

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2013.00793

# 大豆全基因组分枝相关基因发掘及与 QTL 共定位

谭冰<sup>1,2</sup>, 郭勇<sup>2</sup>, 邱丽娟<sup>2</sup>

1. 东北农业大学大豆研究所, 哈尔滨 150030;
2. 中国农业科学院作物科学研究所, 国家农作物基因资源与遗传改良重大科学工程, 北京 100081

**摘要:** 大豆(*Glycine max*)分枝在个体和群体水平上均与大豆产量关系密切, 因此大豆分枝相关基因的发掘及利用对大豆高产分子育种具有重要意义。文章通过 GO(Gene ontology)分类和文献检索共获得植物分枝发育相关基因 183 个。基于序列相似和结构域相同的原则, 从大豆基因组中发掘出大豆分枝相关的候选基因 406 个。通过收集已发表的大豆分枝相关 QTL, 利用 BioMercator2.1 软件, 将符合映射条件的 35 个 QTL 映射到公共图谱的 12 个染色体。通过共定位分析发现, 在 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。本文发掘的分枝发育相关基因信息为大豆分枝相关 QTL 的精细定位和克隆以及大豆分枝发育的分子生物学基础研究提供了参考。

**关键词:** 大豆; 分枝; 基因; QTL; 共定位

## Whole genome discovery of genes related to branching and co-localization with QTLs in soybean

TAN Bing<sup>1,2</sup>, GUO Yong<sup>2</sup>, QIU Li-Juan<sup>2</sup>

1. Soybean Research Institute, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China;
2. The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement (NFCRI), Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

**Abstract:** Branch number of soybean is one of agronomic traits that closely related with yield in both individual and population levels; therefore, discovering genes related to branching is important for molecular breeding in soybean. In this study, 183 genes related to plant branch development had been collected through GO classification and literatures. Based on the principle of similar sequences and conserved domains, 406 genes possibly related to branching had been identified at the whole genome level in soybean. On the other hand, integration of published QTLs related to branching was carried out using BioMercator2.1, and a total of 35 QTLs was located on 12 chromosomes. Co-localization analysis of QTLs and genes related to branching suggested that 57 genes were located in 20 intergrated QTL regions. These results provided useful in-

收稿日期: 2012-11-14; 修回日期: 2012-12-17

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(编号: 2012AA101106)和国家自然科学基金项目(编号: 30490251)资助

作者简介: 谭冰, 硕士研究生, 专业方向: 大豆基因资源发掘与利用。Tel: 010-82105836; E-mail: tanbing321@126.com ;

郭勇, 博士, 研究方向: 大豆基因发掘与利用。E-mail: guoyongbj@gmail.com

谭冰和郭勇同为第一作者。

通讯作者: 邱丽娟, 博士, 研究员, 研究方向: 大豆基因资源发掘与利用。E-mail: qiulijuan@caas.cn; qiu\_lijuan@263.net

网络出版时间: 2013-4-10 17:12:24

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20130410.1712.004.html>

formation for fine mapping of QTLs related to branching and molecular biology study of branch development in soybean.

**Keywords:** soybean; branches; genes; QTL; co-localization

大豆(*Glycine max*)是中国主要的粮油和经济作物之一,是人类植物蛋白和植物油的主要来源<sup>[1]</sup>。在大豆的产量相关性状中,分枝性状占有重要地位。分枝数既影响结实,同时也影响群体通风透光状况,进而影响植株对光能的利用<sup>[2]</sup>。分枝性状包括分枝的多少、分枝的长短、分枝与主茎的夹角等。大豆高产株型与分枝性状密切相关,苗以农<sup>[3]</sup>提出高产株型应具有不分枝或少分枝,不倒伏的特点;梁振富等<sup>[4]</sup>针对不同的分枝性状设计了 3 种类型的高产株型:即植株高大、多分枝(5 个以上)的稀植型和中矮秆、少分枝(1~2 个)的密植型,另一种株型考虑单株和群体两方面的增产潜力,分枝数中等(2~3 个)。不同地区的生态环境对大豆分枝数的要求也有所不同,例如在黑龙江<sup>[5]</sup>、辽宁<sup>[6]</sup>等东北春大豆区大豆的理想株型应为节数多、分枝少而短的类型;河南等黄淮海夏大豆区审定品种的平均分枝数为 3.35 个,属分枝中等类型<sup>[7]</sup>;热带亚热带夏大豆区植株较矮,有效分枝数较多<sup>[8]</sup>。因此,鉴定与大豆分枝相关的基因并在育种中加以利用,对培育分枝性状不同以适应不同生态区种植的高产品种具有重要的理论意义和实践价值。

大豆分枝性状属于多基因控制的数量性状。由于分枝性状的复杂性,目前关于大豆分枝性状定位研究相对较少,多为在单一环境条件下定位的 QTL,而不同环境及不同群体中表达稳定的 QTL 尚未见报道<sup>[9]</sup>。同时,所定位的大豆分枝相关 QTL 的遗传贡献率普遍较低,贡献率超过 20%的位点仅有几个。包括在 A1 连锁群上定位了贡献率为 50.9%的 QTL<sup>[10]</sup>;在 C1 连锁群上定位可解释 23.44%遗传变异的 QTL<sup>[11]</sup>;在 I 和 L 连锁群上各检测到 1 个可解释 20.9%和 22.1%的位点<sup>[12]</sup>。目前这些 QTL 定位的区间普遍较大,使图位克隆相关基因存在一定的难度。大豆全基因组测序的完成为利用基因同源性发掘基因奠定了基础<sup>[13]</sup>。目前同源基因克隆主要有两种策略:一种是基于基因在物种间的同源性,在已知基因功能相对清晰的情况下研究其他物种中同源

基因的功能。如番茄(*Solanum lycopersicum*)*Ls*<sup>[14]</sup>、水稻(*Oryza sativa*)*MOCI*<sup>[15]</sup>、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*LAS*<sup>[16]</sup>等基因的功能研究。另外一种策略是基于基因内部存在的保守序列,设计引物,通过 PCR 扩增获得全长候选基因。例如抗病基因 NBS 类抗病同源基因的克隆<sup>[17]</sup>以及在多种物种中克隆出的 R 基因类似物(RGA)<sup>[18]</sup>等。这些研究结果为通过同源基因克隆的方法对大豆中调控分枝发育相关基因的克隆及其功能研究提供了参考。

植物分枝发育始于胚后发育时期侧生分生组织(Axillary meristem, AM)的发育,侧生分生组织在一定的条件下形成腋芽,继续发育形成侧枝<sup>[19]</sup>。植物分枝发育的整个过程包括叶腋特性的建立,叶腋分生组织的起始、形成,腋芽原基的形成以及腋芽的出现等多个过程。目前在模式植物拟南芥中对参与这些过程的基因研究相对比较清楚,在多种作物中也克隆了一些与分枝相关的基因,如水稻 *LAX* 基因<sup>[20]</sup>、玉米(*Zea mays*)*TB1* 基因<sup>[21]</sup>等。基于已有的研究成果,多个生物过程的数据库也对植物分枝发育过程进行了汇总,包括 GO(Gene ontology)分类的数据库。GO 数据库是生物学统一化的工具<sup>[22]</sup>,包括 3 个独立的体系(Ontology):分子功能(Molecular function)、细胞组分(Cellular component)和生物过程(Biological process),这 3 个体系下面又细分构成一个树型图。通过 GO 数据库的查询,可以快速找到不同物种中参与同一生物途径中的基因及其功能,从而为其他物种基因功能研究提供了信息和借鉴的模式。

植物分枝相关基因的研究目前多集中在拟南芥<sup>[16]</sup>、水稻<sup>[20]</sup>、番茄<sup>[14]</sup>、玉米<sup>[21]</sup>等植物中,大豆尚未有分枝相关基因研究的报道。本研究采用正向遗传学和反向遗传学相结合的方法对大豆分枝发育相关基因进行全基因组水平上的发掘。利用 GO 数据库和文献检索得到植物分枝发育相关基因的信息,通过在大豆基因组中进行比对分析,在全基因组范围内发掘大豆分枝相关的基因,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, 为大豆分枝发育相关基因的功能研究及功能标记开发提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物分枝相关基因信息收集

在 GO 数据库(<http://www.geneontology.org/>)中通过 ID 号 0009933 查询生物过程“Meristem structural organization”子树, 再将直接注释到 GO 的功能节点的基因扩展注释到它们的祖先节点“System development”和“Children of meristem structural organization”而形成广义注释。在“System development”的基因注释中找到“Shoot system development”节点, 在其基因注释信息中找到“Shoot development”节点获得相关的基因。同时从相关文献中查找与植物分枝发育相关的基因, 与 GO 分类获得的基因进行汇总, 去除重复基因, 分别查询了各基因的序列信息及生物学功能。

### 1.2 大豆基因组中分枝相关同源基因的检索

利用植物分枝相关基因的氨基酸序列, 通过 Blastp 程序在大豆基因组学数据库 Phytozome (<http://www.phytozome.net/soybean>)中检索同源基因, 设定的阈值为  $E\text{-value} < 1e-50$ ,  $score \geq 200$ ,  $sequence\ identity \geq 30\%$ , 成功匹配的序列要满足序列长度的差异不超过 80 个氨基酸, 并且通过 NCBI 中的保守结构域检索(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>)找到其保守域, 并与原序列的保守域进行比较, 若保守域一致, 即确定为大豆中分枝相关基因的同源基因, 并在染色体上进行定位。

### 1.3 大豆分枝相关 QTL 的收集与映射

从现有文献中收集获得大豆分枝相关 QTL 信息, 包括作图群体、群体类型、群体大小、标记数目、分析方法、QTL 个数等。根据收集到的 QTL 原始定位的信息, 将 QTL 定位的原始图谱和公共图谱 Soymap2<sup>[23]</sup>进行比对。根据原始图谱中的标记信息, 舍弃在公共图谱中不存在的标记, 不属于同一连锁群的标记及没有提供贡献率、位置和未找到原始图谱以及与公共图谱顺序不一致且置信区间过大的 QTL。利用 BioMercator2.1 软件的 Projection 功能将每张原始图谱分别映射到公共图谱上, 构建一张大

豆分枝相关 QTL “一致性图谱”。

### 1.4 大豆分枝相关基因与 QTL 的共定位分析

根据 QTL 整合区间侧翼标记的引物序列, 通过 Blastp 程序在大豆基因组序列数据库 Soybase ([http://soybeanbreederstoolbox.org/search/search\\_results.php?search\\_term=\\*&category=LocusName&alpha\\_num=S](http://soybeanbreederstoolbox.org/search/search_results.php?search_term=*&category=LocusName&alpha_num=S) 及 <http://soybase.org/gb2/gbrowse/gmax1.01/>)中进行比对, 得到两侧引物在染色体上的物理位置和物理距离, 与注释的大豆同源基因物理位置进行共定位。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物分枝相关基因在大豆全基因组的定位

#### 2.1.1 信息的收集

本研究通过 GO 分类和文献检索共收集了 183 个植物分枝相关的基因信息(表 1), 其中 164 个拟南芥相关基因序列信息来源于 GO 数据库分类; 另有 34 个基因来源于相关研究论文, 包括番茄 2 个、水稻 5 个、豌豆(*Pisum sativum* Linn)3 个、玉米 3 个、拟南芥 21 个, 去除 15 个 GO 分类和文献检索到的重复基因, 共获得 183 个植物分枝相关基因的序列信息, 其中部分基因为同源基因。

#### 2.1.2 大豆分枝相关同源基因在大豆基因组的定位

利用 183 个植物分枝相关基因的氨基酸序列, 通过 Blastp 分析在大豆基因组数据库中检索同源基因。结果表明, 其中 106 个植物分枝相关基因在大豆基因组中共获得 406 个同源基因。这些同源基因包含了植物分枝发育相关的各个过程, 以参与叶腋特性建立过程的基因最多, 为 266 个, 参与腋芽出现过程的基因最少, 为 17 个。在各条染色体上, 以 8 号染色体基因数最多, 为 36 个; 16 号染色体基因最少, 为 10 个(表 2)。其中有 27 个基因参与两个生物过程, 被重复统计(表 3)。

在 106 个植物分枝相关基因中仅有 15 个基因在大豆中为单拷贝, 其余基因皆为多拷贝(表 4), 且各成员间的相似度达 70% 以上, 其中 *ARP4* 和 *BAM3* 在大豆中拷贝数多达 30 个。不同拷贝分布在多个染色体上, 部分分布于同一染色体上但仅有少数成簇分布(表 5)。

表 1 植物分枝发育相关基因

腋芽形成的不同阶段	GO 数据库中的基因(拟南芥)	已报道的基因*
叶腋特性建立	<i>ACL5, AGD2, AGO1, AGO10, AGO4, AIL6, AIR9, ANT, ARF6, ARP4, ATHB-15, ATL8, BAM3, BLH8, CEL2, CLV2, COBL1, CPSF73-1, CRN, CUC1, CUC3, CVP2, CYP71, DCL2, DCL3, DOT2, DUF6, DUF7, EOL1, GN, GRL, GSL8, HB-8, HEN1, HMG, HUB1, KINSIN-13A, KNAT1, KNAT6, KT1, LBD4, LHW, LSH3, MAN7, MP, MYB62, NAC101, NCRK, PARP2, PGSIP3, PHB, PHV, PIN1, PIN6, PSD, PTL, PXY, RABA5b, RDR2, REV, RPL, SARK, SCAR2, SFC, SPK1, SPS6, STI, SUS2, SUVH4, TBL3, TMKL1, TM06, TRN1, TRN2, TTN8, VND7, XRN4, ZPR1</i>	<i>LAS</i> <sup>[16]</sup> / <i>LS</i> (番茄) <sup>[14]</sup> / <i>MOC1</i> (水稻) <sup>[15]</sup> , <i>CUC1-3</i> <sup>[24]</sup>
叶腋分生组织的起始	<i>ACC1, AGO1, BIM1, CUC1, CUC2, CUL1, CUL3B, CULA, DCAF1, DCP2, DDB1B, DEK1, EMB2773, ESP, FAC1, FUS6, GN, HB-8, HSL1, HUB1, MYA1, NAC1, PHB, PHV, PMS1, PRL1, RAPTOR1, REV, RST1, SERK1, TFH5, TOR, TOZ, TPL, TPR1, TPR2, TPR3, UBP26, VCS, WOX14, WSIP2</i>	<i>LAS</i> <sup>[16]</sup> / <i>LS</i> (番茄) <sup>[14]</sup> / <i>MOC1</i> (水稻) <sup>[15]</sup> , <i>RAX</i> <sup>[25]</sup> / <i>BI</i> (番茄) <sup>[26]</sup>
叶腋分生组织的形成	<i>BAM1, BAM2, CDKB2; 1, CDKB2; 2, CLV1, CLV3, MAX1, ERA1, FAS1, KAPP, MAX2, POL, RBE, SHD, STM, TSK, TSO1</i>	<i>LAS</i> <sup>[16]</sup> / <i>LS</i> (番茄) <sup>[14]</sup> / <i>MOC1</i> (水稻) <sup>[15]</sup> , <i>LAX</i> (水稻) <sup>[20]</sup> / <i>bal</i> (玉米) <sup>[27]</sup> , <i>RAX</i> <sup>[25]</sup> / <i>BI</i> (番茄) <sup>[26]</sup> , <i>REV</i> <sup>[28]</sup> , <i>PHB</i> <sup>[28]</sup> , <i>PHV</i> <sup>[28]</sup> , <i>CUC1-3</i> <sup>[24]</sup>
腋芽原基形成	<i>AHP1, AHP2, AHP3, AHP5, ARR7, ASIL1, BAM7, BMY2, HAM4, HK2, HK3, RRI, RRI0, RRI4, RR2, RR3, SLY2, WOL, BRC1, TCP12</i>	<i>STM</i> <sup>[29]</sup> / <i>OSHI</i> (水稻) <sup>[30]</sup> / <i>Kn1</i> (玉米) <sup>[31]</sup> , <i>WUS</i> <sup>[32]</sup> , <i>CLV1-3</i> <sup>[33]</sup> , <i>CUC1-3</i> <sup>[24]</sup>
腋芽出现	<i>ASL5, EYE, HB-2, MAX2, TFL2, TOP1ALPHA, UCH1, UCH2, UGT74E2, BRC1, TCP12, BLH8, MAX1, MAX3, MAX4, CLF41, CLF42, CUC1, CUC2, EFS, LAS, MBD9, PXY, RPL</i>	<i>MAX2</i> <sup>[34]</sup> / <i>RMS4</i> (豌豆) <sup>[35]</sup> , <i>MAX3</i> <sup>[36]</sup> / <i>RMS5</i> (豌豆) <sup>[37]</sup> / <i>HTD1</i> (水稻) <sup>[38]</sup> , <i>MAX4</i> <sup>[39]</sup> / <i>RMS1</i> (豌豆) <sup>[40]</sup> / <i>D10</i> (水稻) <sup>[41]</sup> , <i>MAX1</i> <sup>[42]</sup> , <i>TBL1</i> <sup>[43]</sup> / <i>OsTBI</i> (水稻) <sup>[44]</sup> / <i>TBI</i> (玉米) <sup>[21]</sup> , <i>PROGR1</i> (水稻) <sup>[45]</sup>

注：\* 部分具有同源关系的基因用斜线间隔。

## 2.2 大豆分枝相关 QTL 的整合

### 2.2.1 信息的收集

本研究从报道的文献中共收集 93 个分枝相关 QTLs 信息(表 6)。用于 QTLs 定位的群体亲本中多包括国内外的主栽品种, LOD 值范围在 2.04 ~ 11.00, 这些 QTLs 的遗传贡献率在 0.22% ~ 50.9% 之间, 定位在不同的连锁群且分布较广。

### 2.2.2 大豆分枝相关 QTL 的整合

在大豆分枝相关的 93 个 QTLs 中, 仅有 35 个 QTL 能够整合到公共图谱并分布于 12 个染色体。其中 6 号染色体包含 9 个 QTLs, 4 号染色体包含 6 个 QTLs, 17 和 20 号染色体均包含 3 个 QTLs, 7、8、10、13、18、19 号等 6 个染色体均包含 2 个 QTLs, 15 和 16 号染色体仅包含 1 个 QTL(图 1)。

## 2.3 大豆分枝相关基因与 QTL 位点的共定位

通过大豆分枝相关基因与相关 QTL 位点的共定

位, 将 57 个大豆分枝相关基因定位于 20 个 QTL 区间内(表 7)。有两个基因位于多次被检测到的 QTL 区间, 即 *COBL1* 的两个同源基因(*Glyma04g32120.1* 和 *Glyma04g32130.1*)定位在标记 Satt294-Satt399 之间, 何冉<sup>[9]</sup>和朱晓丽<sup>[47]</sup>同时在该区间定位到大豆分枝相关 QTL; 有些基因位于贡献率较高的 QTL 区间 (>20%), 如 Satt139-Satt361<sup>[48]</sup>、Sat\_150-Satt166<sup>[51]</sup>、Satt362-Satt335 和 Satt155- Satt449<sup>[10]</sup> 标记间; 有些基因位于定位区间较小的 QTL, 如 Satt002-Sat\_092<sup>[49]</sup>, 其距离为 885 697 bp。这些基因为大豆分枝相关基位点的精细定位提供了参考。

## 3 讨论

### 3.1 基于序列同源性研究基因的功能

利用同源序列克隆法克隆基因, 已经成为基因发掘中一种较为快捷有效的方法<sup>[58]</sup>。通过模式植物拟南芥等, 对植物分枝发育相关的基因的研究已经

表 2 大豆分枝相关基因在染色体上的分布

染色体	叶腋特性 建 立	叶腋分生 组织起始	叶腋分生 组织形成	腋芽原基 形 成	腋芽 出现	合计
Chr. 1	6	6	2	1	0	15
Chr. 2	18	6	1	3	0	28
Chr. 3	12	7	2	1	0	22
Chr. 4	13	2	2	0	1	18
Chr. 5	16	9	1	2	2	30
Chr. 6	18	3	4	0	2	27
Chr. 7	12	2	2	4	0	20
Chr. 8	23	9	2	2	0	36
Chr. 9	17	5	2	2	1	27
Chr. 10	9	1	1	0	1	12
Chr. 11	12	1	1	1	2	17
Chr. 12	20	2	3	0	2	27
Chr. 13	15	6	2	2	1	26
Chr. 14	11	1	2	2	0	16
Chr. 15	7	8	0	4	0	19
Chr. 16	6	2	0	1	1	10
Chr. 17	13	6	3	2	1	25
Chr. 18	15	5	2	0	0	22
Chr. 19	11	4	1	1	2	19
Chr. 20	12	2	2	0	1	17
合计	266	87	35	28	17	433

表 3 参与两个生物过程的基因统计

参与分枝的发育过程	大豆分枝相关基因			
叶腋特性的建立/叶腋分生组织的形成	<i>Glyma01g40590.1</i>	<i>Glyma02g45010.1</i>	<i>Glyma03g32460.1</i>	<i>Glyma05g23260.1</i>
	<i>Glyma06g44260.1</i>	<i>Glyma08g41500.1</i>	<i>Glyma09g36460.1</i>	<i>Glyma10g30710.1</i>
	<i>Glyma11g04700.1</i>	<i>Glyma12g00890.1</i>	<i>Glyma13g24340.1</i>	<i>Glyma14g03770.1</i>
	<i>Glyma17g16780.1</i>	<i>Glyma18g38470.1</i>	<i>Glyma19g35190.1</i>	<i>Glyma20g31080.1</i>
	<i>Glyma20g37010.1</i>			
叶腋分生组织的形成/腋芽的出现	<i>Glyma06g43000.1</i>	<i>Glyma12g15360.1</i>		
叶腋特性的建立/叶腋分生组织的起始	<i>Glyma05g03490.1</i>	<i>Glyma05g03490.2</i>	<i>Glyma09g40620.1</i>	<i>Glyma15g28410.1</i>
	<i>Glyma16g05750.1</i>	<i>Glyma17g14030.1</i>	<i>Glyma18g45220.1</i>	<i>Glyma19g26740.1</i>

取得重要进展。例如同属 HD-ZIP(Homedomain-leucine-zipper)基因家族的 *REVOLUTA(REV)*、*PHAVOLUTA(PHV)*、*PHABULOSA(PHB)*<sup>[28]</sup>基因参与调节叶腋发生近轴性的确定; 编码 GRAS 蛋白家族 VH II 家族转录因子类的基因有番茄 *LATERAL SUPPRESSOR(Ls)*<sup>[44]</sup>、水稻 *MONOCULMI(MOCI)*<sup>[45]</sup>、拟南芥 *LAS*<sup>[46]</sup>、编码含 NAC 结构域的转录因子基因包括拟南芥 *CUP SHAPED COTYLEDON1(CUC1)*、*CUC2*、*CUC3*<sup>[24]</sup>、属于 MYB 家族 R2R3 类的番茄 *Blind/toroso*<sup>[26]</sup>和拟南芥 *REGULATORS OF AXILLARY MERISTEMS(RAX)*<sup>[25]</sup>基因, 编码具有 Helix-loop-

helix(bHLH)结构域蛋白质的水稻 *LAXPANICLE (LAX)/SPA*<sup>[20]</sup>、玉米 *ba1* 基因<sup>[27]</sup>, 这些基因共同参与调控叶腋分生组织形成; 参与调控腋芽形成的基因: 包括编码同源异性结构域的玉米 *Kn1*<sup>[31]</sup>、水稻 *OSHs*<sup>[30]</sup>、拟南芥 *Shoot Meristemless(STM)*<sup>[29]</sup>、植物受体激酶 CLAVATA 家族的 *CLV1-CLV3*<sup>[33]</sup>及拟南芥另一转录因子 *WUS*<sup>[32]</sup>; 水稻 *PROGRI*<sup>[45]</sup>编码一种新的核定位锌指转录因子, 玉米 *Teosinte branched1 (TBI)*<sup>[21]</sup>、水稻 *OsTBI*<sup>[44]</sup>、拟南芥 *TBL1*<sup>[43]</sup>基因是转录调控因子 TCP 家族成员之一, 这些基因参与调控腋芽发育; 通过激素参与腋芽形成的基因(编码一

表 4 大豆分枝相关基因拷贝数

植物分枝基因名称	大豆基因拷贝数
<i>GRL, MYB62, STI, SUVH4, TMKL1, MAX1, FAS1, KAPP, POL, TSK, HUB1, PMS1, MAX3, MAX4, RMS5</i>	1
<i>ACL5, AGO1, AIL6, CPSF73-1, CRN, CYP71, HEN1, KNAT6, MP, PARP2, RDR2, SARK, SUS2, TTN8, XRN4, ERA1, MAX2, RR3, EYE, ACC1, BIM1, DCP2, DDB1B, FUS6, NAC1, RAPTOR1, TFIIS, TOR, TOZ, UBP26, MBD9, RMS1, D3, RMS4, LAS</i>	2
<i>CLV2, KINESIN-13A, LBD4, PGSIP3, PSD, TRN2, UCH1, UCH2, CUC2, HSL1, PRL1, RAX3</i>	3
<i>ATHB-15, HB-8, NCRK, PIN6, TBL3, VND7, HAM4, RR1, RR14, RR2, WOL, HB-2, DEK1, FAC1</i>	4
<i>AGD2, KT1, SFC, CDKB2;1, CDKB2;2</i>	5
<i>GN</i>	6
<i>PHB, REV, AHP1, CUL4</i>	7
<i>PHV, Ls</i>	8
<i>EOL1, HK3</i>	9
<i>PIN1, MYA1</i>	10
<i>NAC101</i>	11
<i>COBL1</i>	12
<i>AGO4</i>	13
<i>SERK1</i>	14
<i>PXY, BAM1, BAM2, CLV1, CUL1</i>	18
<i>CUL3B</i>	20
<i>RABA5b</i>	26
<i>CEL2</i>	28
<i>ARP4, BAM3</i>	30

种多烯链式双加氧酶超家族蛋白 CCD7、CCD8)。其中, 编码 CCD7 的基因包括拟南 *More Axillary Growth3(MAX3)*<sup>[36]</sup>、豌豆 *Ramosus5(RMS5)*<sup>[37]</sup>、水稻 *High Tillering Dwarf1(DI7/HTD1)*<sup>[38]</sup>; 编码 CCD8 的基因包括拟南芥 *MAX4*<sup>[39]</sup>、豌豆 *RMS1*<sup>[40]</sup>、水稻 *D10*<sup>[41]</sup>; 编码细胞色素氧化酶 P450 基因包括拟南芥 *MAX1*<sup>[42]</sup>, 这些基因是参与激素独脚金内酯合成途径的关键基因; 编码 F-box 蛋白基因包括: 拟南芥 *MAX2*<sup>[34]</sup>、豌豆 *RMS4*<sup>[35]</sup>, 这些基因参与激素信号的感应。

大豆基因组大小约为 1.1~1.15 Gb<sup>[59]</sup>, 在长期的进化过程中经历了多次的复制和重组, 导致基因组

中 75% 的基因都为多拷贝, 约 25% 的大豆基因经历了两次多倍体化, 但其结构和功能高度保守<sup>[13]</sup>。这就导致了在其他植物中的单个基因在大豆中存在两个或两个以上拷贝。关于这些基因各拷贝在大豆中是发挥作用的情况, 还需要深入研究。而通过优先选择处于 QTL 区间内的基因, 将同源克隆技术与 QTL 定位结果相结合, 将会有助于调控大豆分枝相关基因的发掘。

### 3.2 大豆分枝相关 QTL 的定位

目前对大豆分枝性状的研究仅停留在 QTL 定位, 尚未有精细定位及图位克隆的报道。本文共收集到 93 个分枝相关 QTL, 但能够在不同群体及不同地点检测到的 QTL 较少。关荣霞等<sup>[10]</sup>在两个环境下用  $F_{3:4}$  群体中共检测到 4 个与分枝数有关的 QTL, 分别位于 G、D2 和 F 连锁群上。其中位于连锁群 F 和 G 的 2 个与分枝数有关的 QTL 在北京和河南两点表现稳定, 这些 QTL 的贡献率为 8.7%~50.9%; 何冉等<sup>[9]</sup>在  $F_{2:4}$  群体将分枝数有关 QTL(qBN-c1-1) 定位在 C1 连锁群 Satt294~Satt399 区间, 贡献率为 12.01%, 来自于科新 3 号亲本的加性效应为 -0.51, 定位结果与朱晓丽等<sup>[47]</sup>的定位结果相同。本研究在该定位区间内发现了两个植物分枝相关基因 *COBL1* 的同源基因, 这就为进一步研究大豆分枝奠定了基础。通过将大豆分枝相关 QTL 位点整合为 35 个区间, 并与相关基因进行共定位将会为 QTL 精细定位以及候选基因的克隆提供信息。

### 3.3 候选基因的利用与辅助育种

分子标记辅助育种(MAS)的目的是建立一种标记与表型的对应关系<sup>[60]</sup>。但定位区间较大导致标记与目标基因之间存在一定的遗传距离, 从而影响目标性状选择的准确性<sup>[46]</sup>。此外, 利用 QTL 定位群体获得的与目标基因紧密连锁的分子标记仅适用于该群体内目的基因的标记辅助选择, 不同的群体与环境、年份之间<sup>[10]</sup>定位结果可能存在很大的差异, 若广泛应用连锁标记应进一步验证其有效性。相比之下功能标记是基于基因内部设计的标记, 它与其他类型的分子标记相比在分子标记辅助育种中具有更广阔的应用前景<sup>[61]</sup>。本研究利用这种序列同源性的候选基因策略和植物基因组之间的共线性关系,

表 5 成簇分布的基因

植物分枝发育过程	植物分枝相关基因名称	大豆基因拷贝数	大豆分枝相关基因	基因距离(kb)		
叶腋特性建立	<i>ATHB-15</i>	4	<i>Glyma07g01940.1</i>	4.8		
			<i>Glyma07g01950.1</i>			
	<i>HB-8</i>	4	<i>Glyma07g01940.1</i>	4.8		
			<i>Glyma07g01950.1</i>			
	<i>TBL3</i>	4	<i>Glyma03g07510.1</i>	6.3		
			<i>Glyma03g07520.1</i>			
	<i>GN</i>	6	<i>Glyma18g03990.1</i>	3.4		
			<i>Glyma18g04000.1</i>			
	<i>COBL1</i>	12	<i>Glyma04g32120.1</i>	1.9		
			<i>Glyma04g32130.1</i>			
			<i>Glyma06g22410.1</i>		2.6	
			<i>Glyma06g22430.1</i>			
			<i>Glyma08g27560.1</i>		2.3	
			<i>Glyma08g27570.1</i>			
			<i>Glyma18g50760.1</i>		-6.6*	
<i>Glyma18g50770.1</i>						
<i>CEL2</i>			28		<i>Glyma06g05930.1</i>	6.7
					<i>Glyma06g05950.1</i>	
	<i>Glyma12g00740.1</i>	2.8				
<i>Glyma12g00750.1</i>						
叶腋分生组织起始	<i>SERK1</i>	14	<i>Glyma05g24770.1</i>	1.2		
			<i>Glyma05g24790.1</i>			

注: \*基因部分序列相互重叠。

表 6 大豆分枝数有关 QTL 原始信息

作图群体	群体类型	群体大小	标记数目	分析方法	QTL 数	参考文献
晋豆 23×灰布支黑豆	RIL	118	227	CIM	6	[46]
郑 92116×商 95109	F <sub>2</sub>	125	121	-	4	[10]
科新 3 号×中黄 20	F <sub>2</sub>	192	122	CIM	1	[47]
沈农 6 号×OhioFGI	RIL	92	170	CIM	4	[11]
科新 3 号×中黄 20	F <sub>2</sub>	192	122	CIM	2	[9]
晋大 52×晋大 57	RIL	176	-	CIM	2	[48]
Charleston×东农 594	RIL	154	161	CIM	7	[49]
溧水中子黄豆×南农 493-1	F <sub>2</sub>	244	66	MIM	13	[50]
中豆 29×中豆 32	RIL	255	227	CIM	20	[51]
科丰 1 号×南农 1138-2	RIL	184	-	CIM	3	[52]
中豆 29×中豆 32	RIL	165	113	CIM	2	[12]
Peking×7605	RIL	217/248	56	CIM	15	[53]
Tokei 758 (TK)×To-8E	RIL	172	331	CIM	5	[54]
Essex×灰皮支黑豆	RIL	208	201	CIM	6	[55]
冀豆 12 号×冀黄 13	RIL	148	86	-	2	[56]
晋豆 23×灰布支黑豆	RIL	116	231	CIM	1	[57]

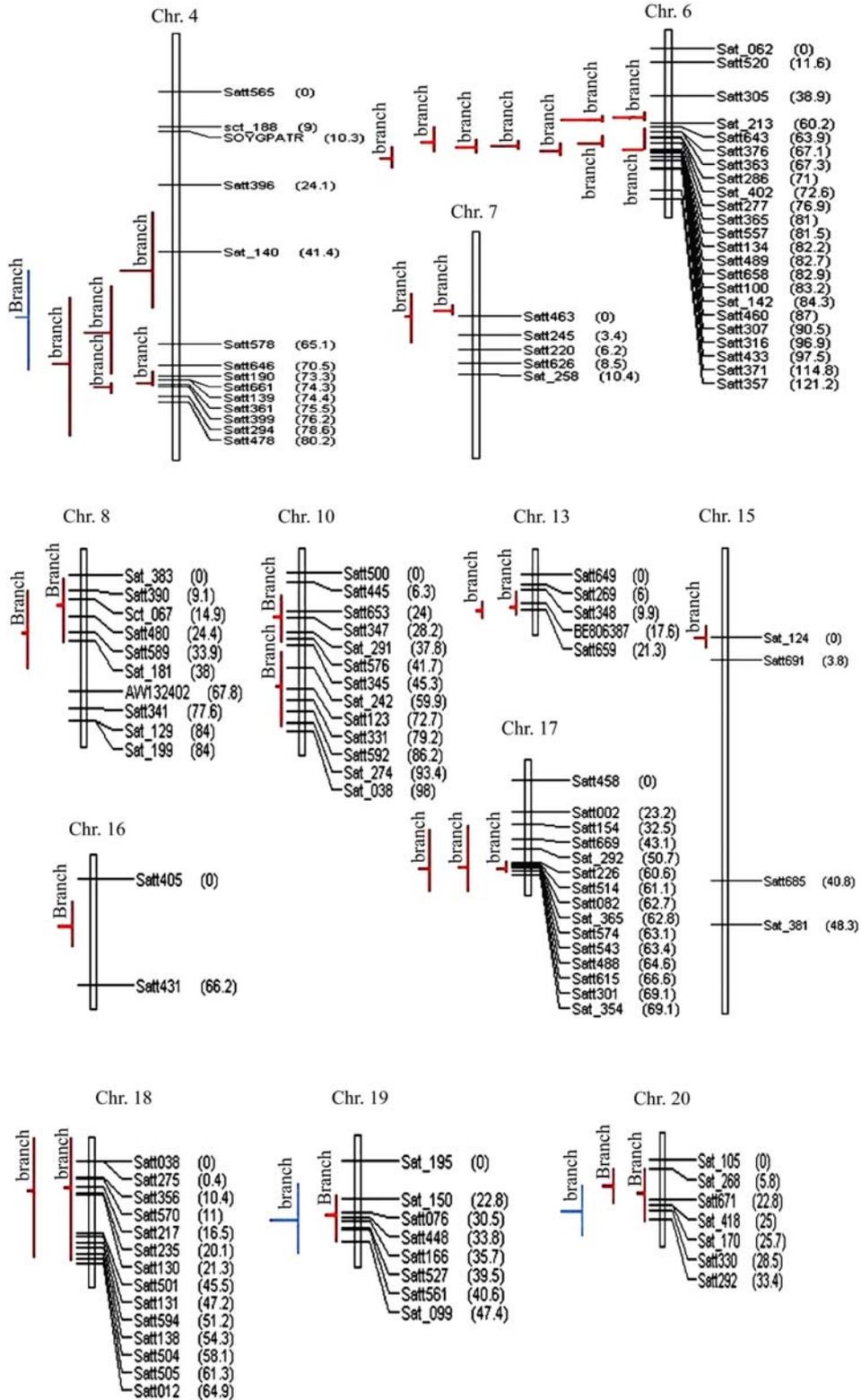


图 1 大豆分枝相关 QTL 映射后的整合图谱(4、6、7、8、10、13、15、16、17、18、19、20 号染色体) 水平线左边的 Branch 表示分枝性状, 竖线表示置信区间范围, 顶端数字代表连锁群对应的染色体编号。

表 7 大豆分枝相关基因及 QTL 的共定位分析

染色体	标记区间	距离(kb)	大豆分枝相关基因	所属同源基因	基因功能
2	Sat_254-Satt157	1837	<i>Glyma02g11850</i>	<i>CUL3B</i>	泛素连接酶亚基
3	Sat_280-Satt683	2565228	<i>Glyma03g25550</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
			<i>Glyma03g25550</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
4	Satt139-Satt361	13495	<i>Glyma04g12290</i>	<i>CEL2</i>	葡聚糖酶
			<i>Glyma04g13660</i>	<i>NAC101</i>	含 NAC 域蛋白
			<i>Glyma04g04080</i>	<i>PGSIP3</i>	[ADP-核糖] 聚合酶
			<i>Glyma04g05170</i>	<i>RAX3</i>	MYB 家族
	Satt396-Satt578	5100	<i>Glyma04g05510</i>	<i>MAX1</i>	细胞色素 P450
			<i>Glyma04g07380</i>	<i>KT1</i>	钾通道
			<i>Glyma04g08910</i>	<i>MAX4</i>	CCD8
	Satt294-Satt399	6833	<i>Glyma04g09380</i>	<i>RMS1</i>	CCD8
			<i>Glyma04g32120</i>	<i>BAM3</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
			<i>Glyma04g32130</i>	<i>COBL1</i>	COBRA-like 蛋白
<i>Glyma04g32130</i>			<i>COBL1</i>	COBRA-like 蛋白	
<i>Glyma04g11550</i>			<i>ACC1</i>	acetyl-CoA 羧化酶	
Satt578-Satt361	16294	<i>Glyma04g11550</i>	<i>BAM1</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸	
		<i>Glyma04g11550</i>	<i>BAM2</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸	
Satt155-Satt449	10742	<i>Glyma05g23260</i>	<i>BAM3</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸	
		<i>Glyma05g23260</i>	<i>CLV1</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸	
5	Satt449-Sat_344	14724	<i>Glyma05g04990</i>	<i>PXY</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
			<i>Glyma05g04990</i>	<i>HB-2</i>	同源盒基因-亮氨酸拉链蛋白
			<i>Glyma05g04990</i>	<i>HB-2</i>	同源盒基因-亮氨酸拉链蛋白
			<i>Glyma05g07490</i>	<i>BIM1</i>	含 bHLH 结构域蛋白
			<i>Glyma05g08230</i>	<i>KT1</i>	钾通道
			<i>Glyma05g09290</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
			<i>Glyma05g09290</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
			<i>Glyma05g09290</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
			<i>Glyma06g22410</i>	<i>COBL1</i>	COBRA-like 蛋白
			<i>Glyma06g22430</i>	<i>COBL1</i>	COBRA-like 蛋白
6	Satt277-Satt489	6701	<i>Glyma06g23920</i>	<i>AGO4</i>	AGO 蛋白家族
			<i>Glyma07g13230</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
			<i>Glyma07g13230</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
7	Sat_258-Satt463	6388	<i>Glyma07g11550</i>	<i>PIN1</i>	生长素外流运输组件
			<i>Glyma07g11550</i>	<i>PIN6</i>	生长素外流运输组件
11	Satt509-Satt197	2673	<i>Glyma11g11130</i>	<i>AGD2</i>	核糖因子酶
13	Satt362-Satt335	1357	<i>Glyma11g11130</i>	<i>SFC</i>	活化蛋白
			<i>Glyma13g30050</i>	<i>SERK1</i>	体细胞胚胎发生受体激酶
			<i>Glyma15g13410</i>	<i>LBD4</i>	含 LOB 结构域蛋白质
			<i>Glyma15g13640</i>	<i>PHB</i>	同源盒基因-亮氨酸拉链蛋白
			<i>Glyma15g13640</i>	<i>PHV</i>	同源盒基因-亮氨酸拉链蛋白
15	Sat_124-Satt691	6910	<i>Glyma15g13640</i>	<i>REV</i>	同源盒基因-亮氨酸拉链蛋白
			<i>Glyma15g10030</i>	<i>CUL1</i>	泛素连接酶亚基
			<i>Glyma15g10030</i>	<i>CUL3</i>	泛素连接酶亚基
			<i>Glyma15g10030</i>	<i>CUL4</i>	泛素连接酶亚基
			<i>Glyma15g10660</i>	<i>AHP1</i>	含组氨酸的 phosphotransfer 蛋白
			<i>Glyma15g10660</i>	<i>AHP1</i>	含组氨酸的 phosphotransfer 蛋白
			<i>Glyma15g10660</i>	<i>AHP1</i>	含组氨酸的 phosphotransfer 蛋白
<i>Glyma15g13080</i>	<i>CEL2</i>	葡聚糖酶			

续表 7

染色体	标记区间	距离(kb)	大豆分枝相关基因	所属同源基因	基因功能
15	Sat_381-Satt685	2009	<i>Glyma15g42030</i>	<i>MYA1</i>	肌球蛋白
			<i>Glyma15g42030</i>	<i>MYA1</i>	肌球蛋白
			<i>Glyma16g02460</i>	<i>RABA5b</i>	Ras 相关蛋白
16	Satt405-Satt431	34434	<i>Glyma16g24200</i>	<i>NAC101</i>	含 NAC 域蛋白
			<i>Glyma16g25570</i>	<i>HAM4</i>	GRAS 家族蛋白
			<i>Glyma16g27200</i>	<i>DCP2</i>	假定蛋白
			<i>Glyma17g14700</i>	<i>NAC101</i>	含 NAC 域蛋白
			<i>Glyma17g15380</i>	<i>HB-2</i>	同源盒基因-亮氨酸拉链蛋白
				<i>BAM1</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
				<i>BAM2</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
17	Satt397-Satt301	25285	<i>Glyma17g16780</i>	<i>BAM3</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
				<i>CLV1</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
				<i>PXY</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
			<i>Glyma17g16980</i>	<i>RAX3</i>	MYB 家族
			<i>Glyma17g29610</i>	<i>UBP26</i>	泛素羧基末端水解酶
			<i>Glyma17g31250</i>	<i>KT1</i>	钾通道
			<i>Glyma17g33230</i>	<i>RR14</i>	两个组件响应调节器
			<i>Glyma17g12740</i>	<i>KT1</i>	钾通道
			<i>Glyma17g12850</i>	<i>AGO4</i>	AGO 蛋白家族
				<i>CUL1</i>	泛素连接酶亚基
18	Satt235-Satt131	12769	<i>Glyma18g15240</i>	<i>CUL3B</i>	泛素连接酶亚基
				<i>CUL4</i>	泛素连接酶亚基
			<i>Glyma19g32990</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
19	Sat_150-Satt166	2343	<i>Glyma19g32990</i>	<i>ARP4</i>	肌动蛋白相关蛋白
			<i>Glyma19g34200</i>	<i>EOL1</i>	ETO1-like 蛋白
			<i>Glyma19g34580</i>	<i>PARP2</i>	[ADP-核糖] 聚合酶
19	Satt527-Satt448	918		<i>BAM1</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
			<i>Glyma19g35190</i>	<i>BAM2</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
				<i>CLV1</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸
				<i>PXY</i>	富亮氨酸重复受体丝氨酸

确定了 406 个大豆分枝相关基因, 经过共定位分析发现其中有 57 个基因位于分枝 QTL 区间, 根据研究这些基因在不同材料中的多态性开发功能标记, 通过关联分析<sup>[62]</sup>、近等基因系<sup>[63]</sup>即可确定这些功能标记与性状的连锁关系, 为分子标记辅助大豆分枝性状的定向改良提供依据。

#### 参考文献(References):

- [1] 朱洪德, 朱桂英. 大豆超高产及品质改良理论与实践研究进展. 中国农学通报, 2005, 21(12): 154-158. DOI
- [2] 胡珀, 韩天富. 植物茎秆性状形成与发育的分子基础. 植物学通报, 2008, 25(1): 1-13. DOI
- [3] 苗以农. 大豆高产潜力限制因素分析及高产类型设想. 大豆通报, 1994, (1): 23-24. DOI
- [4] 梁振富, 赵爱莉, 王大秋, 孟庆福, 孙淑贤. 大豆特异高产株型的构思. 大豆通报, 1993, (2): 33-34. DOI
- [5] 张学英, 侯雪琪, 周淑琴, 赵九州, 陈洁敏, 宋力平. 浅谈大豆理想株型育种. 大豆通报, 1994, (4): 15-16. DOI
- [6] 董钻, 张仁双. 大豆特异高产株型材料创新的思路和实践. 大豆通报, 1993, (1): 11-12. DOI
- [7] 段国占, 薛培明, 任建军, 马向利, 陈伟伟. 黄淮中南部夏大豆新品种选育技术指标量化分析. 大豆通报, 2007, (5): 35-37. DOI
- [8] 冷建田, 陈应志, 王英, 吴存祥. 中国不同地区大豆育成成品系的特点分析及品种选育方向的探讨. 大豆科学, 2007, 26(3): 293-299, 304. DOI
- [9] 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. 中国农业科学, 2009, 42(4): 1152-1157. DOI
- [10] 关荣霞. 大豆重要农艺性状的 QTL 定位及中国大豆与日本大豆的遗传多样性分析[学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2004. DOI

- [11] 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[学位论文]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2007. [DOI](#)
- [12] 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. 大豆倒伏性及其相关性状的 QTL 分析. *作物学报*, 2009, 35(1): 57–65. [DOI](#)
- [13] Schmutz J, Cannon SB, Schlueter J, Ma JX, Mitros T, Nelson W, Hyten DL, Song QJ, Thelen JJ, Cheng JL, Xu D, Hellsten U, May GD, Yu Y, Sakurai T, Umezawa T, Bhattacharyya MK, Sandhu D, Valliyodan B, Lindquist E, Peto M, Grant D, Shu SQ, Goodstein D, Barry K, Futrell-Griggs M, Abernathy B, Du JC, Tian ZX, Zhu LC, Gill N, Joshi T, Libault M, Sethuraman A, Zhang XC, Shinozaki K, Nguyen HT, Wing RA, Cregan P, Specht J, Grimwood J, Rokhsar D, Stacey G, Shoemaker RC, Jackson SA. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*, 2010, 463(7278): 178–183. [DOI](#)
- [14] Schumacher K, Schmitt T, Rossberg M, Schmitz G, Theres K. The *Lateral suppressor (Ls)* gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(1): 290–295. [DOI](#)
- [15] Li XY, Qian Q, Fu ZM, Wang YH, Xiong GS, Zeng DL, Wang XQ, Liu XF, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li JY. Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422(6932): 618–621. [DOI](#)
- [16] Greb T, Clarenz O, Schäfer E, Müller D, Herrero R, Schmitz G, Theres K. Molecular analysis of the *LATERAL SUPPRESSOR* gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. *Genes Dev*, 2003, 17(9): 1175–1187. [DOI](#)
- [17] 贺超英, 张志永, 陈受宜. 大豆中 NBS 类抗病基因同源序列的分离与鉴定. *科学通报*, 2001, 46(12): 1017–1021. [DOI](#)
- [18] 李春来, 张怀渝. 植物抗病基因同源序列(RGA)研究进展. *分子植物育种*, 2004, 2(6): 853–860. [DOI](#)
- [19] 李亚栋, 张芊, 孙学辉, 路铁刚. 植物分枝发育的调控机制. *中国农业科技导报*, 2009, 11(4): 1–9. [DOI](#)
- [20] Komatsu K, Maekawa M, Ujiie S, Satake Y, Furutani I, Okamoto H, Shimamoto K, Kyojuka J. *LAX* and *SPA*: Major regulators of shoot branching in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(20): 11765–11770. [DOI](#)
- [21] Doebley J, Stec A, Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*, 1997, 386(6624): 485–488. [DOI](#)
- [22] Harris MA, Clark J, Ireland A, Lomax J, Ashburner M, Foulger R, Eilbeck K, Lewis S, Marshall B, Mungall C, Richter J, Rubin GM, Blake JA, Bult C, Dolan M, Drabkin H, Eppig JT, Hill DP, Ni L, Ringwald M, Balakrishnan R, Cherry JM, Christie KR, Costanzo MC, Dwight S S, Engel S, Fisk DG, Hirschman JE, Hong EL, Nash RS, Sethuraman A, Theesfeld CL, Botstein D, Dolinski K, Feierbach B, Berardini T, Mundodi S, Rhee SY, Apweiler R, Barrell D, Camon E, Dimmer E, Lee V, Chisholm R, Gaudet P, Kibbe W, Kishore R, Schwarz EM, Sternberg P, Gwinn M, Hannick L, Wortman J, Berriman M, Wood V, de la Cruz N, Tonellato P, Jaiswal P, Seigfried T, White R, Gene Ontology Consortium. The Gene Ontology (GO) database and informatics resource. *Nucleic Acids Res*, 2004, 32(S1): D258–261. [DOI](#)
- [23] Song QJ, Marek LF, Shoemaker RC, Lark KG, Concibido VC, Delannay X, Specht JE, Cregan PB. A new integrated genetic linkage map of the soybean. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(1): 122–128. [DOI](#)
- [24] Weir I, Lu JP, Cook H, Causier B, Schwarz-Sommer Z, Davies B. *CUPULIFORMIS* establishes lateral organ boundaries in *Antirrhinum*. *Development*, 2004, 131(4): 915–922. [DOI](#)
- [25] Müller D, Schmitz G, Theres K. *Blind* homologous *R2R3 Myb* Genes control the pattern of lateral meristem initiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 586–597. [DOI](#)
- [26] Schmitz G, Tillmann E, Carriero F, Fiore C, Cellini F, Theres K. The tomato *Blind* gene encodes a MYB transcription factor that controls the formation of lateral meristems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(2): 1064–1069. [DOI](#)
- [27] Gallavotti A, Zhao Q, Kyojuka J, Meeley RB, Ritter MK, Doebley JF, PèME, Schmidt RJ. The role of *barren stalk 1* in the architecture of maize. *Nature*, 2004, 432(7017): 630–635. [DOI](#)
- [28] Emery JF, Floyd Sk, Alvanz J, Eshed Y, Hawker NP, Izhaki A, Baum SF, Bowman JL. Radial patterning of *Arabidopsis* shoots by class III HD-ZIP and *KANADI* genes. *Curr Biol*, 2003, 13(20): 1768–1774. [DOI](#)
- [29] Long JA, Moan EI, Medford JI, Barton MK. A member of the KNOTTED class of homeodomain proteins encoded by the *STM* gene of *Arabidopsis*. *Nature*, 1996, 379(6560): 66–69. [DOI](#)
- [30] Sentoku N, Sato Y, Matsuoka M. Overexpression of rice *OSH* genes induces ectopic shoots on leaf sheaths of transgenic rice plants. *Dev Biol*, 2000, 220(2): 358–364. [DOI](#)
- [31] Smith LG, Greene B, Veit B, Hake S. A dominant mutation in the maize homeobox gene, *Knotted-1*, causes its ectopic expression in leaf cells with altered fates. *Development*, 1992, 116(1): 21–30. [DOI](#)
- [32] Mayer KF, Schoof H, Haecker A, Lenhard M, Jürgens G, Laux T. Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem. *Cell*, 1998, 95(6): 805–815. [DOI](#)
- [33] Trotochaud AE, Jeong S, Clark SE. *CLAVATA3*, a multimeric ligand for the *CLAVATA1* receptor-kinase. *Science*, 2000, 289(5479): 613–617. [DOI](#)
- [34] Stirnberg P, van De Sande K, Leyser HM. *MAX1* and

- MAX2* control shoot lateral branching in *Arabidopsis*. *Development*, 2002, 129(5): 1131–1141. [DOI](#)
- [35] Beveridge CA, Murfet IC, Kerhoas L, Sotta B, Miginiac E, Rameau C. The shoot controls zeatin riboside export from pea roots. Evidence from the branching mutant *rms4*. *Plant J*, 1997, 11(2): 339–345. [DOI](#)
- [36] Booker J, Auldridge M, Wills S, McCarty D, Klee H, Leyser O. *MAX3/CCD7* is a carotenoid cleavage dioxygenase required for the synthesis of a novel plant signaling molecule. *Curr Biol*, 2004, 14(14): 1232–1238. [DOI](#)
- [37] Morris SE, Turnbull CG, Murfet IC, Beveridge CA. Mutational analysis of branching in pea. Evidence that *Rms1* and *Rms5* regulate the same novel signal. *Plant Physiol*, 2001, 126(3): 1205–1213. [DOI](#)
- [38] Zou JH, Zhang SY, Zhang WP, Li G, Chen ZX, Zhai WX, Zhao XF, Pan XB, Xie Q, Zhu LH. The rice *HIGH-TILLERING DWARF1* encoding an ortholog of *Arabidopsis MAX3* is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds. *Plant J*, 2006, 48(5): 687–698. [DOI](#)
- [39] Sorefan K, Booker J, Haurogné K, Goussot M, Bainbridge K, Foo E, Chatfield S, Ward S, Beveridge C, Rameau C, Leyser O. *MAX4* and *RMS1* are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea. *Genes Dev*, 2003, 17(12): 1469–1474. [DOI](#)
- [40] Foo E, Turnbull CG, Beveridge CA. Long-distance signaling and the control of branching in the *rms1* mutant of pea. *Plant Physiol*, 2001, 126(1): 203–209. [DOI](#)
- [41] Arite T, Iwata H, Ohshima K, Maekawa M, Nakajima M, Kojima M, Sakakibara H, Kyojuka J. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J*, 2007, 51(6): 1019–1029. [DOI](#)
- [42] Booker J, Sieberer T, Wright W, Williamson L, Willett B, Stirnberg P, Turnbull C, Srinivasan M, Goddard P, Leyser O. *MAX1* encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of *MAX3/4* to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone. *Dev Cell*, 2005, 8(3): 443–449. [DOI](#)
- [43] Finlayson SA. *Arabidopsis Teosinte Branched1-like 1* regulates axillary bud outgrowth and is homologous to monocot *Teosinte Branched1*. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48(5): 667–677. [DOI](#)
- [44] Takeda T, Suwa Y, Suzuki M, Kitano H, Ueguchi-Tanaka M, Ashikari M, Matsuoka M, Ueguchi C. The *OsTB1* gene negatively regulates lateral branching in rice. *Plant J*, 2003, 33(3): 513–520. [DOI](#)
- [45] Jin J, Huang W, Gao JP, Jun Y, Shi M, Zhu MZ, Luo D, Lin HX. Genetic control of rice plant architecture under domestication. *Nat Genet*, 2008, 40(11): 1365–1369. [DOI](#)
- [46] 王珍. 大豆 SSR 遗传图谱构建及重要农艺性状 QTL 分析[学位论文]. 南宁: 广西大学, 2004. [DOI](#)
- [47] 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[学位论文]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006. [DOI](#)
- [48] 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. 华北农学报, 2010, 25(2): 88–92. [DOI](#)
- [49] 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. [DOI](#)
- [50] 程立国. 大豆遗传图谱构建和重要性状的 QTL 定位[学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2008. [DOI](#)
- [51] 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[学位论文]. 北京: 中国农业科学院, 2008. [DOI](#)
- [52] 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. 中国农业科学, 2009, 42(12): 4155–4165. [DOI](#)
- [53] 丁卉. 利用 SSR 标记研究大豆对胞囊线虫抗性和主要农艺性状的自然选择效应[学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2009. [DOI](#)
- [54] Sayama T, Hwang TY, Yamazaki H, Yamaguchi N, Komatsu K, Takahashi M, Suzuki C, Miyoshi T, Tanaka Y, Xia ZJ, Tsubokura Y, Watanabe S, Harada K, Funatsuki H, Ishimoto M. Mapping and comparison of quantitative trait loci for soybean branching phenotype in two locations. *Breed Sci*, 2010, 60(4): 380–389. [DOI](#)
- [55] 袁道华. 大豆抗胞囊线虫基因遗传机制及育种价值分析[学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2010. [DOI](#)
- [56] 蒋春志, 裴翠娟, 荆慧贤, 张孟臣, 王涛, 邱锐, 刘兵强, 闫龙. 大豆品质及农艺性状的 QTL 分析. 华北农学报, 2011, 26(5): 127–130. [DOI](#)
- [57] 位艳丽. 大豆农艺和品质性状遗传模型分析与 QTL 定位[学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2011. [DOI](#)
- [58] 江树业, 陈启锋, 方宣钧, 李维明, 吴为人. 植物基因分离方法及其评述. 福建农业大学学报 (自然科学版), 2000, 29(3): 261–268. [DOI](#)
- [59] Arumuganathan K, Earle ED. Estimation of nuclear DNA content of plants by flow cytometry. *Plant Mol Biol*, 1991, 9(3): 229–241. [DOI](#)
- [60] 夏启中, 张明菊. 分子标记辅助育种. 黄冈职业技术学院学报, 2002, 4(2): 36–41. [DOI](#)
- [61] 宋伟, 王凤格, 易红梅, 李翔, 赵久然. 功能标记及在品种鉴定和辅助育种中的应用前景. 分子育种, 2009, 7(3): 612–618. [DOI](#)
- [62] Thornsberry JM, Goodman MM, Doebley J, Kresovich S, Nielsen D, Buckler ES IV. *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time. *Nat Genet*, 2001, 28(3): 286–289. [DOI](#)
- [63] Andersen JR, Lübberstedt T. Functional markers in plants. *Trends Plant Sci*, 2003, 8(11): 554–560. [DOI](#)