

大豆蛋白及百粒重 QTL 研究进展

潘文婧¹ 王金星¹ 王 乔² 孙亚男¹ 高陆思¹ 曲梦楠¹ 张维耀¹
付春旭¹ 姜世波¹ 姜成喜¹ 付亚书¹ 景玉良¹

(¹ 黑龙江省农业科学院绥化分院, 绥化 152000; ² 黑龙江省农业科学院经济作物研究所, 哈尔滨 153000)

摘要:大豆在我国有悠久的种植历史,是重要的粮油作物。传统的大豆育种方法耗时长,随着分子遗传学的不断发展以及分子标记技术的不断改进,分子标记辅助育种为加快育种进程提供新的思路。综述了 QTL 在农作物研究中的应用、不同大豆 QTL 定位方法的优点与不足、大豆 QTL 作图群体的不断探索与应用以及不同作图群体的优缺点、大豆重要的品质蛋白和产量性状百粒重 QTL 的研究进展以及应用现状,并且对 QTL 定位技术以及研究存在的不完善之处进行讨论与展望,为未来更加深入的研究提供参考。

关键词:大豆;百粒重;蛋白质;QTL

大豆起源于中国,已经有几千年的历史,是重要的经济作物,是可食用蛋白质和油脂的主要来源之一^[1-3]。随着经济社会的不断发展,人类对饮食的要求发生变化,对一些与大豆产业相关的消费需求迅速增加^[4]。但是目前国产大豆无法满足人们的需求,在一定程度上还要依赖于进口,因此要大力发展国内的大豆产业,在耕地面积不足的情况下,提高大豆单株产量和籽粒品质是最有效的发展途径。

作物的质量性状是指能明显区分的性状,主要受少数几对基因所控制,无法用计量单位计量,如大豆的花色、叶形、绒毛色等。数量性状是指可以用计量单位计量,由多对基因控制,呈现连续性变异的性状^[5],大部分品质性状以及产量性状都属于数量性状^[6],如大豆的蛋白质、油分等都是重要的品质性状,以及大豆产量的主要构成因素——单位面积株数、单株荚数、每荚粒数和百粒重等。大豆育种的主要目标则为改良大豆品质,增加大豆单位面积产量。传统的育种方式,存在周期长、难度大、耗费大量的人力物力等问题,不能够满足现代社会的要求,因此合理利用多种育种手段进行品种改良,不断寻找更加快捷的方式,提高大豆产量和品质,是育种技术未来前进的方向^[7]。

在分子遗传学不断的发展下,分子标记辅助选

择育种为加快育种进程提供了新的思路。分子标记辅助选择育种是指在育种选择时通过对与功能基因相连锁的分子标记对目标性状进行间接选择。目前已经在小麦^[8]、水稻^[9]等作物中应用。利用分子标记辅助选择的前提是利用遗传群体进行 QTL 定位,挖掘与性状相关联的关键位点,是挖掘数量性状功能基因和进行标记辅助选择育种的有效手段。自 1988 年 Paterson 等人首次将分子标记应用于番茄数量性状位点的研究以来,基于分子标记的 QTL 研究已经应用于许多作物的数量性状中,例如,玉米的百粒重^[10]、小麦的株高^[11]、大豆的主茎节数^[12]、大豆蛋白质含量^[13]等。

1 QTL 定位相关研究进展

1.1 QTL 定位方法 QTL (Quantitative trait locus) 即数量性状基因座,指控制数量性状的基因所在的位置。目前 QTL 定位的方法主要有两种。第 1 种为连锁分析,利用与目标性状功能基因相连锁的分子标记对 QTL 进行定位。第 2 种为关联分析,使用连锁不平衡原理,探究分子标记与表型变异的相关性,从而来定位 QTL^[14]。

单标记分析法是利用方差分析、卡方分析、回归分析等方法来检测单个分子标记与研究性状之间是否连锁的定位方法。具有操作简单,适宜性广,不用特意构建遗传图谱等优点,但不能得到 QTL 的有效位置,并且连锁关系也无法计算,存在一定的局限性。

基金项目:国家大豆产业技术体系(CARS-04-CES06)

通信作者:景玉良

1989年区间作图法(IM, Interval mapping)被提出^[15],该方法对QTL区间定位采用的是最小二乘法和极大似然估计等方法。IM对群体的要求不高,当只存在一个QTL时,定位结果准确,虽然如此但也存在一定的弊端,当多个QTL距离很近时,QTL会相互干扰,影响精度。

Zeng^[16]针对区间作图存在的一些弊端进行了修改,提出了复合区间作图法(CIM, Composite interval mapping)。CIM在检测区间标记时,会将区间以外的分子标记作为余因子进行拟合,控制了遗传背景对于定位准确度的影响,对QTL的有无是通过计算LOD值来检测的。与IM相比,CIM能够直观地显示QTL所在位置及显著性,但无法计算QTL之间以及QTL与环境之间的互作。2007年Li等^[17]提出完备区间作图法(ICIM, Inclusive composite interval mapping),ICIM可以计算QTL之间的上位性效应。

1.2 QTL作图群体 作物群体是进行QTL定位的基础,决定了QTL定位的精确性,其中初级定位群体是最早应用的遗传群体,在早期的QTL定位以及现在初步定位中有广泛的应用。但其遗传背景复杂、群体不稳定,遗传率较低的QTL难以检测,得到的区间大,在多年多点的环境中试验不具有重演性^[18]。随着不断深入的研究,其精度和准确性均不能满足研究的要求,因此在其基础上,通过杂交、回交等方式,构建目标片段更精确地分离群体称为精细定位群体。

现阶段的主要作图群体都为精细定位群体,可分为初级定位群体衍生系和代换系群体。虽然二者构建方法不同,但都是群体个体间遗传背景相似,降低或消除了背景干扰,精度高,构建时间相对更长,如近等基因系群体(NILs, Near isogenic lines),是通过多代的连续回交(轮回亲本对非轮回亲本),得到一套除了目的基因外,其他基因组背景片段完全相同,无干扰背景的群体;残留异质系(RHLs, Residual heterogeneous lines)也是典型的精细定位群体,RHL在初定位结果的基础上,可以缩小目标片段,得到更为精确的定位结果,但是仍然存在构建时间长、操作难度大等缺点;导入系群体(ILs, Introgression lines)对加性效应及上位性效应的检测准确度高、前景好,但是不能计算显性效应,构建时间长、难度大。

目前,已经有大量关于QTL作图群体构建的研

究。2017年Xin等^[19]为了获得适合黑龙江省栽培的优良性状大豆品种,以绥农14为轮回亲本、野生大豆ZYD00006为供体亲本进行杂交后不断回交,构建了含有194个株系的导入系群体。2019年李杨等^[20]以郑58和昌7-2为材料,分别与PH6WC和PH4CV进行杂交、回交以及多代自交,构建了含有先玉335背景的近等基因系混合群体。2019年Wang等^[21]利用171个株系的RIL群体进行定位,得到3个花期相关的QTL,并构建RHL群体进行精细定位,定位结果挖掘到2个与大豆开花机制相关基因。2020年苏代群^[22]利用由两个杂交组合衍生的两个重组自交系群体为材料,在3个不同地点分别种植正常施用氮肥和不施用氮肥的材料,对大豆产量、品质等性状进行加性和上位性QTL定位,并针对各性状进行氮肥响应的QTL定位。2020年Wang等^[23]利用重组自交系对大豆叶绿素含量进行了QTL定位,定位结果得到78个相关QTL。2021年卢峰^[24]利用玉米自交系LDC-1为供体亲本、YS501为受体亲本,根据分子标记辅助选择,构建出CSSLs,并且鉴定出在2个环境下与玉米穗上叶夹角相关的QTL。

2 大豆蛋白及百粒重QTL研究进展

2.1 大豆百粒重QTL研究进展 百粒重是大豆产量的重要构成因素,还在一定程度上影响大豆的外观品质以及商品性,因此一直以来针对百粒重培育新品种是育种者研究的重要目标之一。百粒重是受多基因控制的数量性状,易受环境影响。在分子标记技术的不断发展下,对百粒重基因座的检测,发展分子辅助育种对于培育高产大豆有重要意义。目前已经有许多国内外的科研人员进行了大量的大豆百粒重QTL定位,通过对QTL定位分析,定位百粒重相关QTL,挖掘带有优异等位变异的资源,对于聚合多个优异等位变异有重要意义。

2014年Kato等^[25]以来自日本和美国的品种作为亲本配制了2个杂交组合,在3种环境下共检测到15个百粒重QTL,其中位于Gm17上的 $qSw17-1$ 在多环境下被检测到。2015年Zhou等^[26]利用302份资源为材料,其中包括野生资源、地方品种以及育成品种,利用GWAS进行分析,结果表明位于Gm17上的百粒重QTL位点与前人报道的相符。2016年Wang等^[27]分别利用栽培品种和野生资源

为亲本配制的杂交组合,得到了 17 对上位性互作的 QTL 以及 15 个加性效应 QTL。2019 年滕卫丽等^[28]利用以东农 46 和 L-100 杂交构建的 RIL 群体,利用 ICIM 法对加性 QTL 和 QTL 间上位性互作进行检测,共检测出 11 个百粒重相关 QTL 位点,分布于 8 条不同染色体上,贡献率为 6.48%~15.43%。2020 年 Wu 等^[29]对大豆百粒重进行 QTL 定位,在 9 个连锁群上共检测到 12 个 QTL,遗传贡献率在 8.11%~17.21% 之间。2020 年潘丽媛等^[30]以科丰 1 号以及南农 1138-2 为亲本,构建了一个重组自交系群体,包含 427 个家系。采用 CIM、MLM-GWAS、RTM-GWAS 3 种不同定位方法对大豆百粒重进行 QTL 定位,共定位到 77 个与大豆百粒重相关的 QTL。2021 年刘家伶^[31]以吉农 45 以及绥农 76 为亲本,杂交获得 F₂ 群体及其衍生的 F₃ 群体为试验材料,分别采用 CIM、ICIM 和 IM 进行 QTL 定位,共检测到 4 个与百粒重相关的 QTL,贡献率为 8.49%~9.01%,其中 2020_q HSW15-1 在 3 种方法下均被定位到。2022 年葛天丽等^[32]以中黄 13 和中品 03-5373 为亲本构建的 RIL 群体为材料,利用高密度 Bin 图谱以及百粒重表型数据,检测到分别位于 Gm12 和 Gm18 上的 2 个稳定的百粒重 QTL。2022 年 Qi 等^[33]以 soymap2 为参考,构建了大豆百粒重 QTL 综合图谱,将百粒重 QTL 投影到图谱中,共收集 65 个百粒重 QTL。

目前在 Soybase 网站(<https://www.soybase.org/>)收录了 304 个基于双亲群体定位的百粒重 QTL,作图群体主要为 RIL 群体。部分 QTL 信息如表 1 所示。

2.2 大豆蛋白 QTL 研究进展 大豆蛋白质富含 8 种人体必需氨基酸,是优质的植物蛋白,改良大豆籽粒蛋白质含量是大豆育种的重要目标之一。大豆籽粒蛋白质含量在品种间存在显著差异并且易受外界环境条件影响,是典型的由多基因协同控制的复杂数量性状。通过 QTL 定位,可以初步确定与大豆籽粒蛋白质含量相关的染色体大致区间,对该区间进行精细群体构建,缩小该区间是目前 QTL 精细定位的重要途径。

在不同遗传背景的群体下检测到的蛋白质含量 QTL 数量存在一定差异。QTL 定位与环境因素、群体类型、遗传背景和性状类型有着重要关系。使用不同的定位方法对同一个群体的 QTL 进行分

表 1 百粒重性状 QTL 定位信息

母本	父本	QTL 数目	群体类型
N87-984-16	TN93-99	7	RIL
Noir 1	Minsoy	3	RIL
Minsoy	Archer	16	RIL
Young	PI 416937	7	F ₂
Minsoy	Noir 1	11	RIL
Pureunkong	Jinpumkong 2	4	F ₂
Ma.Belle	Proto	8	F ₂
Essex	Williams	7	RIL
Toyomusume	Hayahikan	5	RIL
N87-984-16	TN93-99	3	RIL
Kefeng No. 1	1138-2	7	RIL
BARC-8	Garimpo	3	RIL
Keunolkong	Iksan10	7	RIL
PI 438489B	Hamilton	7	RIL
GAC Wallace	Glencoe	3	RIL
JP110755	Fukuyutaka	5	F ₂
Hefeng 25	Maple Arrow	3	RIL
Charleston	Dongnong 594	15	RIL
Ohsuzu	PI 595926	17	RIL
Fiskeby III	Mandarin	3	RIL

析,得到的大豆蛋白质含量 QTL 结果可能也不同。1992 年 Diers 等^[34]发表了关于大豆蛋白含量 QTL 定位的第 1 篇文章,在此文章发表之后大豆蛋白含量 QTL 定位成为国内外研究的重点。

2014 年侯萌等^[35]利用 CIM 和 MIM 2 种算法在 2 年 3 点共 6 个环境下定位出 9 个蛋白质 QTL,分布于 6 个连锁群上。2015 年张金巍等^[36]以黄淮海主栽品种中黄 13 为轮回亲本、东山 69 为供体亲本,构建了 BC₂F₂ 回交导入系群体,利用 2 种方法在 4 个群体中定位到 42 个与蛋白质含量相关的 QTL。2017 年 Smallwood 等^[37]使用一套 RIL 群体,结合 3 年的表型数据,利用 633 个 SNP 位点进行基因分型,共定位得到位于 4 个染色体上的 7 个重要的蛋白质含量 QTL 位点。2018 年滕康开等^[38]以蒙 8108 和南农 1138-2 为亲本杂交构建重组自交系群体 NJMN,并对其在 5 个环境下进行试验得到表型数据,使用包含 2062 个 SLAF 标记的遗传图谱进行 QTL 定位,分别在 Gm6、Gm7、Gm11、Gm17 上定位到 4 个加性 QTL。2019 年 Zhang 等^[39]使用全

基因组关联分析的方法,将调控蛋白质含量的 QTL 定位到 Gm15 和 Gm20 染色体上。2019 年 Prenger 等^[40]通过全基因组关联分析的方法,并构建 NIL 群体,在 Gm20 上发现调控大豆蛋白含量的重要 QTL 位点。2019 年张琦等^[1]以栽培大豆绥农 14 为轮回亲本,使用野生型大豆 ZYD00006 为供体,构建了 CSSL 群体,在 2 年间共检测到 21 个与大豆蛋白质含量相关的 QTL。2020 年任丙新等^[41]以中黄 13 作为轮回亲本、东山 69 作为供体亲本构建了包含 142 个家系的高代回交导入系群体 BC₂F₇,利用完备区间作图法对 QTL 进行定位,2 年共定位到 5 个与蛋白质相关的 QTL。2020 年田雨等^[42]分别利用东农 L13、黑河 36 以及东农 L13、合农 60 为亲本构建的 2 个 RIL 群体(RIL3613、RIL6013),在 3 个环境下对大豆蛋白含量表型数据进行分析,采用 ICIM 对 3 个环境下蛋白质含量进行 QTL 定位,共检测到分布于 7 个连锁群的 8 个 QTL。2021 年武阳春等^[43]以低蛋白品种中黄 35 以及高蛋白大豆十胜长叶为亲本构建了 RIL 群体,利用完备区间作图法对群体 F_{2:15} 和 F_{2:16} 进行分析,最终在 Gm19 上定位到 1 个与蛋白质含量相关 QTL (*qPRO-19-1*)。

截止到目前,在 Soybase 网站(<https://www.soybase.org/>)中共收录了 248 个基于双亲群体定位的籽粒蛋白质 QTL,部分 QTL 信息如表 2 所示。这些研究利用不同的分析方法,构建不同类型的遗传群体,使用多年、多点的表型数据,最终定位到大豆蛋白质含量相关的 QTL 位点。随着分子标记的不断开发,遗传图谱越来越精密,越来越多有关大豆蛋白质性状相关的重要 QTL 位点被挖掘。

3 讨论

随着分子数量遗传学的不断发展,复杂的数量性状 QTL 研究取得了很大的进步,QTL 定位技术以及一些其他技术体系的建立使对数量性状进行改良成为了可能。在 QTL 分析中依然存在许多限制以及干扰因素,例如,利用比较常见的初级作图群体进行定位得到的精确度以及准确度都不高;易受环境因素的干扰,导致定位结果准确度低;遗传图谱饱和对 QTL 也存在一定影响。想要克服这些不利因素,要选择目标性状差异较大的亲本组合进行定位,控制环境条件,利用永久性分离群体进行多年多点的检测,对 QTL 作图方法和分析方法进行不断地完

表 2 蛋白质含量 QTL 定位信息

母本	父本	QTL 数目	群体类型
A81-356022	PI 468916	8	F _{2:3}
Young	PI 416937	13	F ₄ -derived
PI 97100	Coker 237	6	F ₂ -derived
Minsoy	Noir 1	3	RIL
M82806	HHP	12	F _{2:4}
Ma.Belle	Proto	4	F ₂
Minsoy	Noir 1	5	F _{7:11} RIL
Misuzudaizu	Moshidougong	10	F ₈ RIL
BSR 101	LG82-8379	10	RIL
Charleston	Dongnong 594	5	F _{2:10} RIL
Kefeng No. 1	1138-2	3	F _{2:7:10} RIL
A3733	PI437088A	1	RIL
Jindou 23	Huibuzhi	5	F ₁₃
ZDD09454	Yudou12	11	F _{2:9}
X3145-B-3-15	AC Brant	4	F _{4:5} RIL
OAC Wallace	OAC Glencoe	5	F _{4:6} RIL
Hefeng 47	Heinong 44	7	F _{5:6} RIL
Dongnong 46	Kenjian 23	19	F _{5:6} RIL
Hefeng 47	Heinong 37	14	F _{5:6} RIL
Magellan	PI 567516C	7	F _{5:7} RIL
Magellan	PI 438489B	6	F _{5:7} RIL

善,构建高密度的大豆遗传连锁图,增加遗传图谱的饱和度。获得可靠的数据有利于对 QTL 后续研究的实施。

几十年来,已经有大量对于大豆蛋白质含量以及百粒重 QTL 的研究,但是仍然存在一些方面需要进行深入探索以得到更加准确的 QTL。连锁分析可以初步定位到目标性状基因的位置,关联分析可以进行精细定位以及验证基因功能,二者在对于数量性状的研究上存在重要作用,将其二者进行结合可能会为深入解析数量性状遗传特点提供更多思路。在不断的研究探索中得到更加稳定的 QTL 位点,进而对得到的 QTL 进行分析、验证、基因挖掘,最终应用到遗传改良中去。

参考文献

- [1] 张琦,尹彦斌,蒋洪蔚,张维耀,潘校成,武小霞.大豆籽粒蛋白质含量 QTL 的精细定位.分子植物育种,2019,17(24): 8152-8157
- [2] 赵圆圆,李瑞超,蒋洪蔚,王乔,谢建国,刘春燕,武小霞,陈庆山.大

- 豆底荚高度 QTL 定位及候选基因挖掘. 中国油料作物学报, 2020, 42 (1): 51-60
- [3] Leamy L J, Zhang H Y, Li C B, Chen C Y, Song B H. A genome-wide association study of seed composition traits in wild soybean (*Glycine soja*). BMC Genomics, 2017, 18 (1): 18
- [4] 杨奇锦, 郭天宝. 新形势下中国大豆产业发展的路径. 对外经贸, 2018 (11): 49-53
- [5] 韩彦珍. 浅谈质量性状与数量性状的遗传. 中国畜禽种业, 2020, 16 (2): 51
- [6] 陈庆山, 张忠臣, 刘春燕, 辛大伟, 单大鹏, 邱红梅, 单彩云. 大豆主要农艺性状的 QTL 分析. 中国农业科学, 2007, 40 (1): 41-47
- [7] 韩英鹏, 杨振红. 大豆抗病性和分子标记及分子辅助育种研究进展. 大豆科技, 2021 (5): 18-25
- [8] 姚琦霞, 魏佳泰, 李水琴, 刘航, 马建. 大麦旗叶长和宽的 QTL 分析. 麦类作物学报, 2021, 41 (11): 1365-1373
- [9] 柏晶晶, 胡文彬, 汪丽, 周政, 王立峰, 赵正洪, 何予卿. 水稻垩白主效 QTL 的定位与分析. 湖南农业科学, 2021 (12): 5-8
- [10] 刘晓青. 玉米百粒重主效 QTL *qHKW3* 的精细定位. 武汉: 华中农业大学, 2018
- [11] 胡文静, 李东升, 裔新, 张春梅, 张勇. 小麦穗部性状和株高的 QTL 定位及育种标记开发和验证. 作物学报, 2022, 48 (6): 1346-1356
- [12] 尹振功, 王强, 孟宪欣, 刘广阳, 郭怡璠, 王秀君, 魏淑红, 来永才. 基于 Overview 和物理图谱的大豆主茎节数候选基因挖掘. 大豆科学, 2020, 39 (3): 370-376
- [13] Prenger E M, Ostezan A, Mian M, Stupar R M, Glenn T, Li Z. Identification and characterization of a fast-neutron-induced mutant with elevated seed protein content in soybean. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132 (11): 2965-2983
- [14] 曹征, 何春玲, 童伴玲, 曾祥有. 基于基因组学的作物种质创新研究进展. 种业导刊, 2020 (5): 10-18
- [15] Lander E S, Botstein D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. Genetics, 1989, 121 (1): 185-199
- [16] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci. Genetics, 1994, 136 (4): 1457-1468
- [17] Li H, Ye G, Wang J. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. Genetics, 2007, 175 (1): 361-374
- [18] 席章营, 朱芬菊, 台国琴, 李志敏. 作物 QTL 分析的原理与方法. 中国农学通报, 2005 (1): 88-92
- [19] Xin D W, Qi Z M, Jiang H W, Hu Z B, Zhu R S, Hu J H, Han H Y, Hu G H, Liu C Y, Chen Q S. QTL location and epistatic effect analysis of 100-seed weight using wild soybean (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) chromosome segment substitution lines. PLoS ONE, 2017, 11 (3): e0149380
- [20] 李杨, 邹俊杰, 余佳, 徐宇, 徐妙云, 罗洪发, 王磊. 玉米近等基因系群体的构建及其应用. 中国农业科技导报, 2019, 21 (12): 14-22
- [21] Wang F, Nan H, Chen L, Fang C, Lu S. A new dominant locus, E11, controls early flowering time and maturity in soybean. Molecular Breeding, 2019, 39 (5): 70
- [22] 苏代群. 两种施氮条件下大豆重要农艺及品质性状的 QTL 分析. 东北农业大学, 2020
- [23] Wang C B, Fang L, Xia Q, Hai N. QTL mapping for soybean (*Glycine max* L.) leaf chlorophyll-content traits in a genotyped RIL population by using RAD-seq based high-density linkage map. BMC Genomics, 2020, 21 (1): 739
- [24] 卢峰. 玉米 YS501 遗传背景的染色体片段代换系构建和叶夹角 QTL 定位. 扬州: 扬州大学, 2021
- [25] Kato S, Sayama T, Fujii K, Yumoto S, Kono Y, Hwang T Y, Kikuchi A, Takada Y, Tanaka Y, Shiraiwa T, Ishimoto M. A major and stable QTL associated with seed weight in soybean across multiple environments and genetic backgrounds. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127 (6): 1365-1374
- [26] Zhou Z K, Jiang Y, Wang Z, Gou Z H, Lyu J, Li W Y, Yu Y J, Shu L P, Zhao Y J, Ma Y M, Fang C, Shen Y T, Liu T F, Li C C, Li Q, Wu M, Wang M, Wu Y S, Dong Y, Wan W T, Wang X, Ding Z L, Gao Y D, Xiang H, Zhu B G, Lee S H, Wang W, Tian Z X. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. Nature Biotechnology, 2015, 33 (4): 408-414
- [27] Wang W B, Li X L, Chen S X, Song S Y, Gai J Y, Zhao T J. Using presence/absence variation markers to identify the QTL/allele system that confers the small seed trait in wild soybean (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.). Euphytica, 2016, 208 (1): 101-111
- [28] 滕卫丽, 王庆娟, 冯文婧, 李悦, 赵雪, 韩英鹏, 李文滨. 大豆粒形性状与百粒重的 QTL 定位. 东北农业大学学报, 2019, 50 (12): 21-32
- [29] Wu D P, Li C X, Jing Y, Wang J, Zhao X, Han Y P. Identification of quantitative trait loci underlying soybean (*Glycine max*) 100-seed weight under different levels of phosphorus fertilizer application. Plant Breeding, 2020, 139 (5): 959-968
- [30] 潘丽媛, 贺建波, 赵晋铭, 王吴彬, 邢光南, 喻德跃, 张小燕, 李春燕, 陈受宜, 盖钧镒. RTM-GWAS 方法应用于大豆 RIL 群体百粒重 QTL 检测的能效. 中国农业科学, 2020, 53 (9): 1730-1742
- [31] 刘家伶. 大豆百粒重及籽粒品质性状的 QTL 定位与候选基因预测. 长春: 吉林农业大学, 2021
- [32] 葛天丽, 田宇, 张皓, 刘章雄, 李英慧, 邱丽娟. 基于高密度 Bin 图谱的大豆百粒重 QTL 定位和候选基因分析. 作物学报, 2022, 48 (4): 1-10
- [33] Qi Z M, Sun Y N, Wang J L, Zhang D W, Liu C Y, Hu G H, Chen Q S. Meta-analysis of 100-seed weight QTLs in soybean. Agricultural Sciences in China, 2011, 10 (3): 327-334
- [34] Diers B W, Keim P, Fehr W R, Shoemaker R C. RFLP analysis of soybean seed protein and oil content. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 83 (5): 608-612
- [35] 侯萌, 齐照明, 韩雪, 辛大伟, 蒋洪蔚, 刘春燕, 吴琼, 隋丽丽, 胡国华, 陈庆山. 大豆蛋白质和油分含量 QTL 定位及互作分析. 中国农业科学, 2014, 47 (13): 2680-2689
- [36] 张金巍, 韩粉霞, 陈明阳, 孙君明, 韩广振, 闫淑荣, 杨华. 利用选择回交导入群体定位大豆蛋白质含量 QTL. 中国油料作物学报,

20 世纪 70 年代美国种业概述及 后期腾飞的经验与启示

胡资骏^{1,2} 白浪² 黄兵涛²

(¹ 重庆大学经济与工商管理学院, 重庆 400044; ² 中国人民银行巴南中心支行, 重庆 401320)

摘要: 种业安全关乎粮食安全, 要把饭碗端在自己手上首先要解决种子的问题。分析了 20 世纪 70 年代美国种业腾飞的经验: 一是积极创建与农业技术发展和市场需求变动相适应的知识产权保障法律体系; 二是眼光向外, 积极运用多边体制为美国育种权和国际市场拓展提供国际保护; 三是私营企业和公共机构互补性、双轮驱动式的种子研发模式, 极大促进了美国种业创新, 提升了市场竞争力; 四是建立健全较为完善的种子质量保证体系。对我国种业发展提出建议: 一是严格执法, 加大种子知识产权保护力度; 二是改革研发模式, 提高企业育种研发活力; 三是积极参与多边体制, 为国内育种企业开拓国际市场提供保护。

关键词: 美国种业; 种子企业; 知识产权; 经验借鉴

种业安全是关乎国家命运的大事。习近平总书记在不同场合多次提及种业安全问题, 强调要下决心把民族种业搞上去。目前我国种子企业数量众多, 但存在全球性的龙头企业少、科技创新能力不足、种子质量不佳等问题, 而美国在种业发展初期也面临类似的问题。通过政府对种业的大力支持, 从 20 世纪 70 年代开始, 美国种业开始腾飞, 并一跃成为世界一流种业强国, 其种业市场占世界种业市场 1/4 的份额。分析 20 世纪 70 年代美国种业腾飞的经验与启示, 对我国种业发展会带来一些启示意义。

1 20 世纪 70 年代美国种业概述

1970 年以前美国种子企业数量众多, 但规模普遍偏小, 行业集中度不高。种子企业约 2000 家, 主要以家庭型公司为主, 经营规模小, 总体实力弱, 种子企业并购率只有 1.98%, 缺乏大型龙头企业。当时, 美国在育种方面的科研投入(含私营企业和公共机构)总体水平也较低, 其中私营企业育种研发意愿极低, 更多从事种子的培育、包装、储存、销售等简单工作, 种子企业科技创新能力不足。在 1970 年美国《植物品种保护法》颁布之前, 政府对育种知识产权保护政策不明朗, 全社会都不愿、不想、不敢对

2015, 37 (4): 433-442

- [37] Smallwood C J, Gillman J D, Saxton A M, Bhandari H S, Wadl P A, Fallen B D, Hyten D L, Song Q J, Pantalone V R. Identifying and exploring significant genomic regions associated with soybean yield, seed fatty acids, protein and oil. *Journal of Crop Science & Biotechnology*, 2017, 20 (4): 243-253
- [38] 滕康开, 曹永策, 李曙光, 孔杰杰, 邢静, 赵团结. 夏大豆重组自交系群体籽粒蛋白质含量 QTL 定位. *分子植物育种*, 2018, 16 (18): 5987-5993
- [39] Zhang T F, Wu T T, Wang L W, Jiang B J, Zhen C X, Yuan S, Hou W S, Wu C X, Han T F, Sun S. A combined linkage and GWAS analysis identifies QTLs linked to soybean seed protein and oil content. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (23): 5915

- [40] Prenger E M, Yates J, Mian M A R, Buckley B, Boerma H R, Li Z. Introgression of a high protein allele into an elite soybean cultivar results in a high-protein near-isogenic line with yield parity. *Crop Science*, 2019, 59 (6): 11
- [41] 任丙新, 韩粉霞, 杨华. 利用高代回交导入群体定位大豆品质性状 QTL. *植物遗传资源学报*, 2020, 21 (5): 1255-1262
- [42] 田雨, 王艳殊, 张佳楠, 许世超, 董全中, 李文滨, 李文霞, 宁海龙. 大豆关联重组自交系群体蛋白质、油分含量的 QTL 分析. *华北农学报*, 2020, 35 (4): 106-112
- [43] 武阳春, 郭兵福, 谷勇哲, 栾晓燕, 邱红梅, 刘鑫磊, 李海燕, 邱丽娟. 大豆蛋白含量新位点 *qPRO-19-1* 的定位. *植物遗传资源学报*, 2021, 22 (1): 139-148

(收稿日期: 2022-04-04)