生态点开展多点田间验证,系统评估了标记分型的稳定性及基因型-表型关联的可靠性。

与粒用大豆中同类标记的预测准确率相比,本研究开发的标记在满粒期阶段的预测表现具有一定优势。一方面,系统整合了 7 个生育期基因标记,覆盖了菜用大豆育种最主要的目标性状,此前针对部分基因的功能标记多在粒用大豆中开发^[10,12,18],本研究进一步在包含 290 份多态性丰富的菜用大豆种质资源中完成了验证,确保研究结论对菜用大豆育种群体的直接指导意义;另一方面,标记对满粒时间(VE ~ R6)的预测准确率达 64.1% ~ 81.7%,显著高于开花时间(VE ~ R1)的 52.1% ~ 63.4%,其中,*E1*、*E2*、*GmPRR3a*和 *GmPRR3b* 标记在海南试验点对满粒时间的预测表现尤为突出。该结果表明,所开发的标记能有效捕捉与菜用大豆商品荚采收期密切相关的遗传变异,可能反映了菜用大豆在长期定向选择下形成的、不同于粒用大豆的生育期

遗传调控特点^[50-52]。

进一步分析发现,菜用大豆与粒用大豆在生育期相关基因的等位变异分布上存在显著分化。在本研究的菜用大豆群体中,*E1-CC*、*E2-TT*、*GmPRR3a-AA*、*GmPRR3b-TT* 等与早花早熟相关的等位基因频率较高,而部分在粒用大豆中常见的晚熟等位型(如某些 *E3*、*E4* 变异)在菜用大豆中频率极低或缺失,与 *E3/E4* 介导的长日照迟熟效应相呼应^[16-17]。这种分化可能源于不同的育种目标驱动:菜用大豆围绕鲜荚采收期集中、商品性一致的需求,长期定向选择了有利于满粒期协调成熟的等位基因组合;而粒用大豆则更关注籽粒完全成熟(R8 期)及后期脱水等性状。此外,菜用大豆中 *J* 基因功能缺失型的频率也较高,这与其更好地适应低纬度短日照环境的特性相符^[18]。上述 7 个基因在菜用大豆中形成的特征性等位基因聚合模式,以及基因型与环境互作效应的潜在差异,共同构成了菜用大豆特有的生育期遗传基础^[53]。本研究标记分型结果与田间表型及已知的等位基因功能效应高度吻合。*E1* 基因的 CC 等位基因在早熟材料中显著富集,这与前人关于 *e1-as* 等位变异促进早花的结论一致^[10],从自然群体角度进一步验证了该基因的功能,也证实了所开发标记的功能有效性。同时,多环境试验揭示了 *E1*、*E2* 等位基因的生育期调控效应具有光周期依赖性,从分子层面部分解释了菜用大豆品种的生态适应性差异^[54-55]。

受试验条件限制,本研究仅选取北京、海南两地进行,生态梯度与环境类型覆盖尚不够宽广,可能影响标记效应估计的精确性和在不同生态区(如高纬度寒区)的推广适用性。同时,*E4* 等标记在特定环境下的预测准确率相对较低,推测与遗传背景、微效基因互作及更强的遗传 × 环境效应有关。后续研究拟在更广的生态区域及遗传多样性的群体中进一步验证标记的稳定性和适应性,为优质、广适菜用大豆新品种的分子设计育种提供高效、精准的技术支撑。

4 结论

本研究紧密围绕菜用大豆生育期精准调控的实际需求,成功开发了一套针对 *J*、*E1-E4*、*GmPRR3a* 和 *GmPRR3b* 等 7 个核心生育期调控基因的 KASP 功能标记体系。利用 290 份不同生育期组菜用大豆种质,在北京(长日照)和海南(短日照)两个典型生态区开展了系统验证与应用分析。结果显示所开发的 7 个 KASP 标记均能在菜用大豆群体中实现稳定、高效的基因分型(分型成功率 > 98.8%),可精

准区分纯合与杂合基因型。该标记体系对菜用大豆关键生育时期表现出良好的预测能力,其中对商品荚采收关键期(满粒期)的预测准确率为 64.1%~81.7%,尤其在海南短日照条件下,*E1*、*E2*、*GmPRR3a* 和 *GmPRR3b* 等标记对满粒期的预测表现突出。通过基因型-表型关联及单倍型分析进一步明确了 *E1-CC*、*E2-TT*、*GmPRR3a-AA* 和 *GmPRR3b-TT* 等位基因为驱动菜用大豆早花、早熟表型的主导性变异。综上所述,本研究构建了专门针对菜用大豆的实用化 KASP 标记体系,该体系可在苗期实现早期精准鉴定,有效克服传统表型选择的瓶颈,为菜用大豆的分子标记辅助选择与设计育种提供了高效技术工具,可用于加速高产、优质、广适性新品种的选育。

参考文献

[1] Liu N, Feng W, Zhang G, et al. Genomic and population evidence uncovers divergent improvement of vegetable soybean from grain soybean[J]. *Molecular Plant*, 2025, 18(7): 1094-1097.

[2] 韩天富. 中国菜用大豆的种植制度和品种类型[J]. *大豆科学*, 2002, 21(2): 83-87.

Han T F. Farming systems and ecotypes of vegetable soybeans in China[J]. *Soybean Science*, 2002, 21(2): 83-87.

[3] Andersen J R, Lübberstedt T. Functional markers in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(11): 554-560.

[4] 李丽花, 孙正文, 柯会锋, 等. 陆地棉纤维强度 KASP-SNP 标记的开发及效应评价[J]. *中国农业科技导报*, 2024, 26(2): 46-55.

Li L H, Sun Z W, Ke H F, et al. Development and effect evaluation of KASP markers for fiber strength in *Gossypium hirsutum* L[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2024, 26(2): 46-55.

[5] Nair R J, Pandey M K. Role of molecular markers in crop breeding: A review[J]. *Agricultural Reviews*, 2024, 45(1): 52-59.

[6] Semagn K, Babu R, Hearne S, et al. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): Overview of the technology and its application in crop improvement[J]. *Molecular Breeding*, 2014, 33(1): 9917.

[7] Gong Z, Yang N, Geng S, et al. Development of KASP molecular markers and candidate gene mining for heat tolerance-related traits in *Gossypium hirsutum*[J]. *Genes*, 2025, 16(10): 1154.

[8] Shi Z X, Chen X M, Line R F, et al. Development of resistance gene analog polymorphism markers for the *Y9* gene resistance to wheat stripe rust[J]. *Genome*, 2001, 44(4): 509-516.

[9] Jagtap A B, Vikal Y, Johal G S. Genome-wide development and validation of cost-effective KASP marker assays for genetic dissection of heat stress tolerance in maize [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(19): 7386.

[10] Liu L, Song W, Wang L, et al. Allele combinations of maturity genes *E1-E4* affect adaptation of soybean to diverse geographic regions and farming systems in China[J]. *PLoS One*, 2020, 15(7): e0235397.

[11] Fatima C, Tahir M H N, Ikram R M, et al. Characterization of

histone H3 gene family reveals that *GmHH3-3* is associated with higher seed weight in *Glycine max* [J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 949027.

[12] 张君权, 武婷婷, 姚翔宇, 等. 大豆重要性状功能基因 KASP 标记的开发与验证[J]. *中国油料作物学报*, 2024, 46(6): 1251-1267.

Zhang J Q, Wu T T, Yao X Y, et al. Development and validation of KASP markers for functional genes of important traits in soybean [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2024, 46(6): 1251-1267.

[13] Jia Q, Hu S, Li X, et al. Identification of candidate genes and development of KASP markers for soybean shade-tolerance using GWAS[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1479536.

[14] Xia Z, Watanabe S, Yamada T, et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(32): E2155-E2164.

[15] Watanabe S, Xia Z, Hideshima R, et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering [J]. *Genetics*, 2011, 188(2): 395-407.

[16] Watanabe S, Hideshima R, Xia Z, et al. Map-based cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3* [J]. *Genetics*, 2009, 182(4): 1251-1262.

[17] Liu B, Kanazawa A, Matsumura H, et al. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of the phytochromeA gene[J]. *Genetics*, 2008, 180(2): 995-1007.

[18] Yue Y, Liu N, Jiang B, et al. A single nucleotide deletion in *J* encoding *GmELF3* confers long juvenility and is associated with adaption of tropic soybean[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(4): 656-658.

[19] Lu S, Zhao X, Hu Y, et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield[J]. *Nature Genetics*, 2017, 49(5): 773-779.

[20] Jia Z, Jiang B, Gao X, et al. *GmFULa*, a *FRUITFULL* homolog, functions in the flowering and maturation of soybean [J]. *Plant Cell Reports*, 2015, 34(1): 121-132.

[21] Sun J, Wang M, Zhao C, et al. *GmFULc* is induced by short days in soybean and may accelerate flowering in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(19): 10333.

[22] Dong L, Cheng Q, Fang C, et al. Parallel selection of distinct *Tof5* alleles drove the adaptation of cultivated and wild soybean to high latitudes[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(2): 308-321.

[23] Kou K, Yang H, Li H, et al. A functionally divergent *SOCI* homolog improves soybean yield and latitudinal adaptation [J]. *Current Biology*, 2022, 32(8): 1728-1742.

[24] Liu W, Jiang B, Ma L, et al. Functional diversification of *Flowering Locus T* homologs in soybean: *GmFT1a* and *GmFT2a/5a* have opposite roles in controlling flowering and maturation[J]. *New Phytologist*, 2018, 217(3): 1335-1345.

[25] Sun H, Jia Z, Cao D, et al. *GmFT2a*, a soybean homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is involved in flowering transition and maintenance[J]. *PLoS One*, 2011, 6(12): e29238.

[26] Samanfar B, Molnar S J, Charette M, et al. Mapping and identification of a potential candidate gene for a novel maturity

- locus, E10*, in soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(2): 377-390.
- [27] Takeshima R, Hayashi T, Zhu J, et al. A soybean quantitative trait locus that promotes flowering under long days is identified as *FT5a*, a *FLOWERING LOCUS T* ortholog [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(17): 5247-5258.
- [28] Chen L, Cai Y, Qu M, et al. Soybean adaption to high-latitude regions is associated with natural variations of *GmFT2b*, an ortholog of *FLOWERING LOCUS T* [J]. Plant, Cell & Environment, 2020, 43(4): 934-944.
- [29] Su Q, Chen L, Cai Y, et al. Functional redundancy of *FLOWERING LOCUS T 3b* in soybean flowering time regulation [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(5): 2497.
- [30] Yuan S, Wang Y, Wang J, et al. *GmFT3a* fine-tunes flowering time and improves adaptation of soybean to higher latitudes [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 929747.
- [31] Tian Z, Wang X, Lee R, et al. Artificial selection for determinate growth habit in soybean [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(19): 8563-8568.
- [32] Wang L, Lin C, Li B, et al. Two soybean homologues of *TERMINAL FLOWER 1* control flowering time under long day conditions [J]. The Crop Journal, 2023, 11(3): 704-712.
- [33] Liu B, Watanabe S, Uchiyama T, et al. The soybean stem growth habit gene *Dtl* is an ortholog of *Arabidopsis TERMINAL FLOWER1* [J]. Plant Physiology, 2010, 153(1): 198-210.
- [34] Funatsuki H, Suzuki M, Hirose A, et al. Molecular basis of a shattering resistance boosting global dissemination of soybean [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(50): 17797-17802.
- [35] Zhu W, Yang C, Yong B, et al. An enhancing effect attributed to a nonsynonymous mutation in *SOYBEAN SEED SIZE 1*, a SPINDLY-like gene, is exploited in soybean domestication and improvement [J]. New Phytologist, 2022, 236(4): 1375-1392.
- [36] Duan Z, Zhang M, Zhang Z, et al. Natural allelic variation of *GmSTO5* controlling seed size and quality in soybean [J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(9): 1807-1818.
- [37] Cai Y, Wang L, Chen L, et al. Mutagenesis of *GmFT2a* and *GmFT5a* mediated by CRISPR/Cas9 contributes for expanding the regional adaptability of soybean [J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(1): 298-309.
- [38] Liu Y, Zhang Y, Liu X, et al. SoyOmics: A deeply integrated database on soybean multi-omics [J]. Molecular Plant, 2023, 16(5): 794-797.
- [39] 张君权. 中国大豆主栽品种重要性状的 KASP 基因型鉴定 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2023.
- Zhang J Q. KASP genotyping for important traits in widely-grown soybean cultivars of China [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2023.
- [40] Lin X, Liu B, Weller J L, et al. Molecular mechanisms for the photoperiodic regulation of flowering in soybean [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(6): 981-994.
- [41] Zhao X, Li H, Wang L, et al. A critical suppression feedback loop determines soybean photoperiod sensitivity [J]. Developmental Cell, 2024, 59(13): 1750-1763.
- [42] Garner W W, Allard H A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in PLANTS [J]. Monthly Weather Review, 1920, 48(7): 415.
- [43] Bu T, Lu S, Wang K, et al. A critical role of the soybean evening complex in the control of photoperiod sensitivity and adaptation [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(8): e2010241118.
- [44] Zhang J, Song Q, Cregan P B, et al. Genome-wide association study for flowering time, maturity dates and plant height in early maturing soybean (*Glycine max*) germplasm [J]. BMC Genomics, 2015, 16: 217.
- [45] Zhou L, Wang S B, Jian J, et al. Identification of domestication-related loci associated with flowering time and seed size in soybean with the RAD-seq genotyping method [J]. Scientific Reports, 2015, 5: 9350.
- [46] Mao T, Li J, Wen Z, et al. Association mapping of loci controlling genetic and environmental interaction of soybean flowering time under various photo-thermal conditions [J]. BMC Genomics, 2017, 18: 415.
- [47] Fang C, Ma Y, Wu S, et al. Genome-wide association studies dissect the genetic networks underlying agronomical traits in soybean [J]. Genome Biology, 2017, 18: 161.
- [48] 牛付安, 周继华, 程灿, 等. 水稻氮高效基因 *NRT1.1B* 的 KASP 标记开发与利用 [J]. 分子植物育种, 2025, 23(2): 489-494.
- Niu F A, Zhou J H, Cheng C, et al. Development and utilization of KASP marker for nitrogen-use efficiency gene *NRT1.1B* in rice [J]. Molecular Plant Breeding, 2025, 23(2): 489-494.
- [49] Ur Rehman S, Wang J, Chang X, et al. A wheat protein kinase gene *TaSnRK2.9-5A* associated with yield contributing traits [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(4): 907-919.
- [50] 卜慕华, 潘铁夫. 中国大豆栽培区域探讨 [J]. 大豆科学, 1982, 1(2): 105-121.
- Bu M H, Pan T F. Discussion on soybean cultivation area in China [J]. Soybean Science, 1982, 1(2): 105-121.
- [51] 任全兴, 盖钧镛, 马育华. 我国大豆品种生育期生态特性研究 [J]. 中国农业科学, 1987, 20(5): 23-28.
- Ren Q X, Gai J Y, Ma Y H. A study on the ecological properties of the growth periods of the Chinese soybean varieties [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1987, 20(5): 23-28.
- [52] Jia H, Jiang B, Wu C, et al. Maturity group classification and maturity locus genotyping of early-maturing soybean varieties from high-latitude cold regions [J]. PLoS One, 2014, 9(4): e94139.
- [53] Liu N, Niu Y, Zhang G, et al. Genome sequencing and population resequencing provide insights into the genetic basis of domestication and diversity of vegetable soybean [J]. Horticulture research, 2023, 9(1): 1385-1396.
- [54] Xia Z, Watanabe S, Yamada T, et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 109(32): E2155-E2164.
- [55] Watanabe S, Xia Z, Hideshima R, et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering [J]. Genetics, 2011, 188(2): 395-407.