



大豆株高与重要性状的相关性及其定位研究进展

赵宏亮¹, 王 萍²

(1. 淮阴工学院 生命科学与食品工程学院, 江苏 淮安 223003; 2. 淮阴工学院 高等教育研究所, 江苏 淮安 223003)

摘 要:大豆株高对大豆产量形成具有重要作用, 基于前人研究, 将大豆的重要农艺性状归纳总结为产量及其构成因素、株型性状和倒伏性状, 本文详细综述了株高与这 3 类性状之间相关性的研究进展, 对进一步通过协调性状间的相互作用、提升产量潜力具有重要的参考价值。同时, 本文全面综述了基于连锁分析定位到的大豆株高 QTL 和基于全基因组关联分析定位到的大豆株高 QTN, 为精准定位控制株高的位点和进一步挖掘潜在候选基因提供了有益参考。
关键词:株高; 产量及其相关性; 株型性状; 倒伏性状; 相关性; 定位研究

Progress on the Correlation Between Plant Height and Important Traits and Its Location Study in Soybean

ZHAO Hong-liang¹, WANG Ping²

(1. Faculty of Life Science and Food Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223003, China; 2. Higher Education Institute, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223003, China)

Abstract: Soybean plant height plays an important role in the formation of soybean yield. Based on previous studies, the important agronomic traits of soybean were summarized as yield and its component, plant type traits and lodging traits, and the correlation between plant height and those three types of traits were reviewed. It has an important reference value to further enhance the yield potential through coordinating the interactions between the traits. Meanwhile, a comprehensive review were conducted on the QTL of soybean plant height based on linkage analysis, and the QTN of soybean plant height based on genome-wide association analysis. It provides a useful reference for accurately mapping the loci of plant height, as well as further mining potential candidate genes.

Keywords: plant height; yield and its components; plant type traits; lodging traits; correlation; location study

大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]起源于中国, 甲骨文中有大豆古名“菽”字^[1], 《礼记》中有“食菽与鸡”的记载, 在我国已有悠久的栽培历史, 是我国国民经济中最重要的粮油作物和经济作物。进入 21 世纪以来, 我国国民经济持续高速发展, 畜牧业、加工业和食品业齐头并进、发展迅猛, 国民消费结构升级, 对油和肉的消费量大幅增加, 因而对大豆的需求量急剧增加, 产需缺口不断扩大, 进口量连年递增^[2], 与此同时, 国产大豆生产成本高于国际大豆, 遭受严重挤压, 以致国内大豆种植面积和总产量逐年下滑。目前, 我国是全球最大的大豆进口国^[3]。

大豆产业关系国家粮食安全, 2014 年在东北三省和内蒙古试行旨在保障生产者的基本种粮收益, 稳定粮食生产的大豆目标价格政策、2015 年农业部下发《关于促进大豆生产发展的指导意见》、2016 年实行耕地轮作休耕制度、推行“镰刀湾”地区玉米种植结构调整以及 2019 年实行以“扩面、增产、提质、绿色”为目标的大豆振兴计划, 为扭转近年来大豆种植面积连年下降的消极态势、增加我国大豆有效

供给提供了强有力的支撑, 大豆种植面积出现恢复性增长的良好态势。尽管如此, 我国仍呈现供需齐升, 进口量增加的趋势, 2020 年我国进口大豆突破 1 亿 t 关口, 达到 10 032.73 万 t, 因此, 进一步提高产量、提升国产大豆供给水平是现阶段的重要目标之一^[4]。

株高是大豆重要产量性状, 为挖掘大豆单产潜力, 研究者们围绕这个性状开展了广泛而深入的研究。本研究仅对其与产量及其构成因素、株型、倒伏等密切相关性状的相关性, 以及基于连锁分析和全基因组关联分析的 QTL 和 QTN 定位研究方面进行综述, 旨在为进一步探究株高增产潜力、精准定位控制株高性状位点提供参考。

1 大豆株高与重要性状的相关性研究

数量遗传学家和育种家非常注重大豆农艺性状之间或促进或制约的相互作用, 利用性状间的相互作用可实现提高产量的目的。对于株高而言, 与之密切相关的性状可归结为 3 类: 产量及其构成因素、株型性状和倒伏性状。

1.1 大豆株高与产量及其构成因素的相关性

1.1.1 产量 王金陵^[5]指出株高与产量呈正相关;Ouarrara 等^[6]发现,株高和结荚高度的降低,会引起大豆减产;章建新等^[7]研究认为株高和主茎节数与单株产量呈正相关;薛红等^[8]利用灰色关联度分析方法研究了产量相关性状对产量影响的主次关系,结果表明底荚高度、株高、主茎节数和产量的关联度最高,证明株高对产量影响较大。这些研究结果比较一致地肯定了株高对于大豆产量形成的积极作用,但学者们的研究结论不尽一致,如王彩洁等^[9]的研究结果表明,产量高低主要取决于有效荚数、单株有效荚数、单株粒数、有效分枝和底荚高度,与株高、生育日数和主茎节数没有相关性;韩秉进等^[10]也认为提高大豆产量主要应通过增加有效荚数来增加单株粒数,并提高经济系数,而经济系数与株高呈显著负相关。还有研究者认为在一定范围内株高与产量呈正相关关系,如李莹^[11]研究认为,在90~100 cm时,株高与产量的相关性不显著,在株高于100 cm时,株高与产量呈负相关关系。上述研究中所得结论尽管不一致,但并不矛盾,一方面是试验材料、研究条件差异所致,另一方面农艺性状易受环境影响,而且产量又是一个综合的性状。

1.1.2 产量构成因素 大豆产量由单位面积植株数、单株有效荚数、单荚有效粒数和百粒重4个因素构成,即产量由种植密度和单株产量所决定。在一定的种植密度范围下,大豆产量主要取决于单株产量,单株产量由单株粒数和百粒重决定,单株粒数由单株荚数和每荚粒数决定。株高的遗传力较高,能稳定遗传,选择的可靠性大,对其选择应严格且在早期世代进行。因此,研究者们往往通过相关性分析、灰色关联度分析、主成分分析、通径分析等研究株高与产量构成因素之间的关系,研究和探讨农艺性状间的遗传联系,进而通过协调与产量性状间的关系促进产量的提高。

罗瑞萍等^[12]以12个春大豆新品种(系)为材料,对主要农艺性状进行了相关分析,发现株高与百粒重显著正相关,与单株荚数和单株粒数呈不显著负相关关系,表明株高与产量构成因素间均存在制约关系。徐巧珍等^[13]研究不同类型大豆性状间的灰色关联度分析也发现类似结论,单株粒重、株高、主茎节数、分枝数、总荚数5个性状呈正相关,百粒重与单株粒重正相关,百粒重与株高、主茎节数、分枝数、总荚数负相关。在诸多研究中也出现不同的研究结论,刘明等^[14]认为株高与单株荚数、单株粒数、单株产量极显著正相关,与百粒重显著正相关,可能原因是栽培方式引起了性状间相互关系的改变。除了栽培方式以外,汪宝卿等^[15]认为不同结荚习性的品种,性状间的关系也是有差异

的,其以87个不同结荚习性的黄淮海夏大豆为材料,对株高、生育期、有效分枝数、主茎节数、茎粗、底荚高度、单株荚数、每荚粒数、单株粒数、单株粒重、百粒重和产量12个产量性状进行了相关性主成分分析,认为亚有限结荚习性的品种株高与百粒重呈极显著负相关,而有限型品种中二者相关性不显著。

可以看出,株高与产量构成因素之间的关系因不同品种类型、栽培方式等而异,在以提高大豆产量为目标时,要综合考虑各种限制因素,兼顾株高与其他性状之间的制约与促进关系,使其达到一定的平衡,以培育出高产品种,实现增产的目的。

1.2 大豆株高与株型性状的相关性

自从提出理想株型概念以来,大豆育种家们试图从改良冠层及株型结构着手,进一步提高育成品种的产量潜力。王金陵提出了“生态型育种原则”,率先在大豆育种上提出了株型育种;杜维广等^[16]指出实现大豆超高产有赖于单位面积光能利用效率的提高,开展了株型和高光效育种相关研究;盖钧镒指出大豆理想株型主要是指植株受光态势的茎、叶构成,还包括内在光合特性、物质积累与分配等源、流、库的相应生理过程^[17]。董钻等^[18]经过多年对大豆群体结构及株型研究,并结合他人的研究成果指出株型一般指大豆植株的高低、分枝、分枝长度、分枝角度和叶片的大小、形状、层次分布,叶柄的长短、角度等许多性状。研究表明株高与主茎节数、茎粗、节间长度、分枝数等性状密切相关。

陈恒鹤等^[19]研究大豆株型结构和冠层叶性状与产量的相关性,发现对产量最重要的株型性状是主茎节数和分枝数,株高与分枝数、主茎节数极显著正相关,株高通过对主茎节数和分枝数间接地正作用而掩盖了本身对产量的负作用,在当地大多数情况下,大豆理想株型的结构是在缩短节间长度抗倒伏的基础上增加主茎节数。静广利^[20]在株高与小区产量及其它农艺性状的相关及通径分析中,发现株高与主茎节数极显著正相关,与底荚高度呈极显著负相关,与分枝数、茎粗呈不显著正相关。闫昊等^[21]进行了大豆主茎节数、节间长度遗传分析及与株高关系研究,结果表明主茎节数与株高呈线性正相关,不同亲缘关系大豆品种的节间长度对株高的影响各有差异。

前人研究较一致地认为株高、主茎节数、分枝数等性状是大豆株型的重要性状,性状间关联度较高。一般植株较高,可以降低叶片密度,利于CO₂的扩散,提高群体光合效率,但植株过高,节间过长又易倒伏,影响下部叶片受光,降低个体光合效率。这也是株型育种得到育种家和数量遗传学家高度关注的原因之一。

1.3 大豆株高与倒伏性状的相关性

倒伏是大豆高产稳产优质的重要限制因素之一,大豆植株在生长中期发生倒伏,会打乱叶片在空间的分布秩序,降低下部叶片光合效率,进而减少有效结荚数和百粒重,降低产量,茎秆折断还将破坏茎秆输导系统,严重影响根系向叶片的水分和养分输送以及叶片向荚果的光合产物输送,造成大幅度减产;在生长后期发生倒伏,不仅会引起每荚粒数和粒重减少、含油量降低等问题,而且还会增大收获难度,不利于机械化收获。因此,倒伏是大豆生产上不容忽视的重要问题。倒伏是作物内因和外界环境条件综合作用的结果,前人的研究表明,大豆倒伏现象的发生与气候条件、土壤条件、施肥水平及田间管理措施有着密切的关系,大豆抗倒伏能力主要与株高、主茎节数、茎粗、节间长、茎粗、地上部重量、根系重量等形态指标以及茎秆的力学特性、茎秆挫折力、茎秆机械强度等茎秆力学指标有关。外因是倒伏的诱导因素,而不同基因型抗倒伏能力的差异,则是作物抗倒伏的内因和根本原因。

株高作为植株倒伏最为密切的性状之一,国内外学者进行了大量研究。李灿东等^[22]研究发现,大豆株高、主茎节数、重心高度和倒伏率具有较强的正相关性,株高与产量的负相关关系通过倒伏率实现,倒伏率对产量的负相关性间接因子主要来源于重心高度,同时株高也起到一定的间接效应。周蓉等^[23]研究表明株高、主茎节数、节间长、分枝数、株高/茎粗等与倒伏级别极显著相关,说明大豆植株越高、主茎节数越多、节间越长、分枝数越多的品种,倒伏级别就越高,倒伏就越严重,从而严重影响产量。

徐瑶等^[24]在鼓粒期对大豆形态指标和茎秆力学特性进行了测定,发现株高、鲜重和茎粗与抗倒伏性均呈显著负相关,茎粗/株高与抗倒伏性呈显著正相关;随大豆株高的增加,大豆茎秆的挫折力、弯矩和重力矩均增加,植株易发生倒伏。研究还发现矮秆品种的抗倒伏性较高秆品种更强,株高相近的大豆品种的抗倒伏性与茎秆挫折力关系较大。由于大豆承重的分枝较多,主茎秆不同部位的承载力相差较大。吴晓强等^[25]研究了大豆茎秆压缩力学特性随株高的变化规律,对大豆茎秆轴向压缩的最大承载力、弹性模量、抗压强度和惯性矩的影响进行了试验和分析,研究结果表明,沿茎秆高度方向,茎秆的最大承载力基本呈线性下降趋势,最大值在距地高度 5 cm 以下,抗压强度沿株高基本上保持不变,弹性模量沿株高变化也不大。茎秆的最大承载力随植株高度增加而减小,说明株高越高,在遭遇恶劣环境时容易发生倒伏。何晓莉等^[26]对大

豆茎秆压缩力学特性的研究得到相似结论,研究表明沿茎秆高度方向,最大承载力和惯性矩基本呈线性下降趋势,最大值在距地高度 5 cm 以下,而最大应力基本上不变,弹性模量变化小。说明随着大豆株高增高,倒伏越容易发生。

综合分析,株高因其与诸多产量性状的复杂相互关系,以及与株型和倒伏存在极显著相关关系,研究者们进行了丰富而细致的研究。然而,作为典型的数量性状,具有连续变异且受环境因素影响较为深刻,其表型值与基因型之间的对应关系难以确定,以致传统的农艺学和遗传学研究具有一定的局限性。分子标记技术的发展及统计方法的创新加速了数量遗传学的发展,尤其第一张大豆 RFLP 图谱问世,Song 等^[27]大豆公共图谱 Soymap 2 以及随后一些高密度遗传图谱的构建,使得对控制株高和主茎节数性状位点的定位成为可能,进而为标记和克隆控制株高性状的基因奠定基础。当前,连锁分析和全基因组关联分析 (GWAS) 是进行数量性状定位的主要方法,基于这两种方法,研究者们定位到了控制株高的位点。

2 大豆株高 QTL 定位研究

株高是大豆 QTL 定位研究中非常重要的目标性状。在 1993 年,Mansur 等^[28]以 Minsoy (PI 27890) 和 Noir1 (PI 290136) 的杂交后代为材料,基于 Lark 等构建的 RFLP 遗传图谱,采用 IM 定位方法定位到了 1 个株高 QTL,位于 J 连锁群上。1995 年,Lark 等^[29]以大豆品种 Minsoy (PI 27890) 和 Noir 1 (PI 290136) 为亲本,杂交衍生由 224 个个体组成的 $F_{9,12}$ 重组自交系群体,在 C2、D1a、D1b、J、L、M、N 连锁群上共定位到了 10 个株高 QTL。次年,Lee 等^[30]利用 Yong 和 PI16937 构建重组自交系,该群体由 F_4 代 120 个个体组成,定位到 14 个与株高性状显著相关的位点,分别位于 A2、B1、C1、D1b、F、J、L、K 连锁群。同年,他又以 PI 97100 和 Coker 237 的 F_2 群体作为研究群体,构建了 1 张全长 1 600 cM 的 RFLP 遗传图谱,发现了 3 个与株高相关的 QTL,其中位于 L 连锁群的位点可以解释 67.7% 的表型变异^[31]。随后,Orf 等^[32]利用 Minsoy (PI27890) × Noir1 (PI290136)、Archer (PI 546487) × Minsoy 和 Noir1 × Archer 重组自交系分别定位到 3、4、2 个控制株高的 QTL。

进入 21 世纪以后,继 RFLP 之后,分子标记 SSR 得到了快速发展和应用。Chapman 等^[33]利用 SSR 分子标记对以美国南部、北部代表性大豆品种 Essex 和 Williams 为亲本的 F_2 群体和 $F_{4,6}$ 群体的籽粒蛋白质含量、油分含量以及株高、倒伏等性状进行定位分析, F_2 群体中在 M 连锁群上定位到 1 个株

高主效 QTL 位点 Satt540, $F_{4,6}$ 群体中在 L 连锁群上定位到 1 个株高主效 QTL 位点 Satt239。2004 年, Wang 等^[34]以 IA2008 作为轮回亲本, 以 PI 468916 作为受体亲本, 构建 BC₂F₄ 群体, 该群体包含 468 个个体, 利用 SSR 标记在 C2、E、K、M、O 连锁群上共定位到了 6 个株高 QTL。Kabelka 等^[35]利用 SSR 分子标记, 在由 167 个个体组成的 BSR101 × LG82-8379 的 F₅ 群体中定位到了 12 个株高 QTL, 分别位于 F、A1、G、K、N、C2、O、D1a、D1b 和 H 连锁群, 可以解释 2% ~ 21% 的表型变异。2007 年, 盖钧镒等^[36]以垦丰 1 号和南农 1138-2 为亲本构建重组自交系群体, 对株高、主茎节数、百粒重、蛋白质含量等性状进行 QTL 定位分析, 共检测到 6 个株高 QTL 位点, 分布在 B1、C2 和 F 连锁群上, 其中, 位于 C2 连锁群上的 2 个 QTL 可以分别解释 37.1% 和 31.8% 的表型变异; 同年, 陈庆山等^[37]以亲本 Charleston、东农 594 及其重组自交系为材料, 以 164 个 SSR 分子标记构建遗传图谱, 定位到了 8 个株高 QTL, 分别位于 A1、B1、D1a 和 E 连锁群上。Liu 等^[38]于 2011 年发表的研究显示, 以 SSR 分子标记在 Jinpungkong 2 × SS2-22 和 Iksannamulkong × SS2-2 的重组自交系群体中检测到了 4 个株高 QTL。近年来, 由于 SNP 分子标记遗传稳定性、遗传分析重现性及准确性相较于其他分子标记具有明显优势, 在大豆、玉米、小麦等作物的目标性状的定位研究中发挥了重要作用。Lee 等^[39]基于包含 516 个 SNP 的 Wyandot × PI 567301B 重组自交系群体的遗传图谱, 定位到了 6 个株高 QTL, 位于 C1、C2、B1、H、F 连锁群上, 解释 7% ~ 18% 的表型变异。其中, 位于 H 连锁群上的 2 个 QTL 为首次定位到。

此外, 随着 Meta 分析、Overview 等统计方法的出现及不断创新, 使得通过不同群体、不同环境、不同方法定位到的 QTL 可以整合到已构建的遗传图谱, 进而通过筛选出遗传效应高、置信区间小的 QTL, 可以挖掘与目标性状相关的基因。孙亚男等^[40]以 Charleston 为母本、东农 594 为父本构建重组自交系进行株高 QTL 定位, 结合 Meta 分析方法, 将定位到的 QTL 和收录在 Soybase (<http://soybeanbreederstoolbox.org>) 数据库中的与株高相关的 QTLs 整合到大豆公共遗传连锁图谱 Soymap2 上, 得到了 12 个大豆株高的“通用”QTL, 分别位于 B1、C2、D1a、F、G、K 和 M 连锁群上, 其最小置信区间仅为 0.24 cM。汪霞等^[41]在 2011 年采用类似方法, 在 C2、F、L 和 M 连锁群上得到了 18 个一致性 QTL, 最小置信区间为 0.81 cM。由于 Overview 方法分析 QTL 位点对数据要求简单, 高丽芳等^[42]对 Soybase 网站上以及已发表文献中的 201 个大豆株高相关位点进行元分析和 Overview 分析, 采用这两

种方法进行验证与优化, 得到了 15 个“通用 QTL”, 分别位于 C2、M、B1、F、G 染色体上, 最小置信区间缩至 0.1 cM。随着发表的株高 QTL 数量不断增多, 为准确挖掘株高候选基因, 尹振功等^[43]对 Soybase 网站上发布的 249 个株高 QTL 进行 Overview 分析, 得到了 32 个重复性较好的置信区间, 分别分布在 D1b、N、C1、A1、C2、M、K、O、B1、F、J、D2、G 和 L 连锁群上, 并预测了 13 个与大豆株高相关的基因。

3 大豆株高 QTN 定位研究

全基因组关联分析(GWAS)分析利用覆盖整个基因组的高密度 SNP 进行基因型鉴定, 在植物复杂数量性状的研究上表现出了巨大的优势。随着关联分析的算法模型和分析软件不断得到优化, GWAS 分析已成为研究植物复杂数量性状遗传基础的重要工具。研究者们对多种作物的株高性状的 GWAS 分析进行了有益探索。在大豆株高性状研究上, Zhang 等^[44]利用大豆 SoySNP50K 芯片技术对 309 份早熟大豆种质材料进行基因分型, 采用混合线性模型对大豆株高性状进行 GWAS 分析, 在 20 条染色体上共鉴定到了 27 个与株高性状显著相关的位点, 既有先前报道过的基因座也有新定位到的基因座。

近年来有研究同时对株高和主茎节数两个性状进行 GWAS 分析, 试图从全基因组水平上定位更多相关 QTN, 从而解释二者之间的显著相关关系。杨胜先等^[45]以 135 对 SSR 引物对 257 个栽培大豆品种进行全基因组扫描, 采用广义线性模型(GML)、优化压缩混合线性模型(ECMLM)和上位性关联分析(EAM)3 种方法对株高、分枝数、主茎节数、茎粗和单株荚数进行全基因组关联分析, 两种以上方法重复定位到的株高主效 QTN 为 6 个, 其中两个与已发表的位点重叠; 两种以上方法重复定位到的主茎节数主效 QTN 为 7 个, 均为新定位到的位点, 同时, 发现 6 个 QTN 既为株高主效 QTN 又为主茎节数主效 QTN, 分别位于 B2、D2、E、L 和 N 连锁群上。Chang 等^[46]对 368 个大豆品种(系)进行基因分型, 采用压缩混合线性模型(CMLM)和多位点随机 SNP 效应混合线性模型(mrMLM)对大豆株高和主茎节数进行 GWAS 分析, CMLM 方法定位到了 11 个株高 QTN 和 13 个主茎节数 QTN, 其中新定位到的位点分别为 1 和 10 个; mrMLM 方法则定位到了 34 个株高 QTN 和 30 个主茎节数 QTN, 其中新定位到的位点分别为 9 和 18 个。同时, 发现有 4 对 QTN 同时与株高和主茎节数显著相关, 分别位于第 4、10、14、19 号染色体上, 提示可能存在一个能同时调控株高和主茎节数两个性状。

因为 GWAS 具有检测精度高、高通量、低成本、

节约时间等优势,近年来研究热度较高,成为挖掘作物复杂数量性状遗传信息的重要手段,能够成功鉴定出与目标性状显著相关的新位点。然而,仍有许多连锁分析定位到的位点并未通过 GWAS 分析定位到,这表明连锁分析仍然是挖掘重要复杂数量性状遗传信息的主要手段,不可替代,进而也表明连锁分析与全基因组关联分析是相辅相成的关系,两种方法的结合应用将更有利于数量性状位点的精准定位。

4 结语

大豆株高是重要的产量性状,同时也是重要的株型性状和与倒伏关系最为密切的性状,性状间的关系复杂。在生产实践中要综合考虑和协调性状之间的制约与促进关系,进而提升大豆产量潜力。数量性状定位研究是挖掘潜在控制基因,用于遗传育种实践的前提,本研究全面综述了基于连锁分析和全基因组关联分析定位到的大豆株高 QTL 和 QTN,为进一步精准定位大豆株高的控制位点和挖掘潜在候选基因提供了参考。

参考文献

[1] 李里特. 传统大豆食品的挑战与机遇[J]. 中国食物与营养, 2003 (3): 1-3. (LI L T. Challenges and opportunities of traditional soybean food [J]. Food and Nutrition in China, 2003 (3): 1-3.)

[2] 尚强民. 我国粮食消费需求增加并发生结构性变化引发大豆进口量井喷式增长[J]. 中国粮食经济, 2005 (10): 15-17. (SHANG Q M. Grain consumption demand increased and structural changes led to the blowout growth of soybean imports in China [J]. China Grain Economy, 2005 (10): 15-17.)

[3] 李根. 基于效率视角的中国大豆国际竞争力提升问题研究 [D]. 长春: 吉林财经大学, 2016. (LI G. Research on the international competitiveness of China's soybean based on efficiency [D]. Changchun: Jilin University of Finance and Economics, 2016.)

[4] 冯锋, 张志楠, 谷勇哲, 等. 提升我国大豆供给能力路径刍议 [J]. 中国科学院院刊, 2022 (9): 1281-1289. (FENG F, ZHANG Z N, GU Y Z, et al. Discussion on approaches to improving soybean supply capacity in China [J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2022 (9): 1281-1289.)

[5] 王金陵. 大豆 [M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1982. (WANG J L. Soybean [M]. Harbin: Heilongjiang Science and Technology Press, 1982.)

[6] OUARRARA S, WEAVER D B. Effect of growth habit on yield components of late-planted soybean[J]. Crop Science, 1995, 35: 411-415.

[7] 章建新, 胡根海. 春大豆主要农艺性状的相关分析[J]. 新疆农业科学, 2003, 40 (1): 16-19. (ZHANG J X, HU G H. Correlation analysis of the main agronomic characters in spring soybean [J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2003, 40 (1): 16-19.)

[8] 薛红. 大豆产量及其相关性状的灰色关联度分析[J]. 安徽农学通报, 2009, 15 (11): 139-140. (XUE H. Gray correlation

analysis of soybean yield and its associated traits [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2009, 15 (11): 139-140.)

[9] 王彩洁, 李连华, 李伟. 大豆品种产量与主要性状的主成分分析[J]. 山东农业科学, 2008 (1): 5-6. (WANG C J, LI L H, LI W. Principal component analysis of soybean production and main characters [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2008 (1): 5-6.)

[10] 韩秉进, 潘相文, 金剑, 等. 大豆农艺及产量性状的主成分分析[J]. 大豆科学, 2008, 27 (1): 67-73. (HAN B J, PAN X W, JIN J, et al. Principal component analysis of agronomic and yield-related traits in soybean [J]. Soybean Science, 2008, 27 (1): 67-73.)

[11] 李莹. 大豆品种产量构成因素的研究[J]. 大豆科学, 1984, 3 (3): 209-214. (LI Y. Study on the yield components of soybean varieties [J]. Soybean Science, 1984, 3 (3): 209-214.)

[12] 罗瑞萍, 赵志刚, 姬月梅, 等. 大豆产量及其相关数量性状关系的分析[J]. 安徽农业科学, 2010, 38 (17): 8910-8912. (LUO R P, ZHAO Z G, JI Y M, et al. Research on the relationship between soybean yield and its related quantitative character [J]. Anhui Agricultural Science, 2010, 38 (17): 8910-8912.)

[13] 徐巧珍, 张李江, 沈金雄. 不同类型大豆性状间的灰色关联度分析[J]. 中国油料, 1994, 16 (4): 41-45. (XU Q Z, ZHANG L J, SHEN J X. Analysis of grey related degree among soybean characters in different types [J]. Oil Crop, 1994, 16 (4): 41-45.)

[14] 刘明, 伟召, 杨文钰, 等. 山东间作大豆产量与主要农艺性状关联分析[J]. 中国油料作物学报, 2018, 40 (3): 344-351. (LIU M, WEI Z, YANG W Y, et al. Correlation analysis of yield and agronomic traits of soybean for intercropping in Shangdong [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2018, 40 (3): 344-351.)

[15] 汪宝卿, 张礼风, 慈敦伟, 等. 黄淮海地区夏大豆农艺性状与产量的多元回归及通径分析[J]. 大豆科学, 2010, 29 (4): 255-258. (WANG B Q, ZHANG L F, CI D W, et al. Genetic variation, correlation and principal component analysis on agronomic traits of summer sowing soybean (*Glycine max* Merr.) in Huanghuai Region [J]. Soybean Science, 2010, 29 (4): 255-258.)

[16] 杜维广, 郝迺斌, 满为群. 大豆高光效育种 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2007. (DU W G, HAO N B, MAN W Q. High-level light-efficiency breeding in soybean [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2007.)

[17] 盖钧镒. 大豆高产理想型群体生理基础的探讨 [M]. 南京: 江苏科技出版社, 1990. (GAI J Y. Discussion on the physiology of the high yield population in soybean [M]. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1990.)

[18] 董钻, 那桂秋, 王荣先, 等. 大豆叶-粒关系的研究[J]. 大豆科学, 1993, 12 (1): 1-7. (DONG Z, NA G Q, WANG R X, et al. Study on the leaf-grain relationship in soybean [J]. Soybean Science, 1993, 12 (1): 1-7.)

[19] 陈恒鹤, 李楠. 大豆株型性状的相对遗传进度与配合力[J]. 大豆科学, 1984, 3 (4): 268-279. (CHEN H H, LI N. Relative genetic advance and combining ability of plant type characters in soybeans [J]. Soybean Science, 1984, 3 (4): 268-279.)

[20] 静广利. 株高与小区产量及其它农艺性状的相关及通径分析 [J]. 农业与技术, 2006 (3): 67-68. (JING G L. Correlation and diameter analysis between plant height and cell yield and other agronomic traits [J]. Agriculture and Technology, 2006 (3): 67-68.)

- [21] 闫昊, 王博, 刘宝泉. 大豆主茎节数、节间长度遗传分析及与株高关系研究[J]. 大豆科学, 2010, 29(6): 942-947. (YAN H, WANG B, LIU B Q. Heredity of soybean nodes of main stem and internode length also its correlation with plant height [J]. Soybean Science, 2010, 29(6): 942-947.)
- [22] 李灿东, 郭泰, 王志新, 等. 大豆耐密性状与产量的相关分析[J]. 大豆科学, 2019, 38(6): 862-867. (LI C D, GUO T, WANG Z X, et al. Correlation analysis of density tolerance traits and yield on soybean [J]. Soybean Science, 2019, 38(6): 862-867.)
- [23] 周蓉, 涂赣英, 沙爱华, 等. 大豆种质的倒伏性调查及其相关农艺性状分析[J]. 大豆科学, 2007, 26(1): 41-44. (ZHOU R, TU G Y, SHA A H, et al. Analysis of lodging and some related agronomic characters in soybean germplasm [J]. Soybean Science, 2007, 26(1): 41-44.)
- [24] 徐瑶, 张锐, 董守坤, 等. 不同大豆品种鼓粒期茎秆力学特性与抗倒伏性差异研究[J]. 大豆科学, 2017, 36(6): 905-912. (XU Y, ZHANG R, DONG S K, et al. Study on the differences of mechanical properties and lodging resistance among different soybean varieties in seed-filling period [J]. Soybean Science, 2017, 36(6): 905-912.)
- [25] 吴晓强, 何晓莉, 吕桦, 等. 大豆茎秆压缩力学特性随株高的变化规律[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(2): 721-725, 739. (WU X Q, HE X L, LYU H, et al. Compressive mechanical property of soybean stem with the variation of its plant height [J]. Anhui Agricultural Sciences, 2011, 39(2): 721-725, 739.)
- [26] 何晓莉, 吴晓强, 张立峰, 等. 大豆茎秆压缩力学特性的研究[J]. 农机化研究, 2010, 32(11): 164-169. (HE X L, WU X Q, ZHANG L F, et al. Research of mechanics characteristics for soybean stalks compression [J]. Journal of Agricultural Mechanization Research, 2010, 32(11): 164-169.)
- [27] SONG Q J, MAREK L F, SHOEMAKER R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(1): 122-128.
- [28] MANSUR L M, LARK K G, KROSS H, et al. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological, and seed traits of soybean (*Glycine max* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 86: 907-913.
- [29] LARK K G, CHASE K, ADLER F, et al. Interactions between quantitative trait loci in soybean in which trait variation at one locus is conditional upon a specific allele at another [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1995, 92(10): 4656-4660.
- [30] LEE S H, BAILEY M A, MIAN M A R, et al. Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations [J]. Crop Science, 1996, 36(3): 728-735.
- [31] LEE S H, MIAN M A R, SHIPE E 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.
- [32] ORF J H, CHASE K, JARVIK T, et al. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations [J]. Crop Science, 1999, 39: 1642-1651.
- [33] CHAPMAN A, PANTALONE V R, USTUN A, et al. Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in an F₂ and F_{4,6} soybean population [J]. Euphytica, 2003, 129: 387-393.
- [34] WANG D, GRAEF G L, PROCOPIUK A M, et al. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(3): 458-467.
- [35] KABELKA E A, DIERS B W, FEHR W R, et al. Putative alleles for increased yield from soybean plant introductions [J]. Crop Science, 2004, 44: 784-791.
- [36] GAI J Y, WANG Y J, WU X L, et al. A comparative study on segregation analysis and QTL mapping of quantitative traits in plants—with a case in soybean [J]. Frontiers of Agriculture in China, 2007, 1: 1-7.
- [37] 陈庆山, 张忠臣, 刘春燕, 等. 大豆主要农艺性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(1): 41-47. (CHEN Q S, ZHANG Z C, LIU C Y, et al. QTL analysis of major agronomic traits in soybean [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(1): 41-47.)
- [38] LIU W X, KIM M Y, VAN K, et al. QTL identification of yield-related traits and their association with flowering and maturity in soybean [J]. Journal of Crop Science and Biotechnology, 2011, 14: 65-70.
- [39] LEE S, JUN T H, MICHEL A P, et al. SNP markers linked to QTL conditioning plant height, lodging, and maturity in soybean [J]. Euphytica, 2015, 203: 521-532.
- [40] 孙亚男, 齐照明, 单大鹏, 等. 大豆株高 QTL 的定位与整合分析[J]. 分子植物育种, 2010, 8(4): 687-693. (SUN Y N, QI Z M, SHAN D P, et al. Mapping and meta-analysis of height qtls in soybean [J]. Molecular Plant Breeding, 2010, 8(4): 687-693.)
- [41] 汪霞, 徐宇, 李广军, 等. 大豆株高 QTL 定位及 Meta 分析[J]. 南京农业大学学报, 2011, 34(3): 13-19. (WANG X, XU Y, LI G J, et al. Mapping quantitative trait loci and Meta-analysis for plant height in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2011, 34(3): 13-19.)
- [42] 高丽芳, 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, 2013, 35(2): 215-224.)
- [43] 尹振功, 王强, 孟宪欣, 等. 基因 Overview 和物理图谱的大豆株高性状候选基因挖掘[J]. 大豆科学, 2019, 38(6): 914-920. (YIN Z G, WANG Q, MENG X X, et al. Candidate gene mining of soybean plant height traits based on overview and physical map of soybean genome [J]. Soybean Science, 2019, 38(6): 914-920.)
- [44] ZHANG J, SONG Q J, PERRY 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): 217-228.
- [45] 杨胜先, 牛远, 李梦, 等. 栽培大豆农艺性状的关联分析及优异等位变异挖掘[J]. 中国农业科学, 2014, 47(20): 3941-3952. (YANG S X, NIU Y, LI M, et al. Association mapping of agronomic traits in soybean (*Glycine max* L. Merr.) and mining of novel alleles [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(20): 3941-3952.)
- [46] CHANG F G, GUO C Y, SUN F L, et al. Genome-wide association studies for dynamic plant height and number of nodes on the main stem in summer sowing soybeans [J]. Frontiers Plant Science, 2018, 9: 1184.