



## 基于 Overview 和物理图谱的大豆株高性状候选基因挖掘

尹振功<sup>1,2</sup>, 王 强<sup>2</sup>, 孟宪欣<sup>2</sup>, 刘广阳<sup>2</sup>, 郭怡璠<sup>2</sup>, 王秀君<sup>2</sup>

(1. 黑龙江省农业科学院 博士后科研工作站, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院 作物资源研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086)

**摘 要:** 为更加准确地挖掘大豆株高性状候选基因, 本研究利用已有研究中与大豆株高性状相关的 249 个 QTL 位点, 以大豆基因组物理图谱为背景进行整合, 并通过 Overview 分析得到 32 个重复性较好的置信区间, 分布在大豆 D1b、N、C1、A1、C2、M、K、O、B1、F、J、D2、G 和 L 连锁群上, 其中 D1b、A1、C2、M、F、L 连锁群的重现性较好的置信区间较多。对候选区段进行基因注释, 分析得出植物激素信号转导通路(ID: Ko04075)可能为大豆株高调控的主要通路, 该通路与植物细胞增大、分化、茎生长、休眠、果实成熟和抗逆性等植物生理过程紧密相关。通路中 13 个候选基因与大豆株高性状相关, 9 个基因被注释为编码生长素响应蛋白, 3 个基因被注释为编码脱落酸相关蛋白, 1 个基因为 GH3 生长素响应启动子。本研究为挖掘大豆株型性状候选基因、构建大豆理想株型和促进分子辅助育种提供新思路。

**关键词:** 大豆; 物理图谱; Overview; 株高; 基因挖掘

## Candidate Gene Mining of Soybean Plant Height Traits Based on Overview and Physical Map of Soybean Genome

YIN Zhen-gong<sup>1,2</sup>, WANG Qiang<sup>2</sup>, MENG Xian-xin<sup>2</sup>, LIU Guang-yang<sup>2</sup>, GUO Yi-fan<sup>2</sup>, WANG Xiu-jun<sup>2</sup>

(1. Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences Postdoctoral Programme, Harbin 150086, China; 2. Institute of Crop Resources, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Heilongjiang 150086, China)

**Abstract:** For more accurate excavation in candidate genes of soybean plant height trait, 249 QTLs related to plant height traits were used to integrate base on soybean genome physical map, with the method of Overview analysis, 32 confidence intervals with good reproducibility were obtained and located on linkage D1b, N, C1, A1, C2, M, K, O, B1, F, J, D2, G and L. Among 14 linkage groups, D1b, A1, C2, M, F and L had more confidence intervals. Gene annotation of the candidate segments yields a plant hormone signal transduction pathway, which was closely related to plant physiological processes such as plant cell enlargement, differentiation, stem growth, dormancy, fruit ripening and stress resistance. The pathway contains 13 candidate genes which closely related soybean plant height traits. Among these 13 genes, 9 genes were annotated to encode auxin-responsive proteins, 3 genes were annotated to encode abscisic acid-related proteins, and 1 gene was a GH3 auxin-responsive promoter. This study not only shed new light on excavating candidate genes for soybean plant type traits but also construct ideal soybean type and promoting molecular-assisted breeding.

**Keywords:** Soybean; Physical map; Overview; Plant height; Gene mining

大豆(*Glycine max*)有几千年的种植历史,作为经济作物、油料作物和饲料作物在国民经济中占有很大比重,30%的食用油和69%的植物蛋白由大豆供给<sup>[1]</sup>。中国大豆产量曾经长期居于世界首位并大量出口,在20世纪30年代,大豆出口量约占世界大豆出口总量的90%,20世纪60年代,大豆年出口量最多时达到177万t<sup>[2]</sup>。但近年来,中国大豆种植业的高投入、低产出、效益不显著使大豆种植面积逐年缩减,早已不能满足国内与日俱增的大豆需求量,屡创新高的大豆进口总量让中国成为世界最大的大豆进口国,为了避免大豆过度依赖进口和改变

国产大豆产业的严峻形势,大豆单产亟待提高。株高性状是影响大豆单产的重要农艺性状,且是复杂的数量性状,是目前大豆QTL定位研究中非常重要的目标性状,对大豆株高性状的研究具有一定的理论与现实意义。

Overview是基于统计学的分析方法,其对原始QTL数据的要求不高,可基于统计学的方法,将不同遗传背景、不同研究方法的结果结果进行整合,实现对试验染色体的“扫描”<sup>[3]</sup>。另外,Overview方法在优化QTL和缩小原始QTL置信区间等方面效果显著,可以作为其它分析的补充和证明。Chardon

收稿日期:2019-06-10

基金项目:黑龙江省农业科学院院级课题(2018YYYYF021);七大农作物育种资助项目(2016YFD2100201-15);农业部农作物种质资源保护与利用专项(2017NWB036-23);科技部、财政部国家科技基础条件平台子平台资助项目(NICGR2017-024)。

第一作者简介:尹振功(1986-),男,博士,助理研究员,主要从事大豆和食用豆育种研究。E-mail: yinzhengong@163.com。

通讯作者:魏淑红(1963-)女,学士,研究员,主要从事食用豆、大豆遗传育种研究。E-mail: shi.yongdou@163.com。

等<sup>[4]</sup>利用 Overview 方法优化了 313 个来自不同遗传背景的玉米开花期性状 QTL,得到了 62 个“真实”QTL;王毅<sup>[5]</sup>在 2006 年利用 Overview 的分析方法对 127 个玉米株高性状 QTL 进行优化,获得40 个“真实”QTL,进一步挖掘到玉米株高性状相关的候选基因,表明 Overview 分析方法在候选基因挖掘方面的有效性;史利玉<sup>[6]</sup>在利用 Overview 的分析方法对 57 个玉米灰斑病抗性 QTL 进行优化,得到 7 个真实性 QTL,在染色体上 3 个玉米灰斑病抗性热点区域内,分别定位到 10 个候选基因,为玉米灰斑病抗性基因的精细定位和克隆奠定基础;刘硕等<sup>[7]</sup>利用 Overview 的分析方法,对 37 个研究中定位的 138 个大豆蛋白性状 QTL 进行优化,获得 6 个重复性好的“真实”QTL,筛选出与大豆蛋白性状 QTL 紧密相关的标记 Satt127,此标记在多个研究中被证明与大豆蛋白有关;高利芳等<sup>[8]</sup>利用 Overview 分析方法优化了 201 个大豆株高性状 QTL,获得 15 个株高性状“真实”QTL,并将置信区间缩小到 0.1 cM,进一步挖掘到可能参与调节株高的 17 个候选基因,这些候选基因大多数被注释为生长素响应蛋白和转录因子,为大豆株高性状 QTL 定位及精细定位提供了新途径。

大豆的基因组测序完成后,丰富的物理图谱位点信息将加速相关性状的精细定位和基因克隆<sup>[9]</sup>。在目前已研究的主要株型性状中,株高性状的研究基础较好,定位到的 QTL 较多。目前已在大豆中鉴定出 *cd1*、*Dt1* 和 *GmBR1* 等基因影响大豆株高的生长发育<sup>[10-12]</sup>。本研究首次以大豆基因组物理图谱为背景,利用近 30 年 Soybase (<http://www.soybase.org/>) 发表的与大豆株高性状相关的 QTL 位点,通过 Overview 分析对这些区间进行优化,候选区段注释到可能与大豆株高性状相关的候选基因,为构建大豆理想株型、提高大豆群体产量和促进分子辅助育种提供新思路。另外,以大豆基因组物理图谱为背景,依据 QTL 在大豆连锁群上的遗传位置找到相应的分子标记,并转换成 QTL 在染色体上的物理位置,这样以 bp 的形式更能直接反应出 QTL 的大小,体现 QTL 定位方法的准确性和直观性。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

本研究搜集 1989-2019 年 Soybase ([www.soybase.org](http://www.soybase.org/)) 网站上发布的株高性状 QTL,根据原始图谱的 QTL 位点,依据相应标记在物理图谱的位置进行转换,选择原 QTL 区间内标记覆盖物理图谱的最

大范围为该 QTL 的区间,如果原始 QTL 区间内标记无法在物理图谱寻找对应的位置,或是区间内只有 1 个标记可以找到对应物理位置,则舍弃该 QTL。

### 1.2 方法

1.2.1 Overview 分析 Overview 具体方法参照 Chardon 等<sup>[4]</sup>。利用函数 NORMDIST( $P_i$ ; QTL Position;  $S_i$ ;  $false = 0$ ),以 Williams 82 物理图谱为参考图谱,模拟运算染色体上每 0.5 Mb 单位内的正太函数值,其中, $P_i$  代表第  $i$  个株型性状 QTL 的位置, QTL Position 代表 QTL 的物理位置,方差  $S_i$  则由公式  $S_i^2 = \left[ \frac{CI}{2 \times 1.96} \right]^2$  得到,其中 CI 为株型性状 QTL 在大豆基因组物理图谱上的置信区间,  $false = 0$  能实现正态函数到概率密度函数的回归, QTL 的概率密度函数,  $p(x)$  是第  $x$  个位置上  $i$  个株型性状 QTL 的正态分布函数的和,公式如下:

$$p(x, x + 0.5) = \frac{\sum_{i=1}^{nbqtl} \int_x^{x+0.5} N(P_i, S_i^2) d(x)}{nbE}$$

$u(x)$  是  $P(x)$  的标尺统一可能性函数,  $p(x)$  函数位于两条直线  $u(x)$  和  $H(x)$  之上的峰值即判定存在 QTL 热点区域和真实性 QTL,其中  $H(x)$  为 5 倍的  $u(x)$ ,  $u(x)$  和  $H(x)$  的公式如下:

$$U(x) = \frac{nbQTL/nbE}{Total length of map} \times 0.5$$

$$H(x) = 5 \times \frac{nbQTL/nbE}{Total length of map} \times 0.5$$

其中,  $nbQTL$  表示染色体 QTL 的数目,  $nbE$  表示试验总数目,  $Total length of map$  表示图谱总长度。

1.2.2 候选基因挖掘 根据 Overview 分析所得到的 QTL 物理位置,以 Williams 82 物理图谱为参考图谱,在 phytozome ([https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html#!info?alias=Org\\_Gmax](https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html#!info?alias=Org_Gmax)) 网站下载基因序列,并在 KEGG: Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (<http://www.genome.jp/kegg/>) 数据库注释。

### 1.3 数据分析

采用 Excel 2013 对数据进行分析 and 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 大豆株高性状 QTL 的搜集

根据 QTL 标记的物理位置,在前人研究结果中筛选出 249 个应用不同的作图群体和不同的作图方法得到的株高性状 QTL,这些原始 QTL 分布在 20 条连锁群上,平均每个连锁群分布 12.45 个 QTL(表 1)。

表 1 根据标记的物理位置整合的株高性状 QTL  
Table 1 The QTL for plant height traits integrated according to the physical location of the markers

QTL 个数	母本	父本	群体大小	分析方法	群体类型
No. of QTL	Parent 1 (♀)	Parent 2 (♂)	Population size	Analysis method	Population type
4	Minsoy	Noir 1	240	IM	RIL
5	PI27890	PI290136	69	IM	F <sub>2:5</sub> RIL
4	S100	Tokyo	116	ANOVA	F <sub>2</sub>
1	<i>G. max</i>	<i>G. soja</i>	53	IM	BC3
9	Minsoy	Noir 1	267	ANOVA	F <sub>7:11</sub> RIL
1	Essex	Forrest	100	ANOVA	F <sub>5:10</sub> RIL
1	Flyer	Hartwig	94	ANOVA	F <sub>5:11</sub> RIL
1	Essex	Essex	177	SAS	F <sub>4:6</sub>
12	BSR 101	LG82-8379	167	ANOVA	F <sub>2:5</sub>
6	IA2008	PI468916	468	MNTECRLO	BC <sub>2</sub> F <sub>4</sub>
5	IA2008	PI468916	468	CIM	BC <sub>2</sub> F <sub>4</sub>
12	Kefeng 1	1138-2	201	CIM	F <sub>2:10</sub> RIL
5	PI27890	PI290136	248	BS	F <sub>7:10</sub> RIL
8	Kefeng 1	Nannong1138	206	CIM	F <sub>2:10</sub> RIL
1	Variety 7499	PI245331	295	SIM	BC <sub>2</sub> F <sub>4</sub>
8	RG10	OX948	169	ANOVA	F <sub>6:7</sub> RIL
8	Charleston	Dongnong594	154	CIM	F <sub>2:10</sub> RIL
22	Charleston	Dongnong594	143	CIM	F <sub>2:10</sub> RIL
2	Lawrence	LG96-6607	94	JoinMap	BC <sub>3</sub> F <sub>2</sub>
3	Beeson 80	LG92-1143	68	JoinMap	BC <sub>2</sub> F <sub>5</sub>
1	Kenwood	LG94-1713	74	JoinMap	BC <sub>1</sub> F <sub>5</sub>
2	Essex	Forrest	100	WinQTLCart 2. 5	F <sub>5:16</sub> RIL
1	Pioneer 9071	Line #8902	133	ANOVA	F <sub>4:7</sub> RIL
26	Charleston	Dongnong594	147	ICIM, CIM	F <sub>2:21</sub> RIL
3	Jinpumkong 2	SS2-2	89	ANOVA	F <sub>2:8</sub> RIL
3	OAC Millennium	Heinong 38	98	ANOVA	F <sub>4:7</sub> RIL
5	Noir 1	Minsoy	284	Analysis of variance	F <sub>2:7</sub> RIL
2	PI171451	Hwaeomputkong	126	CIM	F <sub>2:5</sub> RIL
8	Williams 82	PI90566-1	93	CIM	BC <sub>3</sub> F <sub>3</sub>
5	OAC Millenium	Heinong 38	92	ANOVA	F <sub>4:7</sub> RIL
1	OAC Wallace	OAC Glencoe	203	ICIM, QM	F <sub>4:6</sub> RIL
4	PI97100	Coker237	111	ANOVA	F <sub>2</sub>
14	Young	PI416937	120	ANOVA	F <sub>2:4</sub> RIL
14	PI27890	PI290136	224	ANOVA	F <sub>9:12</sub> RIL
3	S100	Tokyo	116	ANOVA	F <sub>2</sub>
4	Minsoy	Archer	233	IM	F <sub>2:7</sub> RIL

续表 1

QTL 个数	母本	父本	群体大小	分析方法	群体类型
No. of QTL	Parent 1 ( ♀ )	Parent 2 ( ♂ )	Population size	Analysis method	Population type
3	Noir 1	Archer	240	IM	F <sub>2:7</sub> RIL
9	Jiyu 50	Jinong 18	380	QTL Cartographer 2. 5	F <sub>2</sub>
7	Wyandot	PI 567301B	1536	CIM	F <sub>2:7</sub> RIL
1	Essex	Forrest	368	CIM	F <sub>5:16</sub> RIL
2	Hefeng 25	Maple Arrow	600	CIM	F <sub>5:6</sub> RIL
1	Kenjian4	Fengshou24	86	CIM	F <sub>2:3</sub> RIL
12	Magellan _ pI 438489B	Magellan _ pI 567516C	372	CIM	F <sub>2:16</sub> RIL

2.2 大豆株高性状 QTL 的 Overview 分析

应用 Overview 分析方法鉴定到重演性较好的 QTL 置信区间共 32 个,分布在不同的连锁群上,D1b、A1、C2、M、F、L 连锁群的重演性较好的置信区间较多。在 D1b 连锁群上鉴定出 3 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别位于 9.5 ~ 11.0 Mb、34.5 ~ 37.5 Mb 和 46 ~ 48 Mb,图距分别为 1.5、3.0 和 2.0 Mb;在 A1 连锁群上鉴定出 3 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别位于 3.5 ~ 4.0 Mb、27.5 ~ 32.0 Mb 和 35.5 ~ 39.0 Mb,图距分别为 0.5、4.5 和 3.5 Mb;在 C2 连锁群上鉴定出 4 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别位于 16.5 ~ 17.0 Mb、26.0 ~ 28.5 Mb、36 ~

38 Mb 和 40.5 ~ 43.0 Mb,图距分别为 0.5、1.5、2.0 和 2.5 Mb;在 M 连锁群上鉴定出 3 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别位于 2.0 ~ 2.5 Mb、4.0 ~ 5.5 Mb 和 14.5 ~ 15.0 Mb,图距分别为 0.5、1.5 和 0.5 Mb;在 F 连锁群上鉴定出 3 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别位于 5.5 ~ 7.0 Mb、24.5 ~ 28.0 Mb 和 33.0 ~ 34.5 Mb,图距分别为 1.5、3.5 和 1.5 Mb;在 L 连锁群上鉴定出 4 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别位于 1.0 ~ 1.5 Mb、33.5 ~ 35.0 Mb、41.0 ~ 42.5 Mb 和 44.0 ~ 45.5 Mb,图距分别为 0.5、1.5、1.5 和 1.5 Mb(表 2)。

表 2 利用 Overview 方法得到的大豆株高稳定 QTL 区间

Table 2 Stable QTLs related to plant heiht integrated by Overview method							
染色体	连锁群	QTL 区间	图距	染色体	连锁群	QTL 区间	图距
Chromosome	Linkage group	QTL regions/Mb	Map distance/Mb	Chromosome	Linkage group	QTL regions/Mb	Map distance/Mb
Gm02	D1b	9.5 – 11.0	1.5	Gm09	K	43.0 – 45.5	2.5
Gm02	D1b	34.5 – 37.5	3.0	Gm10	O	42.5 – 47.0	4.5
Gm02	D1b	46.0 – 48.0	2.0	Gm11	B1	7.5 – 8.5	1.0
Gm03	N	34.0 – 36.5	2.5	Gm11	B1	14.0 – 15.0	1.0
Gm04	C1	2.0 – 2.5	0.5	Gm13	F	5.5 – 7.0	1.5
Gm05	A1	3.5 – 4.0	0.5	Gm13	F	24.5 – 28.0	3.5
Gm05	A1	27.5 – 32.0	4.5	Gm13	F	33.0 – 34.5	1.5
Gm05	A1	35.5 – 39.0	3.5	Gm16	J	2.5 – 4.0	1.5
Gm06	C2	16.5 – 17.0	0.5	Gm16	J	32.5 – 33.5	1.0
Gm06	C2	26.0 – 28.5	2.5	Gm17	D2	12.0 – 14.5	2.5
Gm06	C2	36.0 – 38.0	2.0	Gm18	G	36.5 – 39.0	2.5
Gm06	C2	40.5 – 43.0	2.5	Gm18	G	48.5 – 51.0	2.5
Gm07	M	2.0 – 2.5	0.5	Gm19	L	1.0 – 1.5	0.5
Gm07	M	4.0 – 5.5	1.5	Gm19	L	33.5 – 35.0	1.5
Gm07	M	14.5 – 15.0	0.5	Gm19	L	41.0 – 42.5	1.5
Gm09	K	6.0 – 8.5	2.5	Gm19	L	44.0 – 45.5	1.5

2.3 大豆株高性状候选基因挖掘

根据 Overview 分析所得到的 QTL 物理位置,以 Williams 82 物理图谱为参考图谱,根据 phytozome 网站的基因序列在 KEGG 数据库的注释,分析到 1 个与植株高度、果实成熟和抗逆性等植物生理过程直接相关的通路—植物激素信号转导通路 (ID: Ko04075),该通路可能为大豆株高调控的主要通路 (图 2)。在此通路内注释到 13 个与株高直接或间接相关的基因:*Glyma. 04G025300*、*Glyma. 04G025500*、*Glyma. 05G196300*、*Glyma. 09G073300*、*Glyma. 10G209700*、*Glyma. 19G183700*、*Glyma. 19G183800*、*Glyma. 19G195200* 和 *Glyma. 19G183900* 被注释为生长素响应蛋白,

*Glyma. 03G127600*、*Glyma. 05G182500* 和 *Glyma. 03G128200* 被注释为 ABA 相关;*Glyma. 07G057900* 被注释为 GH3 生长素响应启动子 (表 3)。生长素响应蛋白被人们所熟知是由于 Small Auxin-up RNA (SAUR) 基因首次在大豆下胚轴中被发现,SAUR 基因主要在生长的下胚轴或其它伸长组织中表达,暗示了 SAUR 基因在细胞伸长的调节机制中发挥重要作用,可能影响株高的发育机制<sup>[13]</sup>。ABA 是一种在植物生长发育过程中起着非常重要作用的植物激素,不仅能在植物应对逆境胁迫时发挥重要功能,还可以影响种子的萌发和抑制植株茎的伸长<sup>[14-15]</sup>。

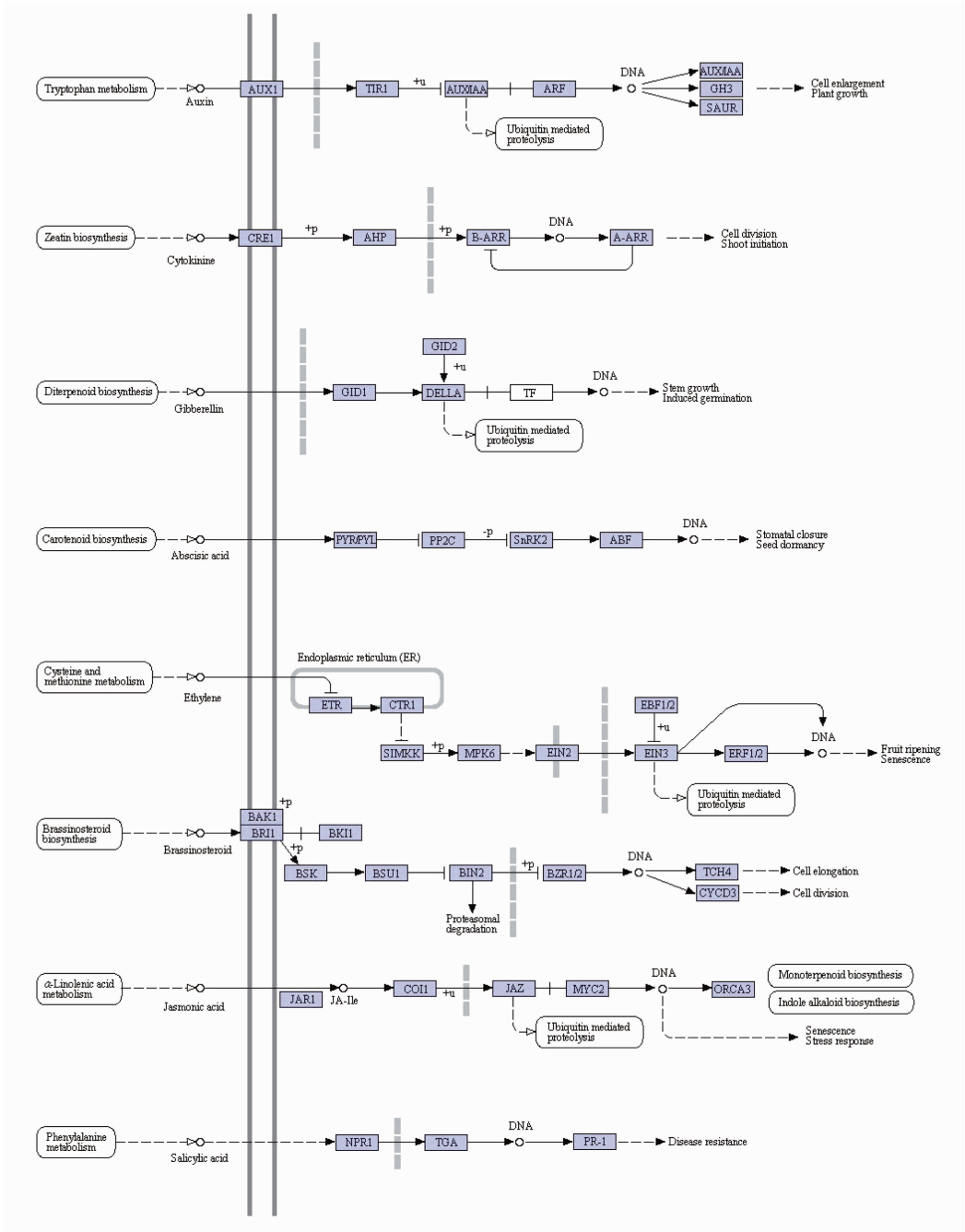


图 2 植物激素信号转导  
Fig. 2 Plant hormone signal transduction

表 3 注释到的与大豆株高性状相关的候选基因

Table 3 Annotation of 13 candidate genes related with soybean plant height

基因编号	注释	通路	通路编号
Gene ID	Annotation	Pathway	Pathway ID
Glyma. 03G127600	ABA 相关	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 03G128200	ABA 相关	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 04G025300	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 04G025500	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 05G182500	ABA 相关	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 05G196300	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 07G057900	GH3 生长素响应启动子	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 09G073300	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 10G209700	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 19G183700	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 19G183800	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 19G183900	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075
Glyma. 19G195200	生长素响应蛋白	植物激素信号转导	ko04075

3 讨论

2010 年 Schmutz 等<sup>[9]</sup>在国际顶级杂志 Nature 上发表大豆 (*Glycine max*) 基因组论文,利用大豆基因组信息,许多影响重要农艺性状的功能基因被成功克隆,其中包含少量株型性状的基因,精细解析了大豆功能基因的调控网络和作用机制,为分子设计育种和培育高产大豆品种奠定了坚实的基础。由于是基于测序分析获得的物理图谱,所以分辨率显著高于遗传图谱<sup>[16]</sup>。

本研究首次以大豆基因组物理图谱为背景,以碱基对的形式直接体现 QTL 的大小,利用 Overview 分析方法整合了来自国内外不同作图群体、不同作图方法和不同遗传背景的 249 个具有物理位置的株高性状 QTL,鉴定到重演性较好的株高性状 QTL 置信区间共计 32 个,分布在大豆 D1b、N、C1、A1、C2、M、K、O、B1、F、J、D2、G 和 L 连锁群上,其中 C2 和 L 连锁群上重演性较好的 QTL 置信区间最多,C2 连锁群上有 4 个,分别是 16.5 ~ 17.0 Mb、26.0 ~ 28.5 Mb、36.0 ~ 38.0 Mb 和 40.5 ~ 43.0 Mb;L 连锁群上有 4 个,分别是 1.0 ~ 1.5 Mb、33.5 ~ 35.0 Mb、41.0 ~ 42.5 Mb 和 44.0 ~ 45.5 Mb,与前人研究相比,极大的丰富了大豆株高性状 QTL,为大豆主要株型性状候选基因挖掘奠定坚实基础。

高利芳等<sup>[8]</sup>利用 Overview 分析方法,结合大豆基因组信息共预测了 340 个候选基因,通过对“通用”QTL 位点内基因功能注释,发现有 17 个基因编

码赤霉素和生长素合成与响应的蛋白、促进细胞延伸的因子、细胞色素 P450 类蛋白、RNA 合成相关蛋白等,可能与株高相关。本研究在候选区段内直接注释到植物激素信号转导通路 (ID: Ko04075),该通路 with 植物细胞增大、分化、茎生长、休眠、果实成熟和抗逆性等植物生理过程紧密相关,通路中包含 13 个候选基因,9 个基因被注释为生长素响应蛋白,3 个基因被注释为脱落酸相关 (ABA)。生长素响应蛋白最初在植物的下胚轴中被发现,以 Small auxin-up RNA (SAUR) 的形式被人们所熟知<sup>[13]</sup>,SAUR 基因主要在生长的下胚轴或其它伸长组织中表达,表明 SAUR 基因在细胞伸长和茎发育过程中发挥重要作用<sup>[17]</sup>。ABA 对植物的抗逆性和生长发育进行调控,与直接作用于茎生长的赤霉素具有拮抗作用<sup>[18]</sup>。

综上,本研究注释到的株高性状候选基因大多都与生长素和脱落酸等通路相关,而生长素、和脱落酸等植物激素都直接或间接的调节植物生长发育过程中的各个生理过程,当然也包含茎的发育过程,所以本 Overview 分析方法进行株高性状候选基因的挖掘具有一定的实际意义,对分子辅助育种的发展具有促进作用。

4 结论

株高是作物株型的重要组成因子,与作物产量密切相关。对调控大豆株高性状候选基因的挖掘是大豆分子辅助育种的重要组成部分。本研究利

用 Overview 分析结合大豆基因组物理图谱挖掘到影响大豆株高的通路和候选基因,为构建大豆理想株型和促进高产育种提供新思路。

参考文献

[1] Lam H-M, Xu X, Liu X, et al. Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection[J]. Nature Genetics, 2010, 42(12): 1053-1059.

[2] 王连铮, 王岚, 赵荣娟, 等. 优质、高产大豆育种的研究[J]. 大豆科学, 2006, 25(3): 205-211. (Wang L Z, Wang L, Zhao R J, et al. Study in soybean breeding of high quality and high yield[J]. Soybean Science, 2006, 25(3): 205-211. )

[3] Qin H, Liu Z, Wang Y, et al. Meta-analysis and overview analysis of quantitative trait locis associated with fatty acid content in soybean for candidate gene mining[J]. Plant Breeding, 2018, 137(2): 181-193.

[4] Chardon F, Virlon B, Moreau L, et al. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and syntenic conservation with the rice genome[J]. Genetics, 2004, 168(4): 2169-2185.

[5] 王毅. 玉米本地化生物信息库的构建和 QTL 的整合、比较及元分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2006. (Wang Y. The construction of local maize bioinformatics database and integration, comparison and meta-analysis of QTL[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, Master's Thesis, 2006. )

[6] 史利玉. 玉米抗粗缩病及灰斑病基因的初步定位[D]. 雅安: 四川农业大学, 2007. (Shi L Y. Preliminary mapping genes of maize resistance to roughage and gray spot disease[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2007. )

[7] 刘硕, 罗玲, 刘章雄, 等. 大豆蛋白质含量 QTL 的“整合”及 Overview 分析[J]. 大豆科学, 2011, 30(1): 1-7. (Liu S, Luo L, Liu Z X, et al. Integration of QTLs related to soybean protein content and qualification of them by Overview method [J]. Soybean Science, 2011, 30(1): 1-7. )

[8] 高利芳, 郭勇, 郝再彬, 等. 大豆株高 QTL 的“整合”及 Overview 分析[J]. 遗传, 2013, 35(2): 215-224. (Gao L F, Guo Y, Hao Z B, et al. Integration and “Overview” analysis of QTLs related to plant height in soybean[J]. Hereditas, 2011, 30(1):

1-7. )

[9] Schmutz J, Cannon S B, Schlueter J, et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean [J]. Nature, 2011, 463 (7278): 178-183.

[10] Wang M, Sun S, Wu C, et al. Isolation and characterization of the brassinosteroid receptor gene (GmBRI1) from *Glycine max* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2014, 15(3): 3871-3888.

[11] Zhang J, Song Q, Cregan P B, et al. Genome-wide association study for flowering time, maturity dates and plant height in early maturing soybean (*Glycine max*) germplasm[J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 217.

[12] Zhang H, Zhang D, Han S, et al. Identification and gene mapping of a soybean chlorophyll-deficient mutant[J]. Plant Breeding, 2011, 130(2): 133-138.

[13] Gil P, Green P J. Regulatory activity exerted by the SAUR-AC1 promoter region in transgenic plants[J]. Plant Molecular Biology, 1997, 34(5): 803-808.

[14] Argyris J, Dahal P, Hayashi E, et al. Genetic variation for lettuce seed thermoinhibition is associated with temperature-sensitive expression of abscisic acid, gibberellin, and ethylene biosynthesis, metabolism, and response genes[J]. Plant Physiology, 2008, 148(2): 926-947.

[15] Arney S E, Mitchell D L. The effect of abscisic acid on stem elongation and correlative inhibition[J]. New Phytologist, 1969, 68(4): 1001-1015.

[16] Belarmino L C, Oliveira A R S, Brasileiro-Vida A C, et al. Mining plant genome browsers as a means for efficient connection of physical, genetic and cytogenetic mapping: an example using soybean [J]. Genetics and Molecular Biology, 2012, 35(1): 335-347.

[17] Hu W, Yan H, Luo S, et al. Genome-wide analysis of poplar SAUR gene family and expression profiles under cold, polyethylene glycol and indole-3-acetic acid treatments[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 128:50-65.

[18] Aleman F, Yazaki J, Lee M, et al. An ABA-increased interaction of the PYL6 ABA receptor with MYC2 Transcription Factor: A putative link of ABA and JA signaling[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 28941.