

大豆籽粒大小和粒形的驯化研究

牛 远, 徐 宇, 李广军, 王云清, 刘晓芬, 李河南, 魏世平, 章元明

(南京农业大学 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘要:从野生大豆到栽培大豆的驯化过程中,籽粒大小和形状发生了很大变化,探究这些性状的变化规律能加深对基因驯化机制的认识。以14个野生大豆、45个地方品种和30个育成品种为材料,进行上述性状的偏相关和因子分析。结果表明:栽培品种中百粒重和籽粒大小呈极显著相关,但野生大豆中百粒重和粒长不相关;野生大豆中长宽比是因子分析第1因子的重要成分,而栽培品种并非如此;百粒重与籽粒大小显著相关,与粒形性状不相关。此外,上述结果还通过溧水中子黄豆和南农493-1杂交组合构建的504个正反交 $F_{2:3}$ 、 $F_{2:4}$ 和 $F_{2:5}$ 家系群体的偏相关分析和QTL定位结果予以证实。

关键词:驯化;因子分析;数量性状基因座;粒形;大豆

中图分类号:S565.1;S332.2

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2012)04-0522-07

Domestication of Seed Size and Shape Traits in Soybean

NIU Yuan, XU Yu, LI Guang-jun, WANG Yun-qing, LIU Xiao-fen, LI He-nan, WEI Shi-ping, ZHANG Yuan-ming

(State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China)

Abstract: The seed size and shape of soybean have significantly changed during the domestication of wild soybeans to their cultivated form. Investigating these traits could enhance our understanding of the genetic mechanisms of domestication. In this study, 14 wild soybeans, 45 landraces and 30 released cultivars were used to investigate the domestication mechanism of the above traits using partial correlation analysis and factor analysis. As a result, 100-seed weight was significantly associated with seed size traits in the cultivated soybeans but not with seed length in the wild soybeans, and seed length-to-width ratio was a main component in the first factor of factor analysis in wild soybean but not in the cultivated soybean. In addition, the 100-seed weight was significantly associated with seed size but not with seed shape. This was further confirmed by partial correlation analysis and quantitative trait loci mapping in 504 $F_{2:3}$, $F_{2:4}$ and $F_{2:5}$ families from direct and reciprocal crosses of Lishuizhong-zihuangdou and Nannong 493-1.

Key words: Domestication; Factor analysis; Quantitative trait locus; Seed trait; Soybean

大豆分布范围广,经济价值高,其蛋白含量丰富,几乎供给了人类和动物四分之一的食物需求量^[1]。来自多方面的证据显示,栽培大豆是约5 000年前在中国由野生大豆起源的^[2-7]。驯化是极其复杂的过程,驯化的早期阶段可能比较缓慢,在人类施与很强的选择压力时它可以是一个较快速的过程。另外,驯化随着时间在持续的发生着^[8]。

大豆籽粒大小和形状决定着其外观和品质,进而影响其在市场上的经济和商业价值。形态学上籽粒大小包括粒长、粒宽和粒厚,研究中一般用百粒重作为籽粒大小的指标;用其比值(长宽比、长厚比和宽厚比)作为其形状指标。研究表明:大豆的驯化过程就是进化的过程^[7,9-14]。在大豆驯化过程中,这两种性状强烈受人类选择^[15-16]:在外观上,其籽粒逐渐变大^[15],粒形由瘦而细小逐渐变得大而饱

满;在百粒重上,野生大豆(2 g)和栽培大豆(15 g以上)呈显著差异。因此,研究大豆籽粒大小和形状能加深对作物驯化机理的认识,又能对育种实践具有一定指导意义。

在遗传学上,已有很多作物进行了与驯化相关性状的QTL定位研究,如玉米^[17]、水稻^[18-25]、大豆^[26-32]、小麦^[33]和菜豆^[34]。与驯化相关的性状一般包括花序结构、果皮颜色、粒重、籽粒大小、籽粒数量、落粒性、休眠等^[35]。通常采用连锁分析或关联分析方法来研究上述性状的遗传基础^[36-38]。前人对作物驯化的研究一般涉及到两性状间的相关关系,对两类性状间关系的研究不多^[39-41]。在大豆籽粒大小与形状方面,研究表明:这两类性状是稳定遗传的^[39]和相互独立的^[40]。在小麦中,也有类似结果^[41-42]。然而,对大豆籽粒大小、百粒重和形

收稿日期:2012-05-29

基金项目:国家自然科学基金(30971848);中央高校基本科研业务费专项资金创新团队项目(KYT201002);教育部新世纪优秀人才支持计划(NECT-05-0489);江苏省自然科学基金(BK2008335)。

第一作者简介:牛远(1982-),女,博士,研究方向为大豆遗传学。E-mail:niuy211@yahoo.com.cn。徐宇为同等贡献第一作者。

通讯作者:章元明(1965-),男,教授,博士生导师,主要从事大豆遗传、统计基因组学和基因分子进化。E-mail:soy Zhang@njau.edu.cn。

状进行数量遗传和数理统计方法综合分析,探讨大豆驯化过程中籽粒大小和形状变异还鲜有报道。

本研究中,先采用野生大豆、地方品种和育成品种进行了偏相关分析、显著性检验和因子分析,以研究籽粒大小和形状的驯化特征;然后以家系群体为材料对其进行了籽粒大小和形状的偏相关分析和 QTL 定位,以进一步证实品种资源群体的研究结果,旨在加深对大豆驯化机制的认识。

1 材料与方法

1.1 材料

采用 89 份大豆品种(野生大豆 14 份、地方品种 45 份、育成品种 30 份)数据,其中地方品种材料从我国大豆六大栽培生态区随机取样而得。89 份大豆材料于 2008 和 2009 年 6 月到 11 月种植于南京农业大学国家大豆改良中心江浦试验站。试验的正反交材料是由溧水中子黄豆(P_1)和南农 493-1(P_2)于 2005 年配制的 F_1 ,同年在海南进行南繁获得 F_2 种子,2006 年 6 月种植 F_2 种子获 F_2 植株群体,共得到正交 F_2 单株 244 株,反交 F_2 单株 300 株。 F_2 群体单株收获种子,并依次于 2007、2008 和 2009 年种植 $F_{2:3}$ 、 $F_{2:4}$ 和 $F_{2:5}$ 家系群体。田间试验为随机区组设计,每品种种植 3 行,行长 2 m,行距 0.5 m。

1.2 数据搜集

成熟时每个小区从中间一行选取 5 株正常结实的植株混收。其表型值考察标准为:选取大小均匀的 100 粒称重,计算平均值(g)作为相应品种或家系的百粒重;用数显游标卡尺测定 20 粒的粒长、粒宽和粒厚,并计算相关比值性状(长宽比、长厚比、宽厚比),以平均值作为每个品种或家系籽粒大小和形状观测值。

1.3 统计分析

采用 SAS 9.2 和 SPSS 16.0 进行统计分析。用这 2 个软件包进行描述性统计分析、显著性检验、偏相关分析和因子分析。偏相关分析中每个数据集分析两次:一次是百粒重和粒长、粒宽、粒厚的偏相关分析,另一次是百粒重和长宽比、长厚比、宽厚比的偏相关分析。因子分析中每个数据集用其 7 个性状进行一次分析。

1.4 QTL 定位

首先,通过因子分析来描述群体中百粒重、粒长、粒宽、粒厚、长宽比、长厚比和宽厚比之间的联系。然后把每个家系计算的因子 1 和因子 2 的得分系数作为每个家系的表型观测值。利用多 QTL 联合分析方法,对因子 1 和因子 2 进行 QTL 定位,具体方法参见文献[32]。QTL 显著阈值取 2.5。置信

区间(90% ~ 95%)根据 LOD 值的峰值两侧各下降 1 个 LOD 值而确定。

2 结果与分析

2.1 大豆籽粒大小和形状相关性状的表型变异

野生大豆、地方品种和育成品种 7 个性状的均值、标准差、最小值、最大值、峰度和偏度的变异见表 1 和图 1。对 3 个群体来说,各性状呈正态分布,表明大豆籽粒大小和形状是受多基因控制的数量性状。从野生大豆到地方品种再到育成品种的驯化过程中,粒长、粒宽、粒厚以及百粒重逐渐增大,而长宽比、长厚比以及宽厚比逐渐变小,各性状的变异系数也逐渐变小,例如:3 个群体百粒重的变化为 2.74 ± 1.12 g 到 17.07 ± 5.22 g 再到 20.43 ± 4.35 g;长宽比的变化为 1.39 ± 0.09 到 1.17 ± 0.05 再到 1.17 ± 0.05 ;而且百粒重的变异系数为从 40.97% 到 30.58% 再到 21.30%。这些变化可能是人工选择的结果。野生大豆群体具有较大的变异系数说明该群体存在较大变异。

2.2 驯化和育种导致大豆籽粒大小和形状变化

大豆籽粒在驯化过程中逐渐增大,长宽比、长厚比和宽厚比则逐渐减小。说明在从野生大豆向栽培品种的驯化过程中,籽粒形状发生了显著的变化。为了阐明这个变化,进行如下分析。

首先,对野生大豆、地方品种和育成品种的籽粒大小和形状性状进行显著性分析(表 1)。结果表明,在野生大豆与栽培品种中,籽粒大小和形状性状间均存在显著差异。为了更好地说明这个结果,图 2 对长宽比的频率分布进行分析,结果表明,栽培大豆的平均值为 1.16,野生大豆为 1.39。

其次,通过因子分析来描述 3 个群体中百粒重、籽粒大小和形状相关性状之间的联系,以揭示表型数据的主要变异来源。每个因子中变量的重要程度用因子载荷权值(描述因子和性状间关系的值)来度量。本研究中,当因子载荷 >0.6 时被认为是其因子中的重要变量。在地方品种和育成品种中,因子 1 和因子 2 解释了群体中的大部分变异。在因子 1 中,粒长、粒宽、粒厚和百粒重是重要变量;因子 2 中,长宽比、长厚比和宽厚比是重要变量。这些结果表明,因子 1 和因子 2 分别描述籽粒大小和籽粒形状。但是,在野生大豆的分析中,长宽比是因子 1 中的重要变量,说明在从野生大豆向栽培品种的驯化过程中,长宽比发生了显著的变化。

最后,百粒重是衡量粒长、粒宽、粒厚的综合变量。因此,百粒重更能准确地反映籽粒大小在从野

表 1 野生大豆、地方品种和育成品种籽粒大小和形状的表型特征值

Table 1 Phenotypic variation of seed traits in wild soybean (WS), landrace (L), released cultivar (RC) populations

性状 Trait	群体 Population	最小值 Minimum	最大值 Maximum	均值* Mean	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数 CV/%
粒长 Length/mm	野生大豆 WS	3.86	5.85	4.92a	0.60	-0.17	-1.17	12.25
	地方品种 L	6.13	10.07	7.84b	0.82	0.28	0.23	10.44
	育成品种 RC	7.05	8.93	8.18c	0.48	-0.41	-0.45	5.86
粒宽 Width/mm	野生大豆 WS	2.82	4.78	3.58a	0.62	0.40	-0.88	17.33
	地方品种 L	5.17	8.45	6.70b	0.75	0.10	-0.19	11.14
	育成品种 RC	6.10	8.03	7.01c	0.48	0.04	-0.86	6.89
粒厚 Thickness/mm	野生大豆 WS	2.18	3.61	2.82a	0.44	0.49	-0.76	15.57
	地方品种 L	4.34	6.48	5.59b	0.60	-0.32	-0.90	10.79
	育成品种 RC	5.27	6.91	5.97c	0.41	0.25	-0.60	6.94
长宽比 Length-to-width	野生大豆 WS	1.22	1.51	1.39a	0.09	-0.62	-0.51	6.36
	地方品种 L	1.07	1.30	1.17b	0.05	0.29	-0.44	4.53
	育成品种 RC	1.07	1.31	1.17b	0.05	0.66	1.25	4.30
长厚比 Length-to-thickness	野生大豆 WS	1.53	1.94	1.76a	0.12	-0.26	-0.25	6.69
	地方品种 L	1.20	1.64	1.41b	0.09	0.37	0.41	6.66
	育成品种 RC	1.22	1.53	1.37b	0.09	0.03	-1.06	6.41
宽厚比 Width-to-thickness	野生大豆 WS	1.14	1.41	1.27a	0.08	-0.01	-0.52	5.96
	地方品种 L	1.08	1.35	1.20b	0.06	0.22	0.50	4.79
	育成品种 RC	1.07	1.31	1.18c	0.05	0.24	1.03	4.16
百粒重 100-seed weight/g	野生大豆 WS	1.28	4.70	2.74a	1.12	0.49	-1.25	40.97
	地方品种 L	7.80	30.71	17.07b	5.22	0.44	-0.18	30.58
	育成品种 RC	12.95	28.92	20.43c	4.35	0.14	-0.96	21.30

*:野生大豆、地方品种和育成品种 7 个性状平均值后的字母表示 5% 显著水平的多重比较结果。

*: Means with different letters among wild soybean, landrace and released cultivar for each of the seven traits are significant at the 5% level.

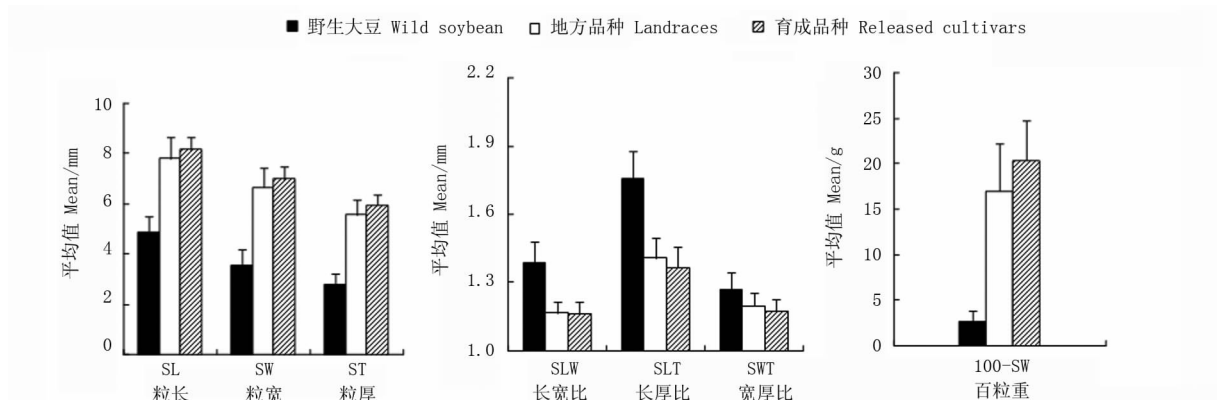


图 1 野生大豆、地方品种、育成品种的籽粒大小和形状的表型变异

Fig. 1 Phenotypic variation of seed traits in wild soybean (WS), landraces cultivar (L), released cultivar (RC)

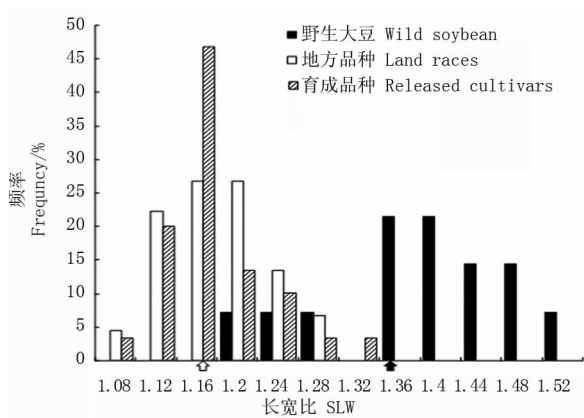
生大豆到栽培大豆驯化过程中的变化情况。对于籽粒形状,在栽培大豆中长宽比是因子 2 中的一个重要变量,而在野生大豆中并非如此。因此,长宽比是区分野生大豆和栽培大豆的代表性状。

2.3 大豆籽粒大小和形状性状因子的遗传分析

三类群体籽粒百粒重与籽粒大小和形状的单与偏相关分析结果表明:地方品种和育成品种

中,百粒重与籽粒大小呈显著正相关($P < 0.01$),与籽粒形状不相关(表 2)。该结果在家系品种群体也得到验证。然而,野生大豆则不然,例如,野生大豆中百粒重与粒长是不相关的,这表明在大豆从野生到栽培的驯化过程中,籽粒大小变异较明显。

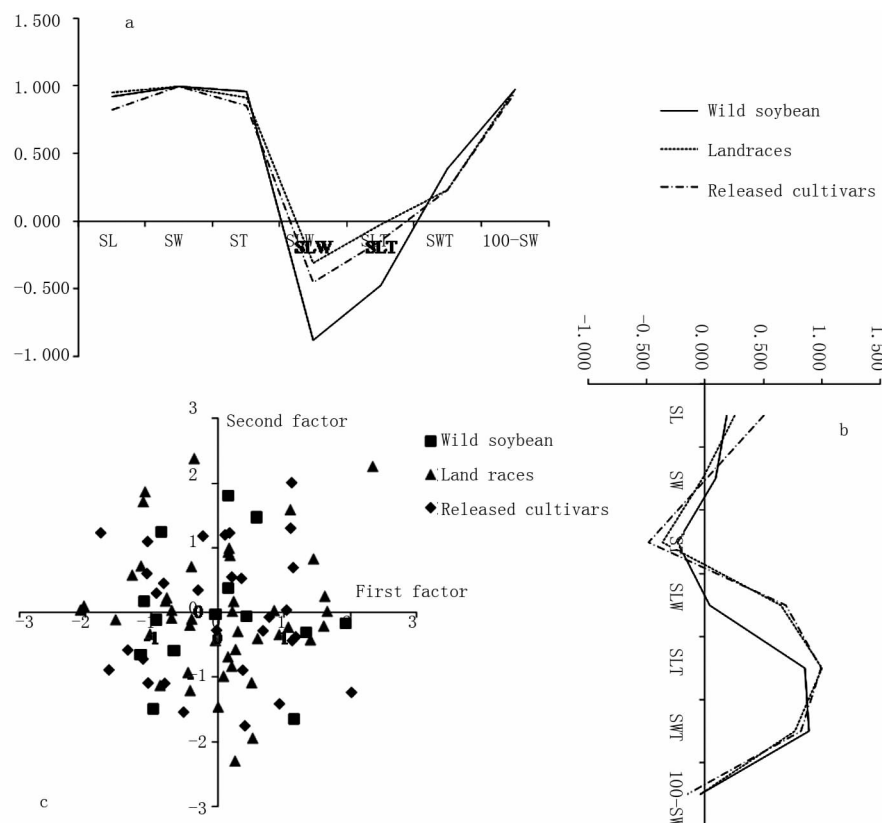
籽粒大小因子和形状性状因子的遗传分析表明,籽粒大小和形状可能是由不同的遗传组分决定



黑色箭头和白色箭头分别表示野生豆和栽培豆的均值
Black arrow is the mean for wild soybean and white arrow
is the averages of both landraces and released cultivars.

图2 野生大豆、地方品种和育成品种长宽比的变异
Fig.2 Variations in soybean SLW in wild soybean,
landraces cultivar and released cultivar

的。为深入研究其遗传机理,利用多 QTL 联合分析方法^[32],对因子1 和因子2 进行 QTL 定位。对表示籽粒大小的因子1 进行 QTL 定位,共定位到 21 个主效 QTL,这些 QTL 均与籽粒大小的各个性状(粒长、粒宽、粒厚和百粒重)检测到的主效 QTL 位置一致(图4)。对表示籽粒形状的因子2 进行 QTL 定位,共定位到 21 个主效 QTL,除了 2 个 QTL(*qF2-3-3* 和 *qF2-3-4*)外,其他的均与表示籽粒形状(长宽比、长厚比和宽厚比)的 QTL 位置一致(图4)。在因子1 和因子2 的主效 QTL 中,有 5 个共同 QTL(占 13.5%)。利用多 QTL 联合分析方法,因子1 和因子2 均检测到细胞质×QTL 的互作。因子1 和因子2 分别检测到 7 个和 26 个细胞质×QTL 互作。除了 *qF2-10c-1*、*qF2-12c* 和 *qF2-13c-2* 外,其他的细胞质×QTL 互作也与籽粒大小和形状的一致(图4)。在这些细胞质×QTL 互作中,只有 1 个是因子1 和



(a):籽粒大小因子1;(b):籽粒形状因子2;(c):因子1 和因子2 的分布,横坐标表示因子1,纵坐标表示因子2。

(a): Variation in seed size is captured by First Factor;(b) Second Factor describes variation in seed shape;
(c) Score distribution for First Factor and Second Factor. Schematic representation of variation in seed
size and shape captured by First Factor(x axis) and Second Factor(y axis), respectively.

图3 野生大豆、地方品种和育成品种的因子分析结果

Fig.3 Results from factor analysis of seed morphology in wild soybeans,landraces and released cultivars

因子2 的共同 QTL(占 3.1%)。利用多 QTL 联合分析方法,也检测到因子1 和因子2 的环境×QTL 互作。在因子1 中,只检测到 1 个环境×QTL 互作,且此与粒长和粒宽中检测到的 QTL×环境互作区

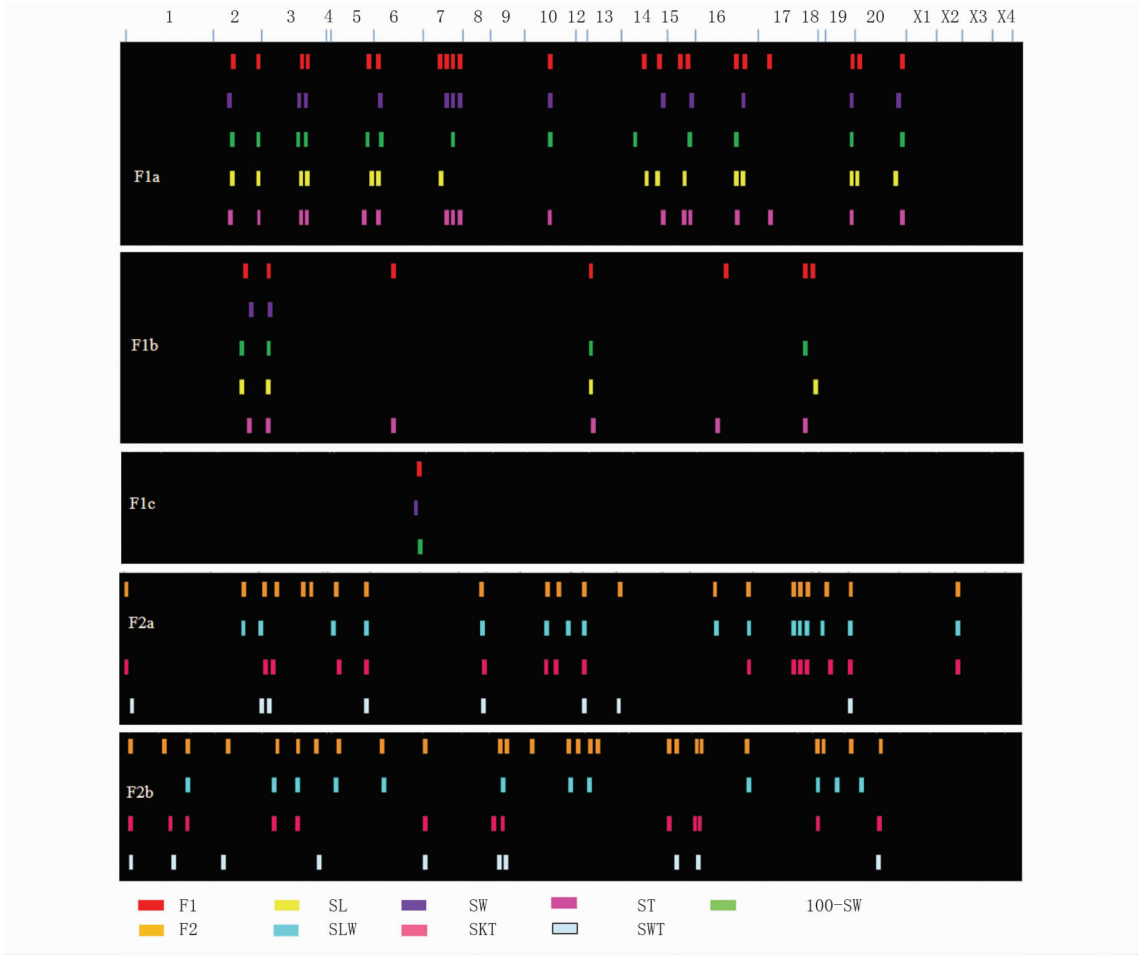
间一致。这些结果表明,因子1 和因子2 能够有效地代表籽粒大小和籽粒形状,并与上述百粒重与籽粒大小显著相关而与籽粒形状间不相关的结果是一致的。

表 2 百粒重与籽粒大小和形状性状的偏相关分析

Table 2 Partial correlation analysis between 100-seed weight and seed size and shape traits

群体 Population	籽粒大小 Seed size			籽粒形状 Seed shape		
	粒长 SL	粒宽 SW	粒厚 ST	长宽比 SLW	长厚比 SLT	宽厚比 SWT
野生大豆 Wild soybean	0.151	0.491 *	0.585 *	-0.114	0.034	-0.037
地方品种 Landrace	0.593 **	0.405 **	0.616 **	-0.135	0.125	-0.120
育成品种 Released cultivar	0.453 *	0.390 *	0.750 **	-0.186	0.172	-0.169
家系群体 Family	0.569 **	0.190 **	0.462 **	0.011	0.037	-0.028

* 和 ** :0.05 和 0.01 显著水平。* and ** :significant at 0.05 and 0.01 levels.



F1:因子1;F2:因子2;a:主效 QTL,b:细胞质×QTL 互作,c:环境×QTL 互作和各性状的 QTL。籽粒大小和性状的 QTL 定位结果来自于文献[32]。1 到 X4 代表染色体 1 到 20 和连锁群 X1-X4。
F1: First Factor;F2: Second Factor;a: Main-effect QTL;b: QTL-by-cytoplasm interaction;
c: QTL-by-environment interaction. Results of QTL mapping for seed size and shape traits were derived from Xu et al. (2011). 1 to X4 represents chromosomes 1 to 20 and linkage groups X1 to X4.

图 4 因子 1、因子 2 和种子性状检测的 QTL

Fig. 4 QTL for the first and second factors in the factor analysis of the 100-seed weight and seed size and shape traits

3 讨论

尽管不同作物驯化时受到选择的性状有相似之处,但也存在着差异。Liu 等^[34]在用栽培大豆和野生大豆杂交构建的重组自交系群体进行驯化相关性状的 QTL 定位时,分析的性状有主茎节数、百粒重、株高、生长习性、开花期、最大节间距、裂荚性、硬实度和缠绕性。在本研究中,选择的驯化相

关性状包括籽粒大小和形状。对水稻和番茄的研究发现,百粒重是籽粒大小即粒长、粒宽和粒厚的综合指标,本文结果也证实了这一点。对形状性状研究发现,长宽比在大豆从野生到栽培的驯化过程中变异较大,可以在以后的工作中加以深入研究,为阐明大豆驯化机理奠定基础。
前人已经通过对大豆驯化相关性状的研究进行了其遗传机理的探索。例如与栽培大豆相比,野

生大豆一般易炸荚。Balley 等^[43]定位到 5 个大豆裂荚性的 QTL,包括 1 个主效 QTL、1 个上位性效应 QTL 和 3 个微效 QTL。其主效变异的解释率为 44.4%。Funatsuki 等^[45]利用重组自交系群体和 $F_{6:8}$ 群体定位该性状时,发现其中的 1 个 QTL 与上述主效 QTL 的位置一致,且能够解释的变异率在 50% 以上。Yamada 等^[45]把这个 QTL 命名为 *qP-DH1*;Liu 等^[34]通过对驯化相关性状进行的定位发现:百粒重、裂荚性、硬实度和缠绕性 4 个性状受 1 个或 2 个 QTL 控制。生长习性和开花期则分别定位到 1 个主效 QTL。总之,大豆很多与驯化有关的性状可能是由 1 个或 2 个主效 QTL 和许多微效 QTL 控制。驯化过程中大豆籽粒的逐渐增大可能是由于很多 QTL 微小改变的积累而致。这与 Xu 等^[32]的结果是一致的,其在关于大豆 7 个性状的 CIM 作图中检测到 5 个主效 QTL。另外,在对水稻和番茄的研究中也得出相似结论。例如控制水稻粒长基因 *GS3*^[46-48]、粒宽和粒重的基因 *GW2*^[49-50] 和 *GW5*^[51-52];控制番茄果实大小的基因 *fu2.2*^[53] 和果形基因 *sun*^[54] 和 *ovate*^[55]。这些基因的变异对野生作物向栽培作物转化起着决定性作用,其研究对大豆驯化性状的研究有重要的指导意义。

在过去,驯化上许多对大豆起源的探索一般仅局限于对其遗传变异性的研究^[56-59]。本研究得出了百粒重和籽粒大小以及粒形的关系,而 Cober 等^[40]只对籽粒大小和粒形的关系进行了分析。而且,2 个研究存在着一些差异。在性状上,本文运用代表大豆籽粒大小和形状的 7 个性状来研究其变异,而 Cober 等^[40]分别把横断面积(长×宽,长×厚)和比值(宽长比和厚长比)当做籽粒大小和粒形的指示变量来研究。在方法上,偏相关分析由于控制了其余变量而仅对 2 个性状间的相关性进行分析,因此在分析性状间的真实相关性时比简单相关分析更有力。本研究中,采用了偏相关分析、因子分析和 QTL 定位 3 种方法,而 Cober 等^[40]只运用了简单相关进行分析。在研究的群体上,本文首先运用野生品种、地方品种和育成品种 3 个品种群体进行分析,然后用 F_2 延伸的家系群体 $F_{2:3}$ 、 $F_{2:4}$ 和 $F_{2:5}$ 来进一步进行验证;而 Cober 等^[40]只分析了 $F_{2:3}$ 群体。总的说来,本研究结果类似于 Gegas 等^[41]对小麦的驯化研究。在研究方法上,与 Gegas 等^[41]相比,本文采用偏相关分析而非 Gegas 等^[41]的简单相关分析;采用了因子分析而非 Gegas 等^[41]的主成分分析。当采用主成分分析本研究的数据时,发现与 Gegas^[41]等的结果较为一致。然而,因子分析能较好的体现大豆籽粒大小和粒形的关系。

参考文献

- [1] Graham P H, Vance C P. Legumes: Importance and constraints to greater use[J]. Plant Physiology, 2003, 131: 872-877.
- [2] Fukuda Y. Cyto-genetical studies on the wild and cultivated Manchurian soybeans (*Glycine L.*) [J]. Japanese Journal of Botany, 1933, 6: 489-506.
- [3] Broich S L, Palmer R G. A cluster analysis of wild and domesticated soybean phenotypes[J]. Euphytica, 1980, 29: 23-32.
- [4] Broich S, Palmer R G. Evolutionary studies of the soybean; The frequency and distribution of alleles among collections of *Glycine max* and *soja* of various origin[J]. Euphytica, 1981, 30: 55-64.
- [5] Kolipara K P, Singh R J, Hymowitz T. Phylogenetic and genomic relationships in the genus *Glycine Willd* based on sequences from the ITS region of nuclear rDNA[J]. Genome, 1997, 40: 57-68.
- [6] Carter T E, Nelson R, Sneller C H, et al. Genetic diversity in soybean[C]. In: Boerma H R, Specht J E. Soybeans: Improvement, Production and Uses. Wisconsin, USA: Madison WI, 2004: 303-416.
- [7] Doebley J F, Gaut B S, Smith B D. The molecular genetics of crop domestication[J]. Cell, 2006, 127: 1309-1321.
- [8] Gepts P. Crop domestication as a long term selection experiment [J]. Plant Breeding Reviews, 2004, 24: 1-44.
- [9] Kovach M J, Calingacion M N, Fitzgerald M A, et al. The origin and evolution of fragrance in rice (*Oryza sativa L.*) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2009, 106: 14444-14449.
- [10] Wang R L, Stec A, Hey J, et al. The limits of selection during maize domestication[J]. Nature, 1999, 398: 236-239.
- [11] Wang H, Wagler T N, Li B L, et al. The origin of the naked grains of maize[J]. Nature, 2005, 436: 714-719.
- [12] Simons K J, Fellers J P, Trick H N, et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*[J]. Genetics, 2006, 172: 547-555.
- [13] Komatsuda T, Pourkheirandish M, He C F, et al. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2007, 104: 1424-1429.
- [14] Yu H S, Shen Y H, Yuan G X, et al. Evidence of selection at melanin synthesis pathway loci during silkworm domestication[J]. Molecular Biology and Evolution, 2011(6): 1785-1799.
- [15] Brown T A, Jones M K, Powell W, et al. The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24: 103-109.
- [16] Glémin S, Bataillon T. A comparative view of the evolution of grasses under domestication [J]. The New Phytologist, 2009, 183: 273-290.
- [17] Doebley J, Stec A, Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize[J]. Nature, 1997, 386: 485-488.
- [18] Xiong L Z, Liu K D, Dai X K, et al. Identification of genetic factors controlling domestication-related traits of rice using an F_2 population of a cross between *Oryza sativa* and *O. rufipogon* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 98: 243-251.
- [19] Bres-Patry C, Lorieux M, Clement G, et al. Heredity and genetic mapping of domestication-related traits in temperate Japonica weedy rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 102: 118-126.
- [20] Cai H W, Morishima H. QTL clusters reflect character associations in wild and cultivated rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 104: 1217-1228.
- [21] Thomson M, Tai T, McClung A, et al. Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and *Oryza sativa* cultivar Jefferson [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107: 479-493.
- [22] Uga Y, Fukuta Y, Cai H W, et al. Mapping QTLs influencing rice floral morphology using recombinant inbred lines derived from a cross between *Oryza sativa L.* and *Oryza rufipogon* Griff [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107: 218-226.
- [23] Li C, Zhou A, Sang T. Rice domestication by reducing shattering

- [J]. Science, 2006, 311: 1936-1939.
- [24] Sang T, Ge S. The puzzle of rice domestication[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49: 760-768.
- [25] Poncet V, Robert T, Sarr A, et al. Quantitative trait locus analyses of the domestication syndrome and domestication process[M]. New York: Marcel Dekker Inc, 2004: 1069-1093.
- [26] Wu X L, Wang Y J, He C Y, et al. QTLs mapping of some agronomic traits of soybean[J]. Acta Genetica Sinica, 2001, 28(10): 947-955.
- [27] 梁慧珍, 李卫东, 王辉, 等. 大豆粒形性状的遗传效应分析[J]. 遗传学报, 2005, 32(11): 1199-1204 (Liang H Z, Li W D, Wang H, et al. Genetic effects on seed traits in soybean[J]. Acta Genetica Sinica, 2005, 32(11): 1199-1204.)
- [28] Li W X, Ning H L, Li W B, et al. Developmental genetic analysis of seed size in soybean (*Glycine max*) [J]. Acta Genetica Sinica, 2006, 33(8): 746-756.
- [29] Koinange E M K, Singh S P, Gepts P. Genetic control of the domestication syndrome in common bean [J]. Crop Science, 1996, 36: 1037-1045.
- [30] 梁慧珍, 王树峰, 余永亮, 等. 6 种大豆粒形性状的 QTL 定位[J]. 河南农业科学, 2008, 45(9): 54-60. (Liang H Z, Wang S F, Yu Y L, et al. Mapping quantitative trait loci for six seed shape traits in soybean[J]. Henan Agricultural Science, 2008, 45(9): 54-60.)
- [31] Salas P, Oyarzo-Llaipen J C, Wang D, et al. Genetic mapping of seed shape in three population of recombinant inbred lines of soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113: 1459-1466.
- [32] Xu Y, Li H N, Li G J, et al. Mapping quantitative trait loci for seed size traits in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122: 581-594.
- [33] Bres-Patry C, Lorieux M, Clement G, et al. Heredity and genetic mapping of domestication-related traits in temperate Japonica weedy rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 102: 118-126.
- [34] 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.
- [35] Hammer K. Das Domestikations syndrome[J]. Kulturpanze, 1984, 32: 11-34.
- [36] Tanksley S D. Mapping polygenes[J]. Annual Review of Genetics, 1993, 27: 205-233.
- [37] Paterson A H. What has QTL mapping taught us about plant domestication? [J] New Phytologist, 2002, 154: 592-608.
- [38] Buckler E S, Thornsberry J M. Plant molecular diversity and applications to genomics; Genome studies and plant molecular genetics [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5: 107-111.
- [39] Nelson R L, Wang P. Variation and evaluation of seed shape in soybean[J]. Crop Science, 1989, 29: 147-150.
- [40] Cober E R, Voldeng H D, Fregeau-Reid J A. Heritability of seed shape and seed size in soybean[J]. Crop Science, 1997, 37: 1767-1769.
- [41] Gegas V C, Nazari A, Griffiths S, et al. A genetic framework for grain size and shape variation in wheat[J]. The Plant Cell, 2010, 22: 1046-1056.
- [42] Eckardt N A. Evolution of domesticated bread wheat[J]. The Plant Cell, 2010, 22: 993.
- [43] Bailey M A, Mian M A R, Carter T E, et al. Pod dehiscence of soybean: Identification of quantitative trait loci[J]. Journal of Heredity, 1997, 88: 152-154.
- [44] Funatsuki H, Ishimoto M, Tsuji H, et al. Simple sequence repeat markers linked to a major QTL controlling pod shattering in soybean[J]. Plant Breeding, 2006, 125: 195-197.
- [45] Yamada T, Funatsuki H, Hagihara S, et al. A major QTL, *qPDH1*, is commonly involved in shattering resistance of soybean cultivars [J]. Breeding Science, 2009, 59: 435-440.
- [46] Fan C C, Xing Y Z, Mao H L, et al. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 1164-1171.
- [47] Takano-Kai N, Jiang H, Kubo T, et al. Evolutionary history of GS3, a gene conferring grain length in rice [J]. Genetics, 2009, 182: 1323-1334.
- [48] Mao H L, Sun S Y, Yao J L, et al. Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2010, 107: 19579-19584.
- [49] Song X J, Huang W, Shi M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. Nature Genetics, 2007, 39: 623-630.
- [50] Shomura A, Izawa T, Ebana K, et al. Deletion in a gene associated with grain size increased yields during rice domestication[J]. Nature Genetics, 2008, 40: 1023-1028.
- [51] Weng J F, Gu S H, Wan X Y, et al. Isolation and initial characterization of GW5, a major QTL associated with rice grain width and weight[J]. Cell Research, 2008, 18(12): 1199-1209.
- [52] Wan X Y, Weng J F, Zhai H Q, et al. Quantitative trait loci (QTL) analysis for rice grain width and fine mapping of an identified QTL allele *gw-5* in a recombination hot spot region on Chromosome 5 [J]. Genetics, 2008, 179: 2239-2252.
- [53] Frary A, Nesbitt T C, Grandillo S, et al. *fw2.2*: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size[J]. Science, 2000, 289: 85-88.
- [54] Van der Knaap E, Tanksley S D. Identification and characterization of a novel locus controlling early fruit development in tomato[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103: 353-358.
- [55] Liu J, Van Eck J, Cong B, et al. A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2002, 99: 13302-13306.
- [56] Li Y H, Li W, Zhang C, et al. Genetic diversity in domesticated soybean (*Glycine max*) and its wild progenitor (*Glycine soja*) for simple sequence repeat and single nucleotide polymorphism loci [J]. New Phytologist, 2010, 188: 242-253.
- [57] Kuroda Y, Tomooka N, Kaga A, et al. Genetic diversity of wild soybean (*Glycine soja* Sieb. Et Zucc.) and Japanese cultivated soybeans [*G. max* (L.) Merr.] based on microsatellite (SSR) analysis and the selection of a core collection[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2009, 56: 1045-1055.
- [58] Li Y H, Guan R X, Liu Z X, et al. Genetic structure and diversity of cultivated soybean (*Glycine max* L. Merr.) landraces in China [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 117: 857-871.
- [59] Guo J, Wang Y S, Song C, et al. A single origin and moderate bottleneck during domestication of soybean (*Glycine max*): Implications from microsatellites and nucleotide sequences[J]. Annals of Botany, 2010, 106: 505-514.