



基于 Overview 和物理图谱的大豆主茎节数候选基因挖掘

尹振功^{1,2},王 强²,孟宪欣²,刘广阳²,郭怡璠²,王秀君²,魏淑红²,来永才¹

(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:利用与大豆主茎节数性状相关的 54 个原始 QTL 位点,应用 Overview 方法首次以大豆参考基因组物理图谱为背景进行整合和分析,得到 11 个重演性较好的置信区间,分布在大豆 D1b、C2、B1、F、L 和 I 连锁群上,其中 L 连锁群重演性较好的置信区间较多。对得到的候选区段进行基因注释得到 488 个候选基因,其中 *Glyma. 11G087300*、*Glyma. 20G014300*、*Glyma. 13G221400*、*Glyma. 06G243500*、*Glyma. 13G052900*、*Glyma. 13G052700* 参与植物激素信号转到通路(ID: Ko04075),推测这 6 个基因通过该通路的赤霉素途径和生长素途径参与大豆主茎节数的遗传调控。本研究挖掘到的与茎生长发育及主茎节数直接相关的通路和候选基因能够为构建理想株型和大豆分子辅助育种提供新思路。

关键词:大豆;主茎节数;QTL;Overview;候选基因

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Candidate Gene Mining of Soybean Node Numbers on the Main Stem Based on Overview and Physical Map of Soybean Genome

YIN Zhen-gong^{1,2}, WANG Qiang², MENG Xian-xin², LIU Guang-yang², GUO Yi-fan², WANG Xiu-jun², WEI Shu-hong², LAI Yong-cai¹

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

Abstract: This study integrated and analysed 54 QTLs related to node numbers on main stem based on the physical map of soybean reference genome for the first time. 11 confidence intervals with good reproducibility were obtained by overview analysis on the D1b, C2, B1, F, L and I linkage groups, and the L-linked group had more reciprocal confidence intervals. Gene annotation of the obtained candidate segments yielded 488 candidate genes, among which *Glyma. 11G087300*, *Glyma. 20G014300*, *Glyma. 13G221400*, *Glyma. 06G243500*, *Glyma. 13G052900* and *Glyma. 13G052700* participated in the plant hormone signal transduction (ID: Ko04075). It was speculated that these six genes play the genetic regulation role of soybean main stem through the gibberellin pathway and the auxin pathway. The pathways and candidate genes directly related to stem growth and number of main stem segments discovered in this study will provide new ideas for the construction of ideal plant type and soybean molecular assisted breeding.

Keywords: Soybean; Node numbers; QTL; Overview; Candidate gene

大豆不仅是世界上重要的农作物,而且是食用油和植物蛋白的来源^[1]。高产大豆品种的选育是植物育种工作者不断追求的目标,而主茎节数是影响大豆籽粒产量的重要农艺性状,也是与株高密切相关的复杂数量性状^[2-3]。随着国内外应用不同群体和不同作图方法所定位到 QTL 数量的增加,通过搜集、整合和优化出遗传效应高、置信区间小的

QTL,挖掘与相关性状相关的候选基因显得尤为重要。Overview 是针对染色体“扫描”的一种统计学分析方法,能实现对不同作图群体和不同分析方法结果进行整理和评价,且该方法不仅能达到优化 QTL 的效果,而且对初始数据质量要求不高^[4]。

Chardon 等^[4]整合了 313 个来自于不同作图群体、不同分析方法的玉米开花期 QTL,并首次应用

收稿日期:2019-10-08

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。

来永才(1964-),男,博士,研究员,主要从事作物种质资源创新研究。E-mail: yame0451@163. com。

Overview 方法得到了 62 个“真实”QTL。王毅^[5]利用 Overview 分析方法获得 40 个株高性状“真实”QTL,通过对 127 个原始 QTL 的优化挖掘到玉米株高性状相关的候选基因,进一步证明了 Overview 分析方法在相关性状候选基因挖掘方面的重要性。高利芳等^[6]利用 Overview 的分析方法优化了来自不同遗传背景的 201 个大豆株高性状 QTL,获得 15 个株高性状“真实”QTL,最小置信区间为 0.1 cM,在候选区段内注释到 340 个候选基因,其中 17 个参与调控株高发育,为大豆株高性状 QTL 精细定位提供了新途径。李莹莹等^[7]以大豆物理图谱为参考图谱,利用来自不同遗传背景的 162 个与荚粒数性状相关的原始 QTL 进行 Overview 分析,获得 13 个“真实”QTL,其中 5 个 QTL 区间被缩小到 0.5 Mb,区间内注释到的 11 个候选基因参与植物生长发育、果实成熟等过程。Qin 等^[8]以大豆基因组物理图谱为参考图谱,利用 163 个与脂肪酸性状相关的原始 QTL 进行 Overview 分析,获得 37 个“真实”QTL,分布在 16 条连锁群上,其中 11 个 QTL 区间被缩小到 0.5 Mb,区间内注释到的候选基因参与油脂合成。

目前已被研究的主要大豆产量性状中主茎节数性状的研究不够深入。本研究利用已发表的与大豆主茎节数性状相关的 54 个 QTL 位点,首次以大豆基因组物理图谱为背景,整合不同作图群体和不同分析方法定位到的 QTL,并通过 Overview 分析对这些区间进行优化,候选区段注释到可能与大豆主茎节数性状相关的候选基因,为构建大豆理想株型群体和促进分子辅助育种提供新方法。

1 材料与方法

1.1 材料

在现有研究的基础上进行主茎节数 QTL 的信息整合,搜集 Soybase (www.soybase.org) 网站上 1990–2019 年主茎节数性状 QTL 原始定位的信息,将主茎节数性状 QTL 定位的实际图谱(原始图谱)和目标图谱(Williams 82 物理图谱)的标记位置与物理位置的比对整合。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 个标记且可以找到对应物理位置,则舍弃该 QTL。

1.2 方法

1.2.1 大豆主茎节数 QTL 的 Overview 分析 具体方法参照 Chardon 等^[4]在 Excel 软件中采用 NORMDIST (P_i ; QTLPosition; S_i ; false = 0) 函数,参考图谱设定为 Williams 82 物理图谱,对大豆所有染色体上每 0.5 Mb 单位内的正态函数值进行模拟运算,其中, P_i 代表第 i 个主茎节数性状 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 为主茎节数性状 QTL 以物理图谱为背景的置信区间, 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:

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

式中: $U(x)$ 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 $H(x)$ 。 $U(x)$ 和 $H(x)$ 为两条直线,利用两线之间 $p(x)$ 函数的峰值 QTL 的真实性和热点区域。其中 $H(x)$ 为 5 倍的 $U(x)$, $U(x)$ 和 $H(x)$ 的公式如下:

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

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

式中: $nbQTL$ 表示分布于当前染色体上 QTL 的数目,试验总数目为 nbE , $Total\ length\ of\ map$ 表示图谱总长度。

1.2.2 大豆主茎节数候选基因挖掘 根据 Overview 分析得到通用 QTL 的物理位置,以 Williams 82 物理图谱为参考图谱,在 SoyBase (<http://www.soybase.org>) 和 Pfam (<http://pfam.xfam.org/>) 数据库进行基因注释。

1.3 数据分析

采用 Excel 2013 对数据进行分析 and 作图。

2 结果分析

2.1 大豆主茎节数性状 QTL 的搜集

根据 QTL 标记的物理位置,在前人的研究结果中筛选出 54 个主茎节数性状 QTL,这些原始 QTL 分布在 D1a、D1b、N、C1、A1、C2、M、B1、F、B2、D2、L 和 I 连锁群上,其中在 L 连锁群上分布的 QTL 最多,为 10 个,在 D1a 和 N 连锁群上最少,均为 1 个(表 1)。

表 1 根据标记的物理位置整合的主茎节数性状 QTL

Table 1 The QTL for node numbers on main stem integrated according to the physical location of the markers

QTL	连锁群	LOD	R ² /%	标记位置	起始位置	终止位置
	LG			Position of marker/Mb	Start position /Mb	Termination position /Mb
1	D1a	5.0	7.93	24.70	24.06	25.35
2	D1b	3.6	7.58	35.65	35.35	35.95
3	D1b	5.2	10.64	34.42	34.25	34.59
4	D1b	4.3	9.17	41.70	41.65	41.74
5	D1b	3.5	7.43	36.55	36.42	36.67
6	D1b	2.9	7.27	35.72	35.67	35.76
7	D1b	3.3	9.02	41.73	41.73	41.74
8	D1b	2.5	12.30	39.46	37.41	41.51
9	N	3.2	6.78	2.49	1.34	3.63
10	C1	4.6	10.12	26.84	12.46	41.23
11	C1	3.1	6.51	11.16	10.71	11.62
12	C1	3.7	8.42	21.08	12.58	29.57
13	C1	4.5	10.65	12.74	12.69	12.78
14	C1	3.5	9.98	12.50	12.46	12.55
15	A1	8.7	16.56	37.46	35.19	39.72
16	A1	9.2	21.53	37.46	35.19	39.72
17	C2	9.2	32.20	45.11	39.47	50.76
18	C2	9.8	29.90	42.12	39.36	44.87
19	C2	9.2	20.10	42.12	39.36	44.87
20	C2	10.4	18.90	19.79	18.97	20.62
21	C2	2.5	11.20	38.19	35.33	41.05
22	C2	3.7	9.68	11.29	10.00	12.58
23	C2	12.5	6.79	15.87	15.20	16.55
24	M	2.8	6.03	21.48	19.96	23.01
25	M	6.6	15.10	15.48	15.09	15.87
26	B1	2.1	5.50	17.39	9.71	25.06
27	B1	6.7	13.50	6.68	4.08	9.29
28	B1	13.2	28.46	5.95	5.56	6.34
29	B1	8.1	23.21	7.56	6.04	9.08
30	B1	3.2	7.12	7.90	6.73	9.08
31	F	2.5	15.70	12.75	9.89	15.61
32	F	3.5	12.30	7.28	0.96	13.60
33	F	3.5	9.90	33.75	32.74	34.76
34	F	4.2	14.90	32.03	30.80	33.26
35	F	5.3	10.20	15.88	14.98	16.78
36	B2	2.5	9.90	16.73	15.91	17.55
37	D2	2.9	6.19	17.47	17.35	17.59
38	D2	2.7	5.25	16.91	16.84	16.97
39	D2	2.2	22.57	7.68	5.60	9.77
40	L	4.0	8.61	24.54	24.46	24.61
41	L	4.1	10.29	19.13	19.13	19.13
42	L	3.5	7.60	20.18	19.73	20.62
43	L	4.8	9.55	19.62	19.45	19.79
44	L	3.1	6.72	19.25	19.06	19.45
45	L	4.0	8.61	18.99	18.91	19.06
46	L	3.3	7.21	17.55	16.12	18.98
47	L	3.0	6.58	16.20	15.83	16.57

续表 1

QTL	连锁群	LOD	R ² /%	标记位置	起始位置	终止位置
	LG			Position of marker/Mb	Start position /Mb	Termination position /Mb
48	L	2.6	5.84	12.53	12.26	12.80
49	L	7.2	17.89	24.52	24.50	24.53
50	I	3.5	7.60	37.61	36.52	38.71
51	I	4.0	8.69	0.82	0.38	1.27
52	I	5.7	15.48	36.56	36.53	36.59
53	I	2.6	30.80	2.51	1.21	3.80
54	I	2.3	17.03	5.53	1.72	9.33

2.2 大豆主茎节数性状 QTL 的 Overview 分析

应用 Overview 分析方法鉴定到重演性较好的主茎节数 QTL 置信区间共 11 个,分布在不同的连锁群上(表 2、图 1)。其中在 D1b 连锁群上鉴定出 2 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别为 35.0 ~ 35.5 Mb 和 37.5 ~ 41.5 Mb,图距分别为 0.5 和 4.0 Mb。在连锁 C2 群上鉴定出 1 个重演性较好的 QTL 置信区间,为 40.5 ~ 44 Mb,图距为 0.5 Mb。在 B1 连锁群上鉴定出 1 个重演性较好的 QTL 置信区间,为 5.5 ~ 7.5 Mb,图距为 2.0 Mb。在 F 连锁群上鉴定出 2 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别为 15.0 ~ 16.0 Mb 和 32.5 ~ 33.5 Mb,图距均为 1 Mb。在 L 连锁群上鉴定出 3 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别为 15.5 ~ 19.5 ,19.5 ~ 20.0 和 24.5 ~ 25.0 Mb,图距分别为 4.0,0.5 和 0.5 Mb。在 I 连锁群上鉴定出 2 个重演性较好的 QTL 置信区间,分别为 0.5 ~ 1.5 和 37.0 ~ 38.5 Mb,图距分别为 1.0 和 1.5 Mb。

表 2 利用 Overview 方法得到的大豆主茎节数稳定 QTL 区间

Table 2 Stable QTLs related to node numbers on main stem integrated by Overview method

染色体	连锁群	QTL 区间	图距
Chromosome	LG	QTL regions/Mb	Map distance/Mb
Gm02	D1b	35.0 ~ 35.5	0.5
Gm02	D1b	37.5 ~ 41.5	4.0
Gm06	C2	40.5 ~ 44.0	3.5
Gm11	B1	5.5 ~ 7.5	2.0
Gm13	F	15.0 ~ 16.0	1.0
Gm13	F	32.5 ~ 33.5	1.0
Gm19	L	15.5 ~ 19.5	4.0
Gm19	L	19.5 ~ 20.0	0.5
Gm19	L	24.5 ~ 25.0	0.5
Gm20	I	0.5 ~ 1.5	1.0
Gm20	I	37.0 ~ 38.5	1.5

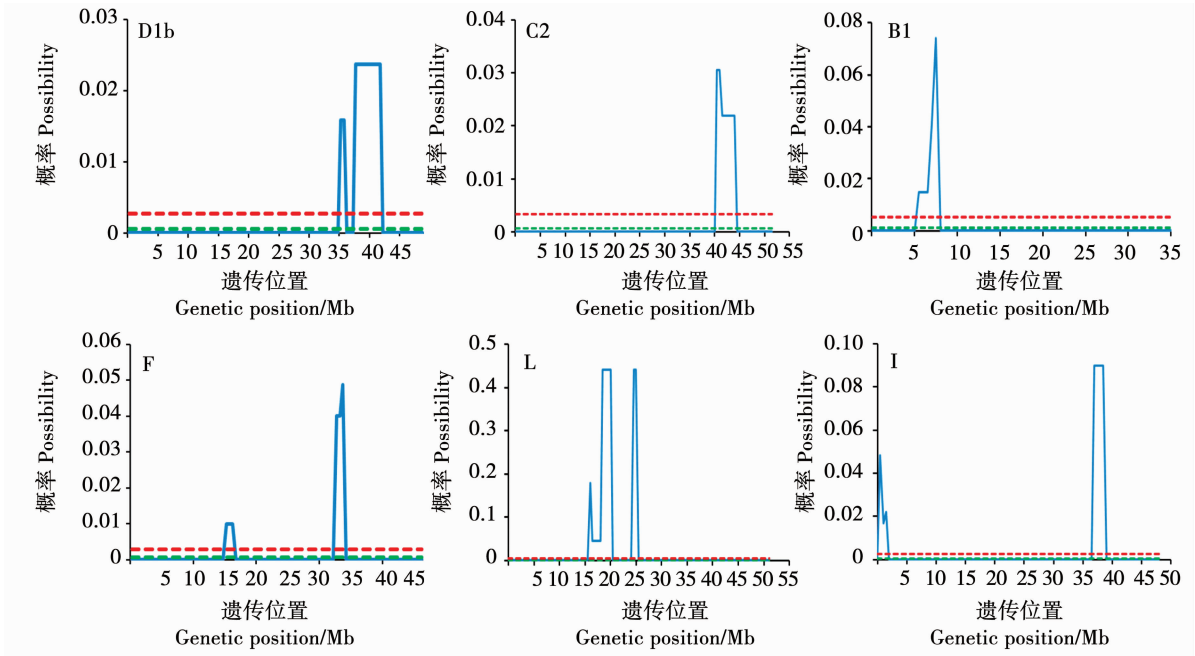


图 1 连锁群上主茎节数性状 QTL 的 Overview 分析

Fig. 1 Overview analysis of QTLs related to node numbers on main stem in linkage groups of soybean

2.3 大豆主茎节数性状候选基因挖掘

根据 Overview 分析所得到的通用 QTL 的物理位置,以 Williams 82 物理图谱为参考图谱,在 Soy-Base 和 Pfam 数据库进行基因注释,得到 488 个候选基因(附表 1),其中有 6 个基因与大豆主茎节数性状有着紧密关系(表 3)。Glyma. 11G087300 和 Glyma. 20G014300 编码蛋白被注释为生长素外溢载体家族蛋白,在短柄草属中 *pin1b* (polar-localised auxin efflux protein) 突变体表现为茎伸长、株高增加^[9]; Glyma. 20G014300 和 Glyma. 13G221400 编码蛋白分别被注释为生长素响应因子和 GH3 生长素响应蛋白,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) 的形式被熟知^[10],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 基因在细胞伸长和器官发育过程中发挥重要作用^[11]。Glyma. 13G052900 编码蛋白被注释为油菜素内酯-6 氧化酶,油菜素类

固醇是植物类固醇激素,不仅能促进植物茎的伸长及节数的增加,在维持顶端优势、光形态建成、维管组织的形成、种子萌发及根的生长等方面也发挥重要作用^[12-13]。Glyma. 13G052700 编码蛋白被注释为 K-box 区域和 MADS-box 转录因子家族蛋白,MADS 由 4 个转录因子 MINICHROMOS MEMAINTENANCE1、AGAMOUS、DEFICIENS 和 SERUMRESPONSE FACTOR(SRF)的首字母组成,最早可以追溯到金鱼草和拟南芥花形态突变体的研究中,MADS-box 基因在植物生殖器官和营养器官发育过程中起到重要作用,其编码的蛋白质也是近年来研究的热点转录因子家族之一^[14]。这 6 个基因参与植物激素信号转导通路(ID:Ko04075),该通路分为 8 个子集,其中赤霉素途径与生长素途径与植物茎的发育密切相关(图 2),推测该通路中的这 6 个基因在大豆主茎节数遗传调控中发挥重要作用。

表 3 注释到的与大豆主茎节数性状紧密相关的候选基因

Table 3 Annotation of candidate genes closely related with soybean node numbers on main stem

基因编号 Gene ID	数据库 Database	
	Soybase	Pfam
Glyma. 11G087300	生长素外排载体家族蛋白	PF03547(膜转运蛋白)
Glyma. 20G014300	生长素外排载体家族蛋白	PF03547(膜转运蛋白)
Glyma. 13G221400	生长素响应因子 8	PF02309(AUX / IAA 系列)
Glyma. 06G243500	生长素反应性 GH3 家族蛋白	PF03321(GH3 生长素响应启动子)
Glyma. 13G052900	油菜素类固醇-6-氧化酶 2	PF00067(细胞色素 P450)
Glyma. 13G052700	K-box 区和 MADS-box 转录因子家族蛋白	PF01486(K-box 区域)

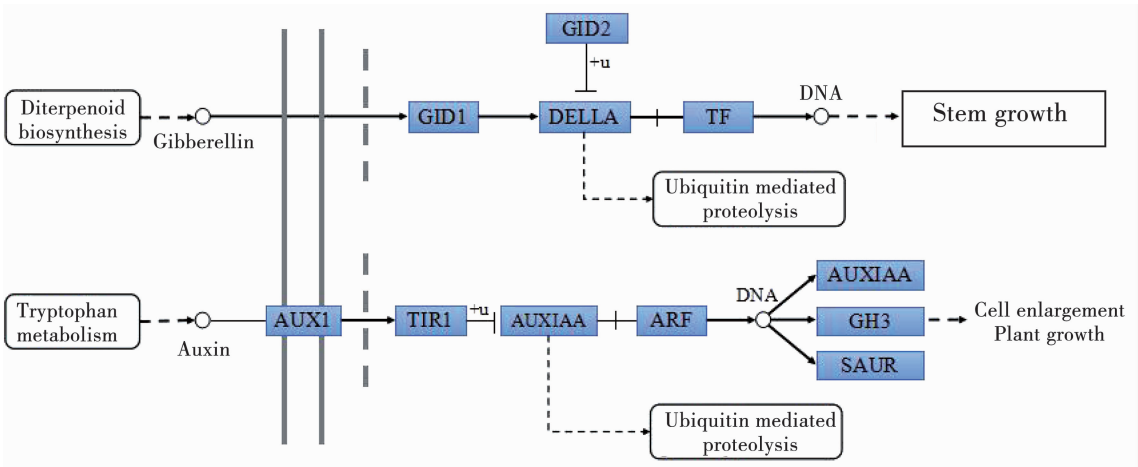


图 2 赤霉素途径和生长素途径

Fig. 2 Gibberellin pathway and auxin pathway

3 讨 论

Overview 分析作为其它分析方法的补充和证明,在整合、“扫描”、优化和缩写原始 QTL 置信区间等方面效果极为显著,尤其是此方法对原始 QTL 数据要求不高,是一种较为理想的挖掘相关性状候选基因的新方法^[4]。以大豆基因组物理图谱为参考图谱,利用 Overview 分析方法对大豆主茎节数性状 QTL 进行整合、分析和优化,以碱基对(bp)的形式表示 QTL 的大小,使 QTL 定位更为直观,结果更为可信。本研究基于 Overview 分析方法鉴定到重演性较好的主茎节数性状 QTL 置信区间共计 11 个,分布在大豆 D1b、C2、B1、F、L 和 I 连锁群上,其中 L 连锁群上重演性较好的 QTL 置信区间最多,为 4 个;C2 和 B1 连锁群上重演性较好的 QTL 置信区间最少,分别为 1 个。Chen 等^[15]利用包含 154 个株系的重组自交系群(RIL)和 166 个 SSR 标记构建遗传图谱,结合两年的表型数据定位到 7 个主茎节数 QTL,最小图距为 0.78 Mb, Li 等^[16]利用 Hefeng 25 × Maple Arrow 衍生的 149 株重组自交系和 109 个 SSR 标记构建遗传连锁图谱,结合 2007 和 2008 年两年的表型数据,检测到 3 个主茎节数 QTL,最小图距为 1.35 Mb,与前人研究相比,本研究最小图距为 0.5 Mb,大幅缩小了 QTL 的置信区间,提升了 QTL 的精度。

对候选区段进行基因注释,得到 488 个候选基因,其中 6 个基因参与植物激素信号转导通路(ID: Ko04075)的赤霉素途径和生长素途径,这两个途径与植物茎的发育过程紧密相关。*Glyma. 11G087300* 和 *Glyma. 20G014300* 被注释为生长素外溢载体家族蛋白,生长素外排载体蛋白是生长素运输的重要载体,在植物细胞生长、细胞分裂和细胞分化等过程中发挥重要作用^[17]。生长素外溢载体家族蛋白 PIN1 在植物组织分化过程中起着至关重要的作用,在普通小麦中,生长素外溢载体家族蛋白基因直接控制株高,且在茎伸长过程中表达量较高,病毒诱导的 TaPIN1 基因沉默导致株高降低 26%^[18]; *Glyma. 13G052700* 被注释为 K-box 区域和 MADS-box 转录因子家族蛋白, MADS-box 基因家族编码转录因子,这些转录因子共享同一个已知与 DNA 结合的高度保守区域,这个家族的成员控制着植物从根、茎、叶、花的形成到果实成熟的各种发育过程^[19]。前人研究证明 MADS-box 基因在拟南芥的茎中表达,对茎的伸长和增粗起到关键作用^[20];大麦中的

MADS-box 基因 BM1 在茎节中表达,对茎节的发育起到重要作用^[21],在转基因玉米中,过表达 MADS-box 基因 ZmMADS3 能减少主茎节数,缩短株高^[22]。本研究应用 Overview 分析方法进行主茎节数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

本研究以大豆基因组物理图谱为背景,以 1990–2019 年 Soybase (www.soybase.org) 数据库上主茎节数性状 QTL 原始定位信息为基础,利用 Overview 方法分析出影响大豆主茎节数的主要途径为植物激素信号转导通路(ID: Ko04075)中的赤霉素途径和生长素途径,挖掘到 6 个调控大豆主茎节数的候选基因 *Glyma. 11G087300*、*Glyma. 20G014300*、*Glyma. 13G221400*、*Glyma. 06G243500*、*Glyma. 13G052900*、*Glyma. 13G0527006*,为大豆分子辅助育种和构建理想株型群体提供新思路。

参考文献

- [1] Hoeck J A, Fehr W R, Shoemaker R C, et al. Molecular marker analysis of seed size in soybean[J]. Crop Science, 2003, 43(1): 68-74.
- [2] Zhang W K, Wang Y J, Luo G Z, et al. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(6): 1131-1139.
- [3] Kornegay J, White J W, Cruz O O. Growth habit and gene pool effects on inheritance of yield in common bean[J]. Euphytica, 1992, 62(3): 171-180.
- [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 synteny 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, 2006.)
- [6] 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, 2013, 35(2): 215-224.)
- [7] 李莹莹, 李瑞超, 程春光, 等. 大豆荚粒数相关 QTL 的 Meta 和 Overview 分析及其候选基因预测[J]. 农业生物技术学报, 2018, 26(11): 1821-1833. (Li Y Y, Li R C, Cheng C G, et al.

- Meta and overview analysis of QTL associated with pod and seed traits and candidate gene mining in soybean (*Glycine max*) [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2018, 26 (11); 1821-1833.)
- [8] 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.
- [9] O'connor D L, Elton S, Ticchiarelli F, et al. Cross-species functional diversity within the PIN auxin efflux protein family [J]. Elife, 2017, 6: e31804.
- [10] Gil P, Green P J. Regulatory activity exerted by the SAUR-AC1 promoter region in transgenicplants[J]. Plant Molecular Biology, 1997, 34(5) : 803-808.
- [11] 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.
- [12] Wang M, Sun S, Wu C, et al. Isolation and characterization of the brassinosteroid receptor gene (*GmBR11*) from *Glycine max* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2014, 15(3) : 3871-3888.
- [13] Liu X, Feng Z M, Zhou C L, et al. Brassinosteroid (BR) biosynthetic gene *lhdd10* controls late heading and plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Cell Reports, 2016, 35 (2); 357-368.
- [14] Ma H, Yanofsky M F, Meyerowitz E M. AGL1-AGL6, an *Arabidopsis* gene family with similarity to floral homeotic and transcription factor genes[J]. Genes and Development, 1991, 5(3) : 484-495.
- [15] Chen Q S, Zhang Z C, Liu C Y, et al. QTL analysis of major agronomic traits in soybean[J]. Agricultural Sciences in China, 2007, 6(4) : 399-405.
- [16] Li D, Sun M, Han Y, et al. Identification of QTL underlying soluble pigment content in soybean stems related to resistance to soybean white mold (*Sclerotinia sclerotiorum*) [J]. Euphytica, 2010, 172(1) : 49-57.
- [17] Li Y L, Lin Y S, Huang P L, et al. Two paralogous genes encoding auxin efflux carrier differentially expressed in bitter melon (*Momordica charantia*) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(11) : 2343.
- [18] Singh K, Singh J, Jindal S, et al. Structural and functional evolution of an auxin efflux carrier *PINI* and its functional characterization in common wheat[J]. Functional and Integrative Genomics, 2019, 19(1) : 29-41.
- [19] Nardeli S M, Artico S, Aoyagi G M, et al. Genome-wide analysis of the MADS-box gene family in polyploid cotton (*Gossypium hirsutum*) and in its diploid parental species (*Gossypium arboreum* and *Gossypium raimondii*) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 127:169-184.
- [20] Mandel M A, Yanofsky M F. The *Arabidopsis* AGL8 MADS box gene is expressed in inflorescence meristems and is negatively regulated by APETALA1 [J]. Plant Cell, 1995, 7 (11): 1763-1771.
- [21] Schmitz J, Franzen R, Ngyuen T H, et al. Cloning, mapping and expression analysis of barley MADS-box genes[J]. Plant Molecular Biology, 2000, 42(6) : 899-913.
- [22] Heuer S, Hansen S, Bantin J, et al. The maize MADS box gene *ZmMADS3* affects node number and spikelet development and is co-expressed with *ZmMADS1* during flower development, in egg cells, and early embryogenesis[J]. Plant Physiology, 2001, 127 (1): 33-45.