

野生大豆 PI342618B 蔓生性 QTL 定位研究

刘莉, 邢光南, 栗旭亮, 许志永, 孔杰杰, 盖钧镒, 赵团结

(南京农业大学 大豆研究所/国家大豆改良中心/农业部大豆生物学与遗传育种重点实验室/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘要:蔓生性(vining growth habit, VGH)是野生大豆茎的生长习性,对其遗传规律的研究有助于全面了解大豆株型及驯化特点。以南农 86-4 × PI342618B 种间杂交衍生的重组自交系群体 NJRINP 的亲本和 286 个家系为材料,利用含 226 个标记的遗传图谱,采用 WinQTLCart 2.5 软件的复合区间作图法对 2013 和 2014 年开花期 (R1) 和成熟期 (R8) 蔓生性数据进行了 QTL 定位分析。结果开花期检测到 4 个蔓生性 QTL, 分别位于 D1a (Chr. 1)、G (Chr. 18) 和 L (Chr. 19) 连锁群,其中 *qVGH-D1a*、*qVGH-G-1* 和 *qVGH-G-2* 两年均能检测到;*qVGH-G-2* 两年的贡献率分别达 14.16% 和 14.18%, 是控制开花期蔓生性的稳定主效 QTL。成熟期蔓生性两年均检测到位于 G 和 L 连锁群上的 *qVGH-G-1* 和 *qVGH-L* 位点,其中 *qVGH-G-1* 在开花期和成熟期的表型贡献率相当,是稳定表现的 QTL;而 *qVGH-L* 由于贡献率大(两年 R^2 分别为 39.11% 和 23.14%), 是控制成熟期蔓生性的主效 QTL,其可能与结荚习性基因相关。促进蔓生性的等位基因均来自野生大豆 PI342618B,但控制开花期和成熟期蔓生性的遗传体系不尽相同。

关键词:野生大豆;蔓生性;QTL 定位;复合区间作图

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

DOI:10.11861/j.issn.1000-9841.2015.06.0933

QTL Mapping for Vining Growth Habit of a Wild Soybean Accession PI342618B

LIU Li, XING Guang-nan, LI Xu-liang, XU Zhi-yong, KONG Jie-jie, GAI Jun-yi, ZHAO Tuan-jie

(Soybean Research Institute, Nanjing Agricultural University/National Center for Soybean Improvement/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Soybean, Ministry of Agriculture/National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095, China)

Abstract: Vining growth habit is the basic characteristics of annual wild soybean. In the present study, 286 lines of a recombinant inbred line population (NJRINP) derived from the cross between Nannong 86-4 and PI342618B were used to conduct field experiments. Vining growth habit was investigated at beginning flowering (R1) and full maturity stage (R8) in 2013 and 2014, respectively. The composite interval mapping (CIM) of the software WinQTLCart 2.5 was used to map QTL with a genetic linkage map of 226 markers. The linkage group D1a (Chromosome 1), G (Chr. 18) and L (Chr. 19) were found to be related with vining growth habit at R1 stage. The QTL *qVGH-D1a*, *qVGH-G-1* and *qVGH-G-2* was detected during the two years, the QTL *qVGH-G-2*, which accounted for 14.16% and 14.18% of phenotypic variation, was the major QTL controlling vining growth habit at R1 stage. Two loci *qVGH-G-1* and *qVGH-L* were found for vining growth habit at R8 stage. The *qVGH-G-1* on linkage group G had similar contribution of phenotypic variation at both R1 and R8 stages, indicating that the locus was a stable one at whole growth period. The *qVGH-L* on Linkage group L accounted for 39.11% and 23.14% of phenotypic variation in two years respectively, was considered to be a major QTL controlling vining growth habit at R8 stage. It might be related to determinate habit gene *Dt1* according to its physical position on the chromosome. All positive alleles of vining growth habit are from PI342618B. However, the genetic system of vining growth habit at R1 stage is different from that at R8 stage.

Keywords: *Glycine soja*; Vining growth habit; QTL mapping; Composite interval mapping

一年生野生大豆是栽培大豆的祖先种,两者杂交一般不存在生殖障碍。野生大豆具有丰富的遗传多样性,特别是在耐逆性、优质、多荚多粒等性状上蕴含的优异基因资源可供大豆育种利用。将野生种中有价值的性状快速渗入到栽培种中是豆类作物育种研究的重要目标^[1]。野生大豆的蔓生、荚易裂、种子泥膜等是大豆杂交育种需要克服的不良

性状,也是研究大豆驯化的重要指示性状。蔓生性是野生大豆适应野生环境的重要特性,可通过茎缠绕伸长使植株附着在支撑物上以利于占据有利空间,一般从苗期开始就表现爬蔓缠绕现象。大豆蔓生性是不易度量的数量性状,一般采用分级指标在成熟期进行调查^[2],也有通过缠绕特性进行调查^[3]。盖钧镒等^[2]进行种间杂种与栽培种回交试

收稿日期:2015-03-19

基金项目:国家高技术研究发展计划(“863 计划”)(2012AA101106);国家自然科学基金(31271750);国家公益性行业(农业)科研专项经费项目(201203026-4);长江学者和创新团队发展计划(PCSIRT13073);江苏省现代作物生产协同创新中心项目(JCIC-MCP)。

第一作者简介:刘莉(1989-),女,硕士,主要从事大豆分子育种研究。E-mail: liuli2883@126.com。

通讯作者:赵团结(1969-),男,教授,博导,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: tjzhao@njau.edu.cn。

盖钧镒(1936-),男,教授,博导,主要从事大豆遗传育种和数量遗传研究。E-mail: sri@njau.edu.cn。

验发现野生大豆蔓生性表现显性, F_2 蔓生、半蔓生和直立 3 种分离类型可以区分, 用栽培亲本回交 2 代后不再出现蔓生型植株, 表明蔓生性可能受少数基因位点控制。张国栋等^[4]发现种间杂交 F_2 表现蔓生到直立的连续变化, 是一个数量性状。群体中蔓生性多少主要取决于亲本蔓生性的强弱。选用合适的栽培大豆亲本, 通过回交方法可以有效改良野生大豆蔓生性, 目前已建立相对成熟的育种技术体系^[5-7]。不少学者致力于大豆蔓生性相关性状的定位研究, 刘宝辉等^[3]利用 1 个种间杂交群体定位到 2 个控制成熟期时缠绕习性的 QTL 位点 *qTH-G* 和 *qTH-D1b*。还曾报道有受双隐性基因控制的蔓生倒伏类型, 其可能受不同于野生大豆蔓生性的基因控制^[8]。栽培大豆地方品种中也存在一些蔓生类型, 一般归为原始栽培类型, 但相关研究较少。

大豆生产中, 倒伏现象可能会导致植株蔓生, 二者存在一定相关性。在田间荫蔽环境下, 不耐荫大豆会出现节间过度伸长、变细乃至蔓生现象, 倒伏率增加, 不同品种间也存在显著差异^[9-10]。可见蔓生性研究有助于大豆株型改良及大豆驯化等基础与应用研究。本研究拟对 1 个有限结荚习性栽培大豆与来自俄罗斯的典型野生大豆 PI342618B 杂交衍生的 RIL 群体蔓生性 QTL 进行定位, 了解不同生育时期该性状的遗传基础, 为深入研究蔓生性形成规律提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

以栽培大豆南农 86-4 为母本, 野生大豆 PI342618B 为父本, 构建了包含 286 个家系的重组自交系群体 NJRINP, $F_{2,7}$ 代选株建系, F_9 和 F_{10} 代用于本试验。南农 86-4 是由南方夏大豆骨干亲本南农 1138-2 自然变异选择育种而成, 有限结荚、直立抗倒, 具有高产、稳产和适应性广等特点; PI342618B 是俄罗斯野生大豆, 表现蔓生特性。

1.2 试验设计

供试材料分别于 2013 年 6 月 25 日和 2014 年 6 月 27 日在南京农业大学江浦农学试验站种植, 穴播 (1.0 m × 0.8 m), 随机区组设计, 3 次重复。

在大豆开花期 (R1 ~ R2) 和成熟期 (R8) 对主茎蔓生性进行调查, 参照《大豆种质资源描述规范和数据标准》中生育习性划分标准^[11]及前人对野生大豆茎生长形态的描述^[12]分为 4 级。调查指标为: 1 级为直立型, 植株生长健壮, 主茎的 4/5 以上直立向上, 亲本南农 86-4 为典型的 1 级, 2 级为半直立型,

下部主茎 3/5 以上直立, 上部稍细, 略呈波状弯曲蔓延, 但不缠绕, 3 级为半蔓生型, 1/5 以上的下部主茎直立, 中上部细长爬蔓, 部分缠绕, 4 级为蔓生型, 茎秆柔软不直立, 顺依靠物蔓延, 或相互缠绕在一起, 野生大豆亲本 PI342618B 为典型的 4 级。

1.3 QTL 定位方法

所用遗传图谱由南京农业大学国家大豆改良中心构建^[13], 该图谱共有 226 个标记, 其中包括 42 个 SSR 标记、183 个 PAV 标记和 1 个花色形态标记。SSR 标记来自 SoyBase 网站 (<http://soybase.org/>), PAV 标记引物等信息参照 Wang 等^[14]研究结果。图谱覆盖 1 686.1 cM, 标记间平均距离为 7.5 cM。

利用 WinQTLCart 2.5 软件的复合区间作图法 (CIM) 对两年不同生育阶段的蔓生性进行 QTL 定位, 采用排列组合 1 000 次的方法确定 LOD 阈值, 显著水平 0.05, 当实际测得的 LOD 值大于 LOD 阈值时, 认为该区段存在 1 个 QTL。其置信区间为 LOD 峰值向下 1 个 LOD 值单位的区间, 若置信区间相互重叠, 认为是同一 QTL, 统一命名^[15-16]。

2 结果与分析

2.1 亲本与 RIL 群体蔓生性的表现

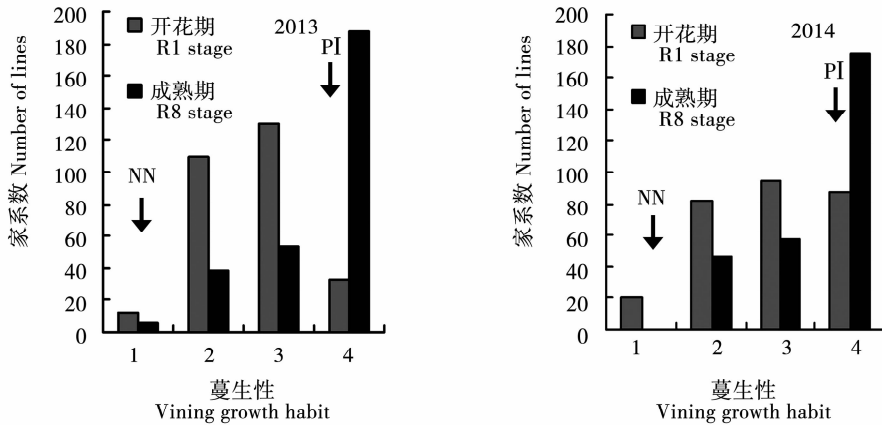
从表 1 可见, 不论开花期还是成熟期的蔓生性, 父本 PI342618B 均表现 4 级蔓生, 而母本南农 86-4 均表现 1 级直立型, 亲本间差别非常明显并且稳定表现。方差分析表明重组自交系群体家系间的蔓生性存在极显著差异, 不同生育时期和年份间也表现极显著差异。开花期蔓生性的平均值接近中亲值, 成熟期则偏向父本 PI342618B。开花期蔓生性的平均值小于成熟期的蔓生性平均值。开花期和成熟期蔓生性的变幅均较大, 2013 年开花期家系蔓生性等级最高为 3.7, 未出现平均等级 4 级的材料, 可能与当年植株前期生长相对较差有关; 2014 成熟期的蔓生性则没有 1 级直立类型, 也是和该群体前期生长较好有关。NJRINP 重组自交系群体蔓生性的遗传变异系数相对较大, 广义遗传率除 2013 年开花期估计值偏低 (46.3%), 其他均在 70% 左右。

从图 1 可见, NJRINP 群体开花期蔓生性次数分布较均匀, 而成熟期时的蔓生性却是 4 级居多, 群体的性状表现偏向于父本 PI342618B, 说明群体中的蔓生程度在成熟期时会增加。2 年的趋势一致, 重复性好。对 2013 年成熟期株高与蔓生性的相关性分析表明两者呈正相关, 相关系数为 0.782, 即随着植株生长, 株高越来越高, 蔓生性也越明显。

表 1 亲本和 NJRINP 群体蔓生性的分布

Table 1 Distribution of vining growth habit in parents and NJRINP population

性状 Traits	年份 Year	亲本 Parents		重组自交系 RIL population			
		南农 86-4 Nannong 86-4	PI342618B	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	遗传变异 系数 GCV	变幅 Range	遗传率 h ² /%
始花期蔓生性 VGH-R1	2013	1.0	4.0	2.33 ± 0.69	0.239	1.0 ~ 3.7	46.3
VGH-R1	2014	1.0	4.0	2.58 ± 0.85	0.334	1.0 ~ 4.0	69.8
完熟期蔓生性 VGH-R8	2013	1.0	4.0	3.32 ± 0.92	0.241	1.0 ~ 4.0	74.4
VGH-R8	2014	1.0	4.0	3.27 ± 0.81	0.227	1.3 ~ 4.0	69.2



箭头标的是亲本均值所在位置:NN 为南农 86-4;PI 为 PI342618B。

The arrows indicate the location of means of parents; NN is Nannong 86-4; PI is PI342618B.

图 1 蔓生性在 NJRINP 群体中的分布

Fig. 1 Distribution of vining growth habit in NJRINP population

2.2 开花期蔓生性的 QTL 定位

两年的开花期蔓生性分别检测到 3 和 4 个 QTL, 两年均检测到 D1a (Chr. 1) 和 G (Chr. 18) 连锁群上的 3 个 QTL 位点(表 2)。两年均检测到 *qVGH-D1a* 位点, 在标记 Gm01PAV0849 ~ Gm01PAV0982 (表 2、图 2), LOD 值分别为 4.79 和 3.22, 比较稳定, 但贡献率不高, 分别为 8.74% 和 4.28%。G 连锁群 (Chr. 18) 上的位点 *qVGH-G-1* 和 *qVGH-G-2*, 标记区间分别为 Gm18PAV0189 ~ Gm18PAV0247 和 Gm18PAV0247 ~ Gm18PAV0397。其中 *qVGH-G-1* 位点两年的 LOD 值分别为 3.26 和 9, 而 *qVGH-G-2* 的 LOD 值分别高达 8 和 8.43, 贡献率分别高达 14.16% 和 14.18%, 认为 *qVGH-G-2* 位点是控制开花期蔓生性的稳定主效 QTL。*qVGH-L* 只在 2014 年检测到, 这可能是由于 QTL 与环境互作造成的, 还需另外的试验来验证。

2.3 成熟期蔓生性的 QTL 定位

两年的成熟期蔓生性各检测到 2 个 QTL, 且均为 G (Chr. 18) 和 L (Chr. 19) 连锁群上的位点 *qVGH-G-1* 和 *qVGH-L* (表 2、图 2), 其中 *qVGH-G-1* 位点两年的 LOD 值分别为 7.31 和 8.24, 贡献率与开花期时的基本持平, 是稳定的 QTL, 说明该位点不论在开花期还是成熟期其贡献没有大幅度的变化。位于 L 连锁群 (Chr. 19) 的 *qVGH-L*, 在标记 Gm19PAV0900 ~

Gm19PAV0979, LOD 值分别高达 26.05 和 14.99, 贡献率分别高达 39.11% 和 23.14%, 远远高于位点 *qVGH-G-1*, 认为其是控制成熟期蔓生性的稳定主效 QTL。

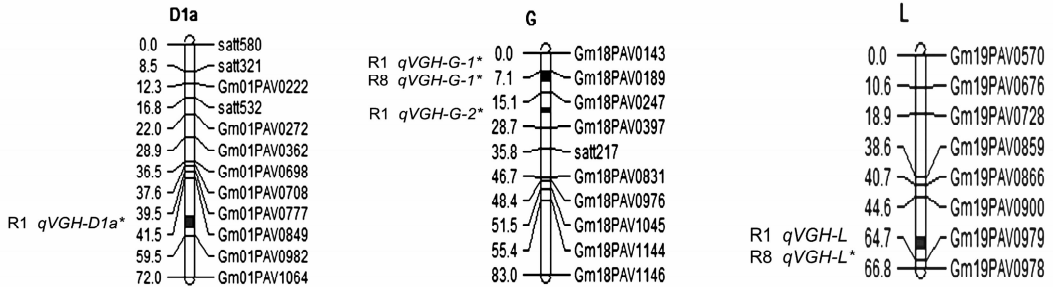
2.4 开花期和成熟期蔓生性 QTL 的比较

这两个性状实质上是同一个性状在不同生育阶段的表现形式, 由表 2 可知, 两年均检测到的开花期蔓生性 QTL 有 3 个, 分别是 *qVGH-D1a*、*qVGH-G-1* 和 *qVGH-G-2*, 两年均检测到的成熟期蔓生性 QTL 有 2 个, 分别是 *qVGH-G-1* 和 *qVGH-L*。*qVGH-G-1* 位点不论是开花期还是成熟期均在两年定位到, 而且两个生育时期的贡献率基本持平, 说明该位点对蔓生性的贡献稳定, 不受生育阶段的影响。*qVGH-D1a* 位点是控制开花期蔓生性的稳定 QTL, 两年均检测到, 但贡献率远远低于 *qVGH-G-2* 位点(两年的贡献率分别高达 14.16% 和 14.18%), 而开花期蔓生性定位结果中 *qVGH-L* 位点只在 2014 年检测到, 且 LOD 值不高, 只有 4.95, 所以认为 *qVGH-G-2* 更有可能是控制开花期蔓生性的主效 QTL。成熟期蔓生性的 2 个 QTL 位点中, *qVGH-L* 位点的贡献和加性效应都远远大于 *qVGH-G-1* 位点, 所以认为 *qVGH-L* 是控制成熟期蔓生性的主效 QTL。发掘控制不同生育阶段蔓生性的不同基因, 值得更深一步的研究。

表2 大豆蔓生性的 QTL 及遗传参数估算

Table 2 QTL for soybean vining growth habit and their genetic parameters estimated

性状 Trait	年份 Year	位点-连锁群 QTL-LG	位置 Position /cM	标记区间 Marker interval	物理位置 Position/Mb	LOD 值 LOD value	加性效应 Addictive effect	贡献率 Variance explained/%
VGH- R1	2013	<i>qVGH-D1a</i>	53.5	Gm01PAV0849 ~ Gm01PAV0982	44.2 ~ 49.1	4.79	-0.21	8.74
		<i>qVGH-G-1</i>	9.1	Gm18PAV0189 ~ Gm18PAV0247	3.3 ~ 4.5	3.26	-0.17	4.75
		<i>qVGH-G-2</i>	23.1	Gm18PAV0247 ~ Gm18PAV0397	4.46 ~ 7.1	8.00	-0.27	14.16
	2014	<i>qVGH-D1a</i>	57.5	Gm01PAV0849 ~ Gm01PAV0982	44.2 ~ 49.1	3.22	-0.19	4.28
		<i>qVGH-G-1</i>	11.1	Gm18PAV0189 ~ Gm18PAV0247	3.3 ~ 4.5	9.00	-0.33	12.74
		<i>qVGH-G-2</i>	21.1	Gm18PAV0247 ~ Gm18PAV0397	4.5 ~ 7.1	8.43	-0.35	14.18
VGH- R8	2013	<i>qVGH-L</i>	57.6	Gm19PAV0900 ~ Gm19PAV0979	41.9 ~ 44.2	4.95	-0.29	9.02
		<i>qVGH-G-1</i>	7.0	Gm18PAV0143 ~ Gm18PAV0189	2.42 ~ 3.3	7.31	-0.24	6.85
	2014	<i>qVGH-L</i>	60.6	Gm19PAV0900 ~ Gm19PAV0979	41.9 ~ 44.2	26.05	-0.56	39.11
		<i>qVGH-G-1</i>	9.1	Gm18PAV0189 ~ Gm18PAV0247	3.3 ~ 4.5	8.24	-0.27	10.41
		<i>qVGH-L</i>	61.6	Gm19PAV0900 ~ Gm19PAV0979	41.9 ~ 44.2	14.99	-0.41	23.14



* 代表 2013 年和 2014 年均检测到该位点,黑色的长度代表置信区间。

* indicate the QTL was identified in two years. The length of the black bar represents the confidence interval of the QTL.

图2 蔓生性 QTL 在连锁群上的分布

Fig. 2 Linkage map showing the locations of QTL for vining growth habit

3 结论与讨论

蔓生性是野生大豆、菜豆等豆科植物的基本特性,主要表现为茎秆细弱,顺延支撑物缠绕向上生长,或者相互缠绕在一起,对其遗传规律的研究不多。Tatiana 等^[17]根据孟德尔分离比和连锁定位结果,发现菜豆蔓生性是由 2 个位点共同控制。刘宝辉等^[3]发现了大豆成熟期缠绕习性的 2 个 QTL 位点 *qTH-G* 和 *qTH-D1b*, *qTH-G* 位点的表型贡献率比较大,而 *qTH-D1b* 对缠绕习性贡献略小;同时还检测到另 2 个可能的 QTL 位点 *qTH-D1a*、*qTH-L* (LOD 值 > 2.5)。本研究在 G 连锁群 (Chr. 18) 上定位到 *qVGH-G-1* 位点,其物理位置在 3.3 ~ 4.46 Mb,其与缠绕习性 *qTH-G* 位点 (Satt235 标记附近,物理位置约为 4.8 Mb) 位置相对一致^[3],即二者可能是同一位点。研究表明大豆茎生长习性与结荚习性有关,株高、茎粗等相关性状 QTL 定位研究都检测到了 *Dt1* 位点,目前该基因已被克隆^[18-19]。本文发现的

位于 L 连锁群 (Chr. 19) 上的 *qVGH-L* (物理位置在 41.9 ~ 44.2 Mb 的范围) 可能是结荚习性位点 *Dt1* (物理位置大约在 44 Mb)。与刘宝辉等^[3]研究相比,本研究只发现 1 个共同的位点,这可能是由于环境、群体不同而导致结果存在差异。

NJRINP 群体开花期和成熟期蔓生性 QTL 定位不尽相同,开花期发现 4 个位点 (表 2),成熟期只有其中的 2 个 *qVGH-G-1* 和 *qVGH-L*,表明开花期蔓生性更复杂。*qVGH-D1a* 和 *qVGH-G-2* 位点在开花期均能检测到,而成熟期都未定位到,是控制开花期蔓生性的特异位点。其中 *qVGH-G-2* 两年的表型贡献率都大于 10%,是主效 QTL 位点。对不同生育时期蔓生性研究,可深入了解大豆茎生长习性的遗传调控机制。

栽培大豆一般表现茎直立生长习性,而野生大豆的茎形态表现蔓生型^[20]。野生大豆蔓生性是反映大豆驯化的指示性状之一,深入研究这些性状将有助于揭示栽培大豆起源与演变规律^[21]。另一方面,蔓生性等不利于野生大豆用于栽培大豆遗传性

状的改良^[22],在导入野生大豆高蛋白、多花多荚、耐逆性等优良特性的同时,必须提高所选后代的直立抗倒性。本研究所得到的 QTL 为发掘驯化相关性状基因奠定了基础,也为大豆种质分子鉴定提供有用信息。

参考文献

- [1] Andargie M, Pasquet R S, Gowda B S, et al. Construction of a SSR-based genetic map and identification of QTL for domestication traits using recombinant inbred lines from a cross between wild and cultivated cowpea (*V. unguiculata* (L.) Walp.) [J]. *Molecular Breeding*, 2011, 28(3): 413-420.
- [2] 盖钧镒, Walter R F, Reid G P. 大豆栽培种和野生种回交计划的四个世代中一些农艺性状的遗传表现 [J]. *遗传学报*, 1982, 9(1): 44-56. (Gai J Y, Walter R F, Reid G P. Genetic performance of some agronomic characters in four generations of a backcrossing program involving *Glycine max* and *Glycine soja* [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 1982, 9(1): 44-56.)
- [3] Liu B H, Fujita T, Yan Z H, et al. QTL mapping of domestication-related traits in soybean (*Glycine max*) [J]. *Annals of Botany*, 2007, 100: 1027-1038.
- [4] 张国栋, 王金陵, 孟庆喜. 大豆种子泥膜, 蔓生性和种皮色的遗传及其与蛋白质含量的关系 [J]. *大豆科学*, 1989, 8(4): 315-321. (Zhang G D, Wang J L, Meng Q X. The inheritance of vining growth habit, seed coat color and bloom on seed coat and their relationship with seed protein contents in soybeans [J]. *Soybean Science*, 1989, 8(4): 315-321.)
- [5] 王金陵, 孟庆喜, 杨庆凯, 等. 回交对克服栽培大豆与野生和半野生大豆杂交代蔓生倒伏性的效应 [J]. *大豆科学*, 1986, 5(3): 181-187. (Wang J L, Meng Q X, Yang Q K, et al. Effect of backcrossing on overcoming viny and lodging habit of cultivated × wild and cultivated × semi-wild crosses [J]. *Soybean Science*, 1986, 5(3): 181-187.)
- [6] 杨光宇, 郑惠玉, 韩春风, 等. 克服大豆种间杂种蔓生, 小粒等不良性状技术的初步研究 [J]. *大豆科学*, 1993, 12(4): 275-282. (Yang G Y, Zhen H Y, Han C F, et al. A preliminary study on overcoming viny and small size seed habit of soybean interspecific hybrids [J]. *Soybean Science*, 1993, 12(4): 275-282.)
- [7] 杨光宇, 王洋, 马晓萍, 等. 野生大豆种质资源评价与利用研究进展 [J]. *吉林农业科学*, 2005, 30(2): 61-63. (Yang G Y, Wang Y, Ma X P, et al. Research advances in the evaluation and utilization of soybean (*Glycine soja*) [J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2005, 30(2): 61-63.)
- [8] 彭玉华, 梅德圣, 杨国保, 等. 栽培大豆中的双隐性蔓生倒伏现象 [J]. *大豆科学*, 1999, 18(1): 6-9. (Peng Y H, Mei D S, Yang G B, et al. Double recessive loci controlled viny and lodging habit in cultivated soybean [J]. *Soybean Science*, 1999, 18(1): 6-9.)
- [9] 刘卫国, 蒋涛, 余跃辉, 等. 大豆苗期茎秆对荫蔽胁迫响应的生理机制初探 [J]. *中国油料作物学报*, 2011, 33(2): 141-146. (Liu W G, Jiang T, She Y H, et al. Preliminary study on physiological response mechanism of soybean (*Glycine max*) stem to shade stress at seedling stage [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Science*, 2011, 33(2): 141-146.)
- [10] Liu W, Zou J, Zhang J, et al. Evaluation of soybean (*Glycine max*) stem vining in maize-soybean relay strip intercropping system [J]. *Plant Production Science*, 2015, 18(1): 69-75.
- [11] 邱丽娟, 常汝镇. 大豆种质资源描述规范和数据标准 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006. (Qiu L J, Chang R Z. Descriptors and data standard for soybean (*Glycine spp.*) [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006.)
- [12] 王克晶, 李向华. 中国野生大豆 (*Glycine soja*) 遗传资源主要形态, 遗传变异和结构 [J]. *植物遗传资源学报*, 2012, 13(6): 917-928. (Wang K J, Li X H. Morphological types, genetic variation and structure in Chinese wild soybean (*Glycine soja*) genetic resources [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2012, 13(6): 917-928.)
- [13] 栗旭亮. 栽培 × 野生大豆重组自交系群体 NJRINP 遗传图谱构建及驯化相关性状 QTL 定位研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2012. (Li X L. Genetic map construction and QTL mapping of domestication-related traits in a RIL population (NJRINP) of cultivated × wild soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012.)
- [14] Wang Y F, Lu J J, Chen S Y, et al. Exploration of presence/absence variation and corresponding polymorphic markers in soybean genome [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2014, 56(10): 1009-1019.
- [15] 姜树坤, 张凤鸣, 白良明, 等. 水稻移栽后新生根系相关性状的 QTL 分析 [J]. *中国水稻科学*, 2014, 28(6): 598-604. (Jiang S K, Zhang F M, Bai L M, et al. QTL analysis on new root traits after rice transplanting [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2014, 28(6): 598-604.)
- [16] 邢光南, 周斌, 赵团结, 等. 大豆抗筛豆龟螨 *Megacota cribraria* (Fabricius) 的 QTL 分析 [J]. *作物学报*, 2008, 34(3): 361-368. (Xing G N, Zhou B, Zhao T J, et al. Mapping QTLs of resistance to *Megacota cribraria* (Fabricius) in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(3): 361-368.)
- [17] Tatiana D C, Paula R O, Danilo A S, et al. Inheritance of growth habit detected by genetic linkage analysis using microsatellites in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. *Molecular Breeding*, 2011, 27: 549-560.
- [18] Lee S H, Bailey M A, Mian M A R, et al. Identification of quantitative trait loci for plant height, lodging, and maturity in a soybean population segregating for growth habit [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92(5): 516-523.
- [19] Liu B H, Watanabe S, Uchiyama T, et al. The soybean stem growth habit gene *Dt1* is an ortholog of *Arabidopsis TERMINAL FLOWER1* [J]. *Plant Physiology*, 2010, 153: 198-210.
- [20] Vu D T, Baek K H, Tuan N L, et al. Characterizing morphological traits and estimating genetic relationship for intermediate soybean collected from South Korea [J]. *Plant Breeding*, 2013, 132(3): 324-329.
- [21] Li Y H, Reif J C, Jackson S A, et al. Detecting SNPs underlying domestication-related traits in soybean [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 251.
- [22] Ma Y S, Wang W H, Wang L X, et al. Genetic diversity of soybean and the establishment of a core collection focused on resistance to soybean cyst nematode [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(6): 722-731.