

大豆分枝数QTL定位及候选基因挖掘

韩雪^{1,2}, 万晨茜², 齐照明²

¹黑龙江八一农垦大学, 黑龙江 大庆

²东北农业大学, 黑龙江 哈尔滨

Email: qizhaoming1860@126.com

收稿日期: 2021年4月24日; 录用日期: 2021年5月19日; 发布日期: 2021年5月27日

摘要

大豆分枝数与大豆产量密切相关, 因此对大豆分枝数进行QTL精细定位及其候选基因的挖掘在生产实际中具有重要意义。本研究利用SLAF测序技术, 针对一套RIL群体(亲本: Charleston (♀)和东农594 (♂))构建了大豆的高密度遗传图谱, 分别采用复合区间作图法(CIM)及完备区间作图法(ICIM)对4个环境的大豆分枝数表现数据进行QTL初步定位。获得10个大豆分枝数相关的QTL位点, 并利用生物信息工具对区间内基因进行功能注释, 筛选到与大豆分枝数相关的候选基因有20个, 分别为*Glyma01g37051*, *Glyma02g05350*, *Glyma02g06830*, *Glyma02g10540*, *Glyma19g07557*, *Glyma02g09650*, *Glyma02g03990*, *Glyma02g07940*, *Glyma02g14125*, *Glyma02g14910*, *Glyma02g13053*, *Glyma02g08680*, *Glyma02g14450*, *Glyma02g11850*, *Glyma02g15400*, *Glyma02g12700*, *Glyma13g14002*, *Glyma02g10910*, *Glyma02g15380*, *Glyma02g15390*。结论: 为大豆高产育种策略的制定提供有利保证, 加快品种定向选育, 缩短育种时间, 提高育种实效, 育成品种可以尽快进入产业化生产。

关键词

大豆, 分枝, QTL, 候选基因

QTL Analysis and Candidate Gene Mining of Soybean Branch Number

Xue Han^{1,2}, Chenxi Wan², Zhaoming Qi²

¹Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing Heilongjiang

²Northeast Agriculture University, Harbin Heilongjiang

Email: qizhaoming1860@126.com

Received: Apr. 24th, 2021; accepted: May 19th, 2021; published: May 27th, 2021

Abstract

Soybean branches number is closely related to soybean yield, so it is very important to fine map QTL

文章引用: 韩雪, 万晨茜, 齐照明. 大豆分枝数 QTL 定位及候选基因挖掘[J]. 农业科学, 2021, 11(5): 449-455.

DOI: 10.12677/hjas.2021.115062

for the number of branches and explores candidate genes in soybean production. In this study, we used SLAF sequencing technology to target a RIL population (parent: Charleston) (♀) He Dongnong 594 (♂) A high-density genetic map of soybean was constructed, and QTLs of branch number of soybean in four environments were mapped by CIM and ICIM respectively. Ten main effect QTL loci related to the number of branches in soybean were obtained, and 20 candidate genes related to the number of branches were screened by bioinformatics tools which were *Glyma01g37051*, *Glyma02g05350*, *Glyma02g06830*, *Glyma02g10540*, *Glyma19g07557*, *Glyma02g09650*, *Glyma02g03990*, *Glyma02g07940*, *Glyma02g14125*, *Glyma02g14910*, *Glyma02g13053*, *Glyma02g08680*, *Glyma02g14450*, *Glyma02g11850*, *Glyma02g15400*, *Glyma02g12700*, *Glyma13g14002*, *Glyma02g10910*, *Glyma02g15380*, *Glyma02g15390*. It can provide a favorable guarantee for the formulation of high-yield breeding strategy, speed up the directional breeding of soybean varieties, improve the breeding effect, and the new varieties can enter the industrial production as soon as possible.

Keywords

Soybean, Branches Number, QTL, Candidate Genes

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

【研究意义】

大豆是主要的经济和粮食作物，有着含高油、高蛋白等特点，占世界油料种子的 56%，更是植物蛋白质的主要来源，目前世界对大豆的需求量日益增加。大豆分枝数是大豆重要的株型性状，与产量密切相关。黄中文等研究了与大豆产量有关的农艺性状 QTL 检测，其中，大豆分枝数是影响大豆产量的一个重要因素[1]。但是目前大豆和其他高产作物相比，存在相对产量低、种植积极性低等问题，因此迫切需要用现代化分子育种技术改良现有大豆品种的产量性状。迄今为止，国内外已有大量关于大豆产量性状位点定位的报道，但针对于大豆分枝数 QTL 的研究还居于少数，且试验多设置在少部分环境下，而且这些定位结果太分散(<http://www.soybase.org/>)。同时，大豆分枝数也是复杂的数量性状，受多个基因的共同控制。植物分枝相关基因的研究目前多集中在禾本科植物中[2]，目前虽然有关于大豆分枝数的数量性状位点定位的报道，但将这些 QTL 直接用于育种实践尚且存在一定难度，主要原因在于：1) 没有高密度的遗传连锁图谱，获得的标记区间较大，无法进行精细定位；2) 目前定位的大豆分枝数相关的 QTL 数量有限，对发掘主效带来了困难。

本研究欲基于建立的大豆高密度遗传图谱，定位分枝数相关 QTL，满足精细定位的需求；同时挖掘分枝数相关的候选基因，可以为大豆分子标记辅助选择提供有利工具，为大豆高产育种策略的制定提供有利保证。

【国内外研究现状】

近年来，国内外学者利用不同的遗传作图群体，不同的定位方法获得了大量的蛋白质含量 QTL 信息。大豆蛋白质含量虽然是一个受遗传力影响较高的性状，同时也是一个对外界环境变化敏感性状且受多基因控制，因此，对大豆蛋白质含量的精细定位及基因克隆研究还存在很大困难。目前为止，国内外已经构建的大豆分子遗传图谱有几十张，但是标记密度还需要补充，初步定位的结果尚不够精确。QI 等应

用 SLAF 测序技术构建含有 5308 个 SLAF 标记构的大豆高密度遗传图谱,是目前国内密度高的大豆遗传图谱之一,图谱的总长度为 2294.43 cM,标记间的平均距离为 0.47 cM,平均每个连锁群含有 265 个标记,连锁群平均长度为 114.72cM [3]。许多研究学者大豆重要农艺性状进行了 QTL 分析,都有涉及到大豆分枝数对产量的影响[4]-[10]。但目前国内外并没有太多的关于大豆分枝数的研究报道,在 Soybase (www.soybase.org)的数据库中共收录了 13 个与分枝数相关的 QTL。大豆分枝数与产量密切相关,如何通过改良株型结构进一步提高大豆单产已引起育种家的重视。盖钧镒认为,与栽培大豆相比,野生大豆具有分枝数多的特点,解析其遗传基础,对大豆株型育种具有重要意义[11]。根据 Isebrands 和 Nelson 等人的研究,分枝数对植株生长的影响与不同的基因类型、物种类别、以及植株生长的资源条件(光照、水分和土壤质地)密切相关, Nelson 利用栽培大豆的 F₂ 群体发现主茎不同位置分枝数受 Br1 和 Br2 两对主基因控制[12] [13] [14]。2007 年陈庆山等利用东农 594 和 Charleston 为亲本构建的 RIL 群体定位到了 7 个分枝相关的 QTLs,分别位于 B1, C2, 和 E 等 3 个连锁群[15]。王贤智利用栽培大豆的 RILs,检测到 14 个分枝数相关的 QTL,分布于 A2、B2、C1、C2 和 E 等 10 个连锁群上[16]。何冉等利用由栽培大豆衍生的剩余杂合系定位了一个位于 C1 连锁群的分枝数 QTL [17]。2010 年 Sayama 等人利用 Tokei 758 和 To-8E 为亲本构建的 RIL 群体定位到了 5 个分枝相关的 QTLs,分别位于 C2, L, B1, D2 和 G 连锁群,并且发现 qBr1 和 qBr2 分别位于 E1 和 E3 的近侧区,其它 3 个位点都与 qBr1 存在互作[18]。2008 年 Li 等人利用 PI171451 和 Hwaeomputkong 为亲本构建的 RIL 群体定位到了 1 个分枝相关的 QTL,位于连锁群 O 上 [19];但目前并没有利用高密度遗传连锁图谱定位大豆分枝数的 QTL 报道出现。由于这 2 个性状受环境影响大[20],国内外对其遗传基础研究较少,且仅局限在栽培大豆中,同时进行 QTL 定位的群体主要为 F₂ [21]、F_{2:3} [22]和 RIL [23] [24]等初级作图群体,该类群体遗传背景复杂,定位结果准确性差,且不利于后续深入研究。2013 年谭冰等对大豆全基因组分枝相关基因发掘及与 QTL 共定位,对大豆基因组中分枝相关同源基因的检索所得到的 20 个分枝相关的 QTL 区间内存在大豆分枝相关候选基因 57 个[25]。本研究利用一套 RIL 群体(已构建大豆高密度遗传图谱),结合 4 年间 RIL 群体的大豆分枝数进行 QTL 的初步定位。整合前人研究结果,发掘重要的通用 QTL,并对其间基因进行功能注释,挖掘大豆分枝数相关的候选基因,并将这些基因与相关 QTL 位点进行共定位分析,从中获得了一些位于大豆分枝相关 QTL 定位区间的候选基因,为大豆分枝育相关基因的功能研究及功能标记开发提供参考。

2. 材料与方法

2.1. 材料

应用 RIL 群体(亲本:Charleston (♀)和东农 594 (♂)),在东北农业大学向阳农场实验基地(简称哈尔滨, HEB, 东经 126°北纬 45°)种植,以随机区组设计,设置 3 次重复,并设置 6 行保护行以消除边界效应,按大田模式进行田间管理。在植株收获后,进行考种调查亲本大豆品系东农 594 和 Charleston 及其 F_{2:19}~F_{2:21} 的 RIL 群体的分枝数性状,利用已构建的分子遗传图谱进行 QTL 定位分析。对有关大豆分枝数量的数量性状位点(QTL)进行定位,挖掘分枝数相关基因[3]。该高密度图谱为应用 SLAF 测序技术构建含有 5308 个 SLAF 标记构的大豆高密度遗传图谱,是目前国内高密度的大豆遗传图谱之一,图谱的总长度为 2294.43 cM,标记间的平均距离为 0.47 cM,平均每个连锁群含有 265 个标记。大豆高密度遗传图谱为进一步的分子标记研究及 QTL 定位奠定重要基础[3]。

2.2. 方法

使用 Windows QTL Cartographer V.2.5 采用复合区间作图法(CIM)、IciMapping V3.3 采用完备区间作图法(ICIM)对大豆分枝进行 QTL 初步定位和分析,针对获得的大豆分枝数重要标记位点,利用实验室近

期正在构建的 50 套基于 RIL 群体的回交后代群体, 进行大豆分枝数 QTL 的初步筛选。基于本实验室已经构建的包括 5308 个 SNP 标记的精细图谱, 在经过筛选后的 50 套基于 RIL 群体的回交后代群体中对大豆分枝数 QTL 位点进行精确定位对得到的主效 QTL 位点进行功能注释。

3. 结果

3.1. RIL 群体结果数据分析

通过对四年同种植环境下的材料进行分枝数的检测和分析, 发现该 RIL 群体的分枝数呈近似正态分布的连续分布(表 1 和图 1), 说明适合对其群体进行 QTL 定位分析。

Table 1. Distribution of soybean branches number in RIL during 2006,2013,2014 and 2015

表 1. 2006、2013、2014、2015 年 RIL 群体分枝数

性状 Trait	环境 Environment	重组自交系 RIL population			
		平均值 Average	变异系数 Coefficient of Variation	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
2006 年分枝数	哈尔滨 Harbin	1.5	0.83	0.70	0.96
2013 年分枝数	哈尔滨 Harbin	1.3	0.83	0.72	0.87
2014 年分枝数	哈尔滨 Harbin	2.1	0.55	5.3	1.8
2015 年分枝数	哈尔滨 Harbin	0.78	1.0	0.73	0.93

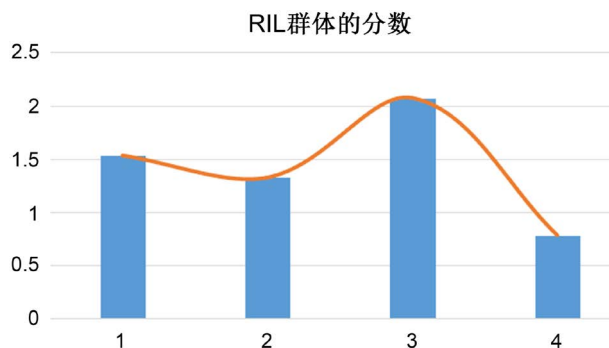


Figure 1. Distribution of soybean branches number in RIL

图 1. RIL 群体分枝数分布图

3.2. 大豆分枝数的 QTL 分析

控制大豆分枝数的 QTL 有 10 个, 分别位于大豆 20 个连锁群中的 6 个连锁群上(表 2)。利用 CIM 算法共检测到 10 个控制大豆分枝数的 QTL。2006 年哈尔滨种植环境下检测到 3 个 QTL, 分别位于 D1b、L、L 连锁群上, LOD 分别为 30.47826087、26.34782609、28.97826087, 贡献率分别为 0.076978%、0.066009%、0.072795%, 加性效应分别为 -0.382、0.3535、0.3604。2013 年哈尔滨种植环境下检测到 4 个 QTL, 分别位于 F、F、D2、L 连锁群上, LOD 分别为 39.7173913、72.43478261、39.7826087、35.95652174, 贡献率分别为 0.102527%、0.177448%、0.092185%、0.083658%, 加性效应分别为 -0.4031、-0.5352、-0.3692、0.344。2014 年哈尔滨种植环境下检测到 3 个 QTL, 分别位于 D1a、C1、F 连锁群上, LOD 分别为 30.30434783、32.91304348、33.91304348, 贡献率分别为 0.072782%、0.079268%、0.081778%, 加性效应分别为 -0.3497、0.4844、-0.3718。利用 ICIM 算法共检测到 3 个控制大豆分枝数的 QTL, 2013 年哈尔滨种植环境下检测到 1 个 QTL, 位于 D2 连锁群上, LOD 值为 2.5567, 贡献率为 7.7054%, 加性效应为 0.3027。2014 年哈

尔滨种植环境下检测到 2 个 QTL, 分别位于 D1a、L 连锁群上, LOD 值分别为 4.3764、5.3995, 贡献率分别为 12.3548%、15.7908, 加性效应分别为 0.4325、-0.5223。2013 年哈尔滨地点和 2014 年哈尔滨地点分别有 QTL 被 CIM 和 ICIM 两种算法检测出来, 分别是 Q-NB-D2-17、Q-NB-D1a-1。

Table 2. QTL analysis of soybean branches number

表 2. 大豆分枝数 QTL 的分析结果

年份地点 Year Site	方法 Method	QTL	连锁群 Linkage	置信区间 Confidence interval	标记区间 Marker interval	QTL 位置 QTL position	加性效应 Additive effect	贡献率 R ² (%)	阈值 LOD
2006HRB	CIM	Q-NB-D1b-2	D1b	0.7~4.6	Mark1033332-Mark1028740	2.11	-0.38	0.077	3.0
2006HRB	CIM	Q-NB-L-19	L	13.8~17.1	Mark94729-Mark919661	13.91	0.35	0.066	2.6
2006HRB	CIM	Q-NB-L-19	L	161.6~164	Mark947793-Mark902012	162.61	0.36	0.073	2.9
2013HRB	CIM	Q-NB-F-13	F	59.7~65.6	Mark132546-Mark102995	60.01	-0.40	0.10	4.0
2013HRB	CIM	Q-NB-F-13	F	65.6~81.6	Mark127211-131667	69.51	-0.54	0.18	7.2
2013HRB	CIM	Q-NB-D2-17	D2	133~140.1	Mark1431709-Mark1407275	137.71	-0.37	0.092	4.0
2013HRB	CIM	Q-NB-L-19	L	3.3~13.8	Mark899805-Mark960386	11.11	0.34	0.084	3.6
2014HRB	CIM	Q-NB-D1a-1	D1a	69.7~71.9	Mark588867-Mark615567	70.21	-0.35	0.073	3.0
2014HRB	CIM	Q-NB-C1-4	C1	64.2~66.1	Mark823050-Mark772519	65.01	0.48	0.079	3.3
2014HRB	CIM	Q-NB-F-13	F	68.4~79.5	Mark115289-Mark108865	70.21	-0.37	0.082	3.4
2013HRB	ICIM	Q-NB-D2-17	D2	137.679~138.359	Mark1431709-Mark1407275	138.00	0.30	7.7	2.6
2014HRB	ICIM	Q-NB-D1a-1	D1a	69.603~70.146	Mark586999-Mark588867	70.00	0.43	12.00	4.4
2014HRB	ICIM	Q-NB-L-19	L	29.781~31.88	Mark952510-Mark912241	31.00	-0.52	16.00	5.4

3.3. 大豆分枝数相关候选基因挖掘

基于物理标记的位置主要作用法, 1472 个候选基因筛选大豆的基因注释数据集, 这些基因 *Glyma01g37051*, *Glyma02g05350*, *Glyma02g06830*, *Glyma02g10540*, *Glyma19g07557* 注解为通路 Ko00195, 许多关键的研究表明基因通路上的光合作用片段与大豆分枝数有关[26]; 基因 *Glyma02g09650* 注解为通路 Ko00450, 经推测证明硒化合物会影响大豆分枝数; *Glyma02g03990*, *Glyma02g07940*, *Glyma02g14125*, *Glyma02g14910* 通路 Ko00910, 有研究表明此通路上的氮代谢基因与大豆分枝数有关[27]; *Glyma02g13053* 被注解为通路 Ko04146, 研究证明了过氧化物酶体会影响大豆分枝数[28]。许多候选基因已应用于一些昼夜节律植物上, 基因 *Glyma02g08680*, *Glyma02g14450* 属于通路 Ko04712, 经推测与分枝数相关。基因 *Glyma02g11850*, 经注解为 Glycine max cullin-3A-like mRNA, 表明滞蛋白与分枝数相关; *Glyma02g11540*, *Glyma02g15380*, *Glyma02g15390* 注解是 Glycine max gibberellin 20 oxidase1-like mRNA, 研究证明赤霉素氧化酶与其相关[29]; *Glyma02g10910* 注解是 Glycine max BR01 domain-containing protein BROX-like

mRNA 表明与分枝数相关; *Glyma13g14002* 注解是 *Pyrus X bretschneideri* light-inducible protein CPRF2 mRNA 应用于库尔勒香梨的光诱导蛋白基因经推测与大豆分枝数相关[30]; *Glyma02g12700* 注解是 ribosome biogenesis protein BRX1-like, transcript variant mRNA, 经推测与大豆分枝数相关。

4. 讨论

大豆是主要的经济和粮食作物, 高油且高蛋白, 世界需求量日益增加。目前已经有许多与油分含量和蛋白含量相关的 QTL 被定位出来, 但定位的与大豆分枝数相关的 QTL 数量有限, 对发掘主效带来了困难。

本研究利用亲本大豆品系东农 594 和 Charleston 及其 F_{2:19}~F_{2:21} 的 RIL 群体进行大豆分枝数性状 QTL 位点的分析。在植株收获后, 进行考种调查分枝数。使用 Windows QTL Cartographer V.2.5 采用复合区间作图法(CIM)、IciMapping V3.3 采用完备区间作图法(ICIM)对大豆分枝进行 QTL 初步定位和分析, 结合实验室已有的 5308 个 SNP 标记的精细图谱确定精确的 QTL 位点。提取出 QTL 位点的基因序列, 挖掘出与大豆分枝数相关的候选基因 20 个, 分别为 *Glyma01g37051*, *Glyma02g05350*, *Glyma02g06830*, *Glyma02g10540*, *Glyma19g07557*, *Glyma02g09650*, *Glyma02g03990*, *Glyma02g07940*, *Glyma02g14125*, *Glyma02g14910*, *Glyma02g13053*, *Glyma02g08680*, *Glyma02g14450*, *Glyma02g11850*, *Glyma02g15400*, *Glyma02g12700*, *Glyma13g14002*, *Glyma02g10910*, *Glyma02g15380*, *Glyma02g15390*。并且对挖掘出的各个基因进行了功能和与大豆分枝数有关的性状及特点进行分析。本研究参考之前的学术研究[31], 构建大豆高密度遗传图谱, 将分枝数这种数量性状转变成图谱形式, 便于理解。

本研究成果为大豆高产育种策略的制定提供有利保证, 通过大豆分子标记辅助选择, 筛选出与本实验中挖掘出的大豆分枝数相关的 20 个基因较多的品种进行培养, 从而加快大豆品种的定向选育, 缩短育种时间, 提高育种实效, 使得育成品种可以尽快进入产业化生产, 对未来的大豆分子育种会起到重要的推动作用。

参考文献

- [1] 王志贤. 大豆产量相关性状的遗传与稳定性分析及 QTL 定位研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2008.
- [2] 杨凤娇. 禾本科植物分蘖为茎的分枝研究提供新视角[J]. 热带亚热带植物学报, 2015, 23(2): 218-226.
- [3] Qi, Z.M., Huang, L., Zhu, R.S., Xin, D.W., Liu, C.Y., Han, X., Jiang, H.W., Hong, W.G., Hu, G.H., Zheng, H.K. and Chen, Q.S. (2014) A High-Density Genetic Map for Soybean Based on Specific Length Amplified Fragment Sequencing. *PLOS ONE*, 9, e104871. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104871>
- [4] 宋显君. 基于 SSR 标记的大豆遗传图谱构建与重要农艺性状 QTL 定位[D]: [硕士学位论文]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2007.
- [5] 王珍. 大豆 SSR 遗传图谱构建及重要农艺性状 QTL 分析[D]: [硕士学位论文]. 南宁: 广西大学, 2004.
- [6] 朱晓丽. 大豆遗传图谱构建及在两个群体重要农艺性状的 QTL 定位[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006.
- [7] 杨竹丽, 李贵全. 晋大 52×晋大 57 RIL 群体重要农艺性状的 QTL 定位[J]. 华北农学报, 2010, 25(2): 88-92.
- [8] 程立国. 大豆遗传图谱构建和重要性状的 QTL 定位[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- [9] 蒋春志, 裴翠娟, 荆慧贤, 张孟臣, 王涛, 邸锐, 刘兵强, 闫龙. 大豆品质及农艺性状的 QTL 分析[J]. 华北农学报, 2011, 26(5): 127-130.
- [10] 位艳丽. 大豆农艺和品质性状遗传模型分析与 QTL 定位[D]: [硕士学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2011.
- [11] 黄中文, 赵团结, 喻德跃, 陈受宜, 盖钧镒. 大豆产量有关性状 QTL 的检测[J]. 中国农业科学, 2009, 42(12): 4155-4165.
- [12] Isebrands, J.G. and Nelson, N.D. (1982) Crown Architecture of Short-Rotation, Intensively Cultured Populus II.

- Branch Morphology and Distribution of Leaves within the Crown of Populus “Tristis” as Related to Biomass Production. *Canadian Journal of Forest Research*, **344**, 853-864. <https://doi.org/10.1139/x82-127>
- [13] Kauppi, A., Kiviniitty, M. and Ferm, A. (1988) Growth Habits and Crown Architecture of *Betula pubescens* Ehrh. of Seed and Sprout Origin. *Canadian Journal of Forest Research*, **18**, 1603-1613. <https://doi.org/10.1139/x88-244>
- [14] Mizumachi, E., Mori, A., Osawa, N., Akiyama, R. and Tokuchi, N. (2006) Shoot Development and Extension of *Quercus serrata* Saplings in Response to Insect Damage and Nutrient Conditions. *Annals of Botany*, **98**, 219-226. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl091>
- [15] 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[J]. 中国农业科学, 2007, 40(1): 41-47.
- [16] 周蓉, 王贤智, 陈海峰, 张晓娟, 单志慧, 吴学军, 蔡淑平, 邱德珍, 周新安, 吴江生. 大豆倒伏性及其相相关性状的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2009, 35(1): 57-65.
- [17] 何冉, 关荣霞, 刘章雄, 朱晓丽, 常汝镇, 邱丽娟. 用分离群体中的残余杂合系定位大豆 C1 连锁群的分枝数 qBN-c1-1 位点[J]. 中国农业科学, 2009, 42(4): 1152-1157.
- [18] Sayama, T., Hwang, T.Y., Yamazaki, H., Yamaguchi, N., Komatsu, K., Takahashi, M., Suzuki, C., Miyoshi, T., Tanaka, Y., Xia, Z., Tsubokura, Y., Watanabe, S., Harada, K., Funatsuki, H. and Ishimoto, M. (2010) Mapping and Comparison of Quantitative Trait Loci for Soybean Branching Phenotype in Two Locations. *Breeding Science*, **60**, 380-389. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.60.380>
- [19] Li, W., Zheng, D.H., Van, K., *et al.* (2008) QTL Mapping for Major Agronomic Traits across Two Years in Soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*, **11**, 171-190.
- [20] Nelson, R. (1996) The Inheritance of a Branching Type in Soybean. *Crop Science*, **36**, 1150-1152. <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600050014x>
- [21] Maughan, P.J., Maroof, M.A.S. and Buss, G.R. (1996) Molecular-Marker Analysis of Seed-Weight: Genomic Locations, Gene Action, and Evidence for Orthologous Evolution among Three Legume Species. *Theoretical and Applied Genetics*, **93**, 574-579. <https://doi.org/10.1007/s001220050317>
- [22] Keim, P., Diers, B.W., Olson, T.C. and Shoemaker, R.C. (1990) RFLP Mapping in Soybean: Association between Marker Loci and Variation in Quantitative Traits. *Genetics*, **126**, 735-742. <https://doi.org/10.1093/genetics/126.3.735>
- [23] Orf, J.H., Chase, K., Jarvik, T., Mansur, L.M., Cregan, P.B., Adler, F.R. and Lark, K.G. (1999) Genetics of Soybean Agronomic Traits: I. Comparison of Three Related Recombinant Inbred Populations. *Crop Science*, **39**, 1652-1656. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961652x>
- [24] 王永军, 吴晓雷, 喻德跃, 章元明, 陈受宜, 盖钧镒. 重组自交系群体的检测调整方法及其在大豆 NJRIKY 群体的应用[J]. 作物学报, 2004, 30(5): 413-418.
- [25] 谭冰, 郭勇, 邱丽娟. 大豆全基因组分枝相关基因发掘及与 QTL 共定位[J]. 遗传, 2013, 35(6): 793-804.
- [26] 夏正俊. 大豆光周期反应与生育期基因研究进展[J]. 作物学报, 2013, 39(4): 571-579.
- [27] 许振柱, 周广胜. 植物氮代谢及其环境调节研究进展[J]. 应用生态学报, 2004, 15(3): 511-516.
- [28] 李泽琴, 李静晓, 张根发. 植物抗坏血酸过氧化氢酶的表达调控以及对非生物胁迫的耐受作用[J]. 遗传, 2013, 35(1): 45-54.
- [29] Wannes, V., Hilde, N., Ruben, V., *et al.* (2016) Overexpression of GA20-OXIDASE1 Impacts Plant Height, Biomass Allocation and Saccharification Efficiency in Maize. *Plant Biotechnology Journal*, **14**, 997-1007.
- [30] 王博慧, 孙晓霞, 牛建新. 库尔勒香梨 kfpMYB 及其启动子的克隆和对激素的应答反应[J]. 园艺学报, 2015, 42(8): 1448-1456.
- [31] Paterson, A.H., Lander, E.S., Hewitt, J.D., *et al.* (1988) Resolution of Quantitative Traits into Mendelian Factors by Using a Complete Linkage Map of Restriction Fragment Length Polymorphisms. *Nature*, **335**, 721-726. <https://doi.org/10.1038/335721a0>