



## 大豆耐密植相关性状遗传调控机制研究进展

朱金龙<sup>1</sup>, 刘锦宇<sup>2</sup>, 朱晓斌<sup>1</sup>, 高 祎<sup>1</sup>, 吴士浩<sup>3</sup>, 徐 坤<sup>1</sup>, 刘大军<sup>2</sup>, 夏正俊<sup>1</sup>

(1. 中国科学院 种子创新研究院 东北地理与农业生态研究所, 黑龙江 哈尔滨 150081; 2. 黑龙江大学 现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨 150080; 3. 江苏省农业科学院 经济作物研究所, 江苏 南京 210014)

**摘要:** 密植是提高大豆单产的重要技术措施之一, 大豆耐密植性是大豆品种的基因型与环境共同作用的结果。影响大豆品种耐密植特性的生长性状主要是株型性状和抗倒伏性等, 其中株型性状包括株高、分枝数、叶柄长度和叶片大小等。研究人员通过对不同遗传群体进行解析, 获得了多个控制相关表型的 QTL 位点并提出相关的候选基因。迄今在 soybase 网站中汇集了 238 个控制株高性状的 QTL 和 68 个与株高相关的 QTN, 21 个与分枝相关的 QTL, 106 个与抗倒伏性或茎秆强度相关的 QTL 位点。本文综述了大豆耐密植性相关性状遗传调控机制研究进展, 以促进大豆耐密植遗传调控研究, 为耐密植品种的分子设计育种提供参考。

**关键词:** 株型; 株高; 茎秆强度; 倒伏; 分枝; 叶柄

## Research Progress on Genetic Regulatory Mechanism of Soybean Traits Related to the Tolerance to High Planting Density

ZHU Jin-long<sup>1</sup>, LIU Jin-yu<sup>2</sup>, ZHU Xiao-bin<sup>1</sup>, GAO Yi<sup>1</sup>, WU Shi-hao<sup>3</sup>, XU Kun<sup>1</sup>, LIU Da-jun<sup>2</sup>, XIA Zheng-jun<sup>1</sup>

(1. Northeast Institute of Geography and Agrigecology, The Innovative Academy of Seed Design, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150081, China; 2. College of Advanced Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150081, China; 3. Institute of Industrial Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

**Abstract:** High density planting is one of the technical measures to improve the yield of soybean, and the tolerance of soybean varieties to high planting density is the outcome of the interaction between genotype and environment. The growth traits affecting the densely planting tolerance characteristics of soybean varieties were mainly plant architecture, e. g. plant height, branch number, the length and the angle of petiole, and lodging resistance. By analyzing different genetic populations, the reseachers obtained multiple QTL sites that control relevant phenotypes, and propesed relevant candidate genes. Up to now, 238 QTL controlling plant height, 68 QTN related to plant height, 21 QTL related to branch, and 106 QTL related to lodging resistance or stem strength have been collected in soybase. This review briefly summarizing recent progress on genetic factors underlying the tolerance to high planting density will facilitate further fine-mapping and gene cloning of identified novel QTL as well as further functional studies; and will benefit the breeders to breed the tolerant cultivars to high planting density through molecular design breeding.

**Keywords:** plant architecture; plant height; stem strength; lodging; branching; petioles

大豆起源于我国, 但现阶段我国大豆生产水平落后于国外, 对外依存度高。美国 2021 年大豆的平均单产约为 3 450 kg·hm<sup>-2</sup>, 而同年我国平均单产约为 1 995 kg·hm<sup>-2</sup>。2021 年我国大豆总产量约为 1 840 万 t, 而同年大豆进口量却高达 9 651 万 t。东北地区是我国重要的大豆主产区之一, 但受长日照与温度条件的制约, 密植高产技术成为发挥大豆品种增产潜能的关键。

影响大豆品种耐密植性的主要因素包括株型与抗倒伏性等性状。大豆株型特征一般指植株高效接受光态势的茎叶形态, 即大豆植株的高度、分枝数目、分枝长度、分枝角度及叶片特征等, 拓展来

看涵盖了与光能截取和利用密切相关的全株形态和生理性状。金武等<sup>[1]</sup>在安徽省设立试验点对植株重心高度、底荚高度和小区产量等 9 个相关性状指标进行耐密特性综合评价, 并根据显著相关系数, 进行主成分和隶属函数标准化分析, 估算大豆耐密性综合评价值。根据划分的等级, I 级为不耐密植型, II 级为较不耐密植型, III 级为中间型, IV 级为较耐密植型和 V 级为耐密植型<sup>[1]</sup>。前人通过研究提出了培育理想株型和高光效品种提高大豆产量的策略<sup>[2-3]</sup>。对理想株型的认识可随着生态环境条件、栽培技术措施、种植密度与产量水平等因素的不同而变化。理论上而言, 发展半矮秆大豆品种

收稿日期: 2022-08-16

基金项目: 黑土地保护与利用科技创新工程专项(XDA28070000); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA24010105-4); 自然科学基金区域创新发展联合基金项目(U21A20215)。

第一作者: 朱金龙(1984—), 男, 学士, 实验员, 主要从事大豆及菜豆重要农艺性状基因克隆研究。E-mail: zhujinlong@iga.ac.cn。

通讯作者: 刘大军(1979—), 男, 博士, 研究员, 主要从事菜豆育种及栽培生理等研究。E-mail: 13936457272@163.com;

夏正俊(1962—), 男, 博士, 研究员, 主要从事大豆重要农艺性状基因克隆研究。E-mail: xiazhj@iga.ac.cn。

并增加其播种密度也可以实现大豆生产的绿色革命。但是,大豆叶腋结荚的特性决定了大豆的株型与产量的关系远复杂于玉米、水稻等简单穗形株型作物<sup>[4]</sup>。大豆抗倒伏是品种耐密性的重要指标,倒伏不仅可造成产量的直接损失,同时还造成郁闭,影响植株的通风透气与光合作用、加重病虫害,使豆荚直接接触地面或浸在水中而引致发芽或霉变,同时还造成收获困难。因此,大豆品种抗倒伏性是耐密植性的先决条件。影响与决定植株是否倒伏的因素很复杂,主要的因素有遗传因素、环境因素及两因素间的互作<sup>[5]</sup>。主茎茎秆强度是决定品种抗倒伏性的最主要的性状之一<sup>[6]</sup>。

随着大豆基因组测序技术的发展,以我国研究者为主体的研究人员利用经典与现代的遗传学、分子生物学与生物信息学技术对调控大豆株高、分枝数、抗倒伏性的位点进行了传统遗传学定位或全基因组关联分析(GWAS)等分析,其中调控生长习性与株高等性状的基因已经成功地克隆并得以功能验证<sup>[7]</sup>。以株高为例,在分子水平上对株高调控的研究主要集中在生长习性基因、生育期基因及赤霉素途径相关基因。至今在 soybase (<https://www.soybase.org>) 网站中汇集:238个控制株高性状的QTL和通过GWAS方法解析获得的68个与株高相关的QTN;21个与分枝相关的QTL,分别分布4、5、6、10、11、14、15、17、18与19染色体上;21个与分枝相关的QTL,其中位于6号与11号染色体,且效应较为稳定;67、3、38和70个分别与叶片长度、宽度、面积和形状相关的QTL;106个与倒伏性或茎秆强度相关的QTL位点。本文综述了大豆耐密植性相关性状遗传调控机制研究进展,以促进大豆耐密植遗传调控研究,为育种家通过分子设计育种来培育大豆耐密植品种提供参考。

## 1 大豆株高遗传因素研究进展

### 1.1 生长习性及生育期

1.1.1 生长习性 野生大豆一般具有无限生长(结荚)习性,即边开花边结荚,因而植株高达数米。相反,如果植株开花后顶端生长点迅速转化为花序,植株停止营养生长,则称为有限生长习性。株高的主要决定因素之一是大豆生长习性,控制生长习性的主要遗传因子 *Dt1* 与 *Dt2* 已被克隆,两位点间的基因型决定大豆品种为无限生长习性、有限生长习性及亚有限生长习性。位于19号染色体的 *Dt1* 位点 *GmTFL1* (*Glyma. 19G194300*) 基因和 *Dt2* 位点的 *Glyma. 18G273600* 基因是控制大豆生长习性的主效基因,其发生协同作用<sup>[8-10]</sup>。图位克隆显示

*Dt2* 基因为拟南芥 *APETALA1/FRUITFULL* 基因的同源基因<sup>[10]</sup> 含有 MADS-box 结构域,可直接与 *Dt1* 基因的调节区域相结合<sup>[11]</sup>。在 *Dt1/Dt1* 遗传背景下, *Dt2/Dt2* 基因型可形成亚有限生长习性, *dt2/dt2* 则形成无限生长习性;而 *dt1/dt1* 背景下的 大豆品种均为有限生长习性<sup>[10]</sup>。

1.1.2 生育期 大豆为光周期敏感植物,大豆开花相关的基因不仅调控大豆的生育期(开花与成熟期),同时还与生长习性基因共同决定大豆的生长习性和株型。控制大豆生育期的基因 *E1*<sup>[12]</sup>、*E2*<sup>[13]</sup>、*E3*<sup>[14]</sup>、*E4*<sup>[15]</sup>、*GmFT4*<sup>[16]</sup>、*J*<sup>[17]</sup>、*qFT12-1* (*Gp12/Tof12* 与 *Gp11/Tof11*)<sup>[18-19]</sup>、*QNE1*<sup>[20]</sup> 等已相继成功克隆,拟南芥的开花期同源基因 *LHY* (*E11*)<sup>[21]</sup>、*GmFLC-like protein*<sup>[22]</sup>、*SOC*<sup>[23]</sup> 等的功能被认为可能与大豆株高相关,这些基因功能的全面解析将有助于深入了解调控大豆株型的分子基础。

### 1.2 赤霉素途径

众多分子水平上的研究证据表明赤霉素通路相关基因参与了大豆株高的调控。Li 等<sup>[24]</sup> 利用 208 个使用“SN14”和“ZYD00006”构建的染色体片段替换系(CSSL)群体,采用极端混池分析法(BSA)确定 GRAS 家族转录因子 *Glyma. 04G251900* 和 *Glyma. 16G156700* 为调控株高与节间数 QTL 的候选基因,其中, *Glyma. 04G251900* 为 *GAI* (gibberellic-acid insensitive) 的抑制子,属于 GRAS 基因家族。张峰<sup>[25]</sup> 利用矮小突变体和野生型亲本的 F<sub>2</sub> 群体进行 RNA-Seq 技术分析、半定量(RT-PCR)和实时荧光定量 PCR(qRT-PCR)分析,确定 *Glyma19g01590* (*Glyma. 19G013000*, Gibberellin-regulated family protein) 的突变是引致矮秆的原因。唐宽强<sup>[26]</sup> 对 EMS 诱变的 Willams 82 矮株突变 × 荷豆 12 的 F<sub>2</sub> 群体通过 BSA 法确定 *Glyma. 13G287600* (gibberellin 2-oxidase 8) 是株高的候选基因。

王萍<sup>[27]</sup> 通过 4 个亲本由来的重组自交系遗传群体,采用连锁分析与关联分析方法确定 *Glyma. 13G371400* (GA requiring 3) 等 6 个基因可能与株高相关联。Wang 等<sup>[28]</sup> 研究了赤霉素氧化酶(gibberellin oxidase) 基因在野生大豆中与蔓生特性相关联。Wang 等<sup>[29]</sup> 认为在大豆驯化过程中蔓生高度与茎高度的降低与赤霉素氧化酶(GA2-ox) 基因的拷贝数增加密不可分。茎秆中的 GA<sub>3</sub> 浓度对于决定节间伸长尤为重要<sup>[30]</sup>。

### 1.3 主茎形态特征

1.3.1 曲茎 大豆曲茎(brachytic stem) 特性常表现为短的节间距与壮实的植株。Adams 等<sup>[31]</sup> 发现

两个可分别解释 15.1% 和 52.7% 株高变异的曲茎 QTL 位点,使株高分别降低 9.2 和 17.6 cm。张焯<sup>[32]</sup>对调控曲茎性状的基因进行了克隆,并确定了候选基因 *Glyma.14G38610*。

**1.3.2 扁茎** 大豆扁茎(fasciation stem)特性是植株顶端的茎秆扁化、花荚簇集等特异性状,我国大豆育种家曾进行过较多的尝试想利用美国来源的扁茎大豆中多节、多花与多荚特性来培育大豆新品种,但因软秆与后代性状不稳定等原因影响了利用效率<sup>[33]</sup>。李丛丛<sup>[34]</sup>和 Onda 等<sup>[35]</sup>研究发现 CLV1 同源序列 *Glyma02G36940* 为调控该性状的候选基因。而大豆结瘤相关因子的功能验证,以及后代不稳定性有待进一步研究。

#### 1.4 其他控制株高的遗传因素

除生长习性及生育期基因影响株高外,众多其他遗传因子也参与了大豆株高的调控。张久坤等<sup>[36]</sup>以高秆大豆品种 594 与矮秆品种(Charleston)杂交获得的 F<sub>2</sub> 群体为材料进行 QTL 定位,确定 *Glyma.03G230000*、*Glyma.04G065600* 与 *Glyma.04G227700* 为控制株高的候选基因。刘念析等<sup>[37]</sup>对中黄 24 × 华夏 3 号杂交获得的 F<sub>2</sub> 群体进行 RAD 测序,绘制 BIN 遗传图谱并进行 QTL 定位,确定 *Glyma.19G192300* 为株高候选基因。Li 等<sup>[38]</sup>以 EMS 诱变的矮株突变 × 中品 664 (ZDD23893) 群体为材料,基于测序方法(mapping-by-sequencing)定位到株高候选基因 *Glyma.08G165100*。张秀彤<sup>[37]</sup>利用矮秆(F02) × 中国扁茎 BC<sub>1</sub>F<sub>2</sub> 分离群体,采用 BSA 法确定 *Glyma.19G206100*(auxin response factor 2)为控制株高的候选基因。于春森等<sup>[40]</sup>对栽培大豆 × 半野生大豆的 F<sub>2</sub> 代群体进行基于遗传连锁图谱的 QTL 定位(ICIM 法),初步确定 *Glyma.18G279800* (TRICHOME BIREFRINGENCE-LIKE 19) 与 *Glyma.18G280200* (Protein kinase superfamily protein) 是控制株高的候选基因。

基因间的互作也可以调控大豆株高。在亚有限生长习性大豆中 *Dt2* 可以控制株高、节数<sup>[41]</sup>,还影响花原基基因 *GmSOC1*、*GmAPI* 与 *GmFUL* 的表达,促进开花,同时还抑制 *GmDREB1D* 基因表达,调控气孔开启与气孔密度<sup>[42]</sup>。同时多个已克隆的生育期基因与生长习性基因 *Dt1* 和 *Dt2* 间存在互作关系。大豆 *API* 同源基因可控制大豆的开花期与株高<sup>[43]</sup>;大豆生育期基因 *FT5a* 与 *Dt1-API* 能形成反馈调节环从而控制植株生长习性<sup>[44]</sup>。*E1* 与 *Dt1* 可调控植株的底荚高度,有利于机械收获<sup>[45]</sup>。*GmGASA32* 可与 *GmCDC25* (cell cycle-associated protein) 互作从而调控株高<sup>[46]</sup>。Bawa 等<sup>[47]</sup>发现低

光强和高温条件下赤霉素与生长素可以协同控制下胚轴伸长。*PIF4* 通过 GA 通路的重要抑制因子 DELLA 蛋白,负调控大豆光敏色素 *phyB*<sup>[48]</sup>。不同研究均发现赤霉素与结瘤密切相关<sup>[49-50]</sup>。Petti 等<sup>[51]</sup>在高粱中发现 *GA20ox* 基因功能缺失引起纤维素含量减少,GA 与纤维素合成呈正相关关系。Shu 等<sup>[52]</sup>综述了在不同光敏色素水平下 ABA 与 GA 的关系,认为 ABA 与 GA 通过拮抗方式调节植株的生长发育。

## 2 大豆主茎分枝数遗传因素研究进展

### 2.1 大豆主茎分枝数的 QTL 定位

谭冰等<sup>[53]</sup>通过共定位分析,将与分枝相关的 57 个基因定位于 20 个 QTL 区间内,其中 COBRA 的两个同源基因(*Glyma04g32120* 和 *Glyma04g32130*)位于多次被检测到的 QTL 区间。王露<sup>[54]</sup>根据日本岩姬(Iwahime) × 绥农 10 号构建的 F<sub>2</sub> 代群体 QTL 初定位分析结果在 2 号染色体上检测到 1 个分枝数 QTL,LOD 为 3.25,贡献率 15.08%,但在下一代群体中并没有检测到该 QTL。Borah 等<sup>[55]</sup>研究鉴定了两个分枝数主效 QTL,分别位于 3 号染色体与 16 号染色体。Hu 等<sup>[56]</sup>利用 SLAF-seq 测序技术对遗传群体(徐豆 9 号 × 克丰 16 号)进行基因型鉴定,获得了 3 个控制分枝数的 QTL,1 个位于 10 号染色体,两个位于 16 号染色体。吴海涛等<sup>[57]</sup>对位于 18 号染色体的 qBN-18 进行精细定位,最终确定的区间中包含 9 个基因。Fang 等<sup>[7]</sup>通过自然群体鉴定到了控制分枝数的两个 QTL 位点,均位于 18 号染色体。另有研究确定了 6 个关联位点并提示了 5 个候选基因 *Glyma.17G008200*、*Glyma.15G228500*、*Glyma.17G136200*、*Glyma.15G205600* 和 *Glyma.20G097600*<sup>[58]</sup>。

小 RNA 如 miR156 可以调控 SPL 基因,从而影响大豆的株型<sup>[59-61]</sup>。如果过表达 miR156,单株产量可增加 46% ~ 63%,伴随着长分枝数量增加,同时还增加节数与荚数与百粒重<sup>[60]</sup>。

### 2.2 第 6 号染色体 *E1* 基因区域控制主茎分枝数遗传因素

*E1* 基因位于第 6 染色体中心粒着丝点附近,*E1* 基因含有 1 个双边的(Bipartite)核定位信号(NLS)和 DNA 结合位点,并含有 1 个与 B3 远缘相关的结构域<sup>[12]</sup>,*E1* 基因为豆科特有的转录因子,是控制大豆生育期即开花与成熟的中心调控因子<sup>[12]</sup>。已发现的 *J* 基因就是通过调控 *E1* 的表达来实现其功能<sup>[17]</sup>,使低纬度下的大豆能够获得足够的生物量从而保证产量。

Sayama 等<sup>[62]</sup>通过两个日本品种构建的遗传群体,定位了 qBr1 ~ qBr5 共 5 个 QTL。其中 2 个 QTL 分别位于 *E1* 与 *E3* 基因近旁。Yang 等<sup>[63]</sup>通过一个日本品种 × 中国品种间的杂交获得了遗传群体,将分枝数的 QTL 定位在 *E1* 附近。是由于 *E1* 基因存在一因多效作用,而控制在这些材料的分枝数,还是由于 *E1* 基因近旁存在其他控制分枝数的基因,还有待深入研究。

Shim 等<sup>[64]</sup>通过 GWAS 分析,将分枝数 QTL (qBR6-1)精细定位到 6 号染色体的 460 kb 区间内,包含 13 个候选基因,结合表达情况和基因序列进行分析,推测拟南芥中控制叶芽形成的 *BRC1* (*BRANCHED1*) 基因的同源基因 *Glyma. 06G210600* 编码的 TCP 转录因子,可能是调控大豆分枝发育位点 *GmBRC1* 的候选基因。Lamlom 等<sup>[65]</sup>通过精细定位将控制分枝数的 qBN-1 位点定位于 6 号染色体的 115.67 kb 区域内,内含 *Glyma. 06G208800* 与 *Glyma. 06G208900* 两个基因,并根据表达分析确定编码钙结合 cml15 相关蛋白的 *Glyma. 06G208900* 为候选基因。Yang 等<sup>[66]</sup>研究确定 *Glyma. 06G188400* (*Duplicated homeodomain-like superfamily protein*) 基因位于 *E1* 附近。

综合以上对分枝数研究结果,已有数个分枝数的 QTL 定位于 *E1* 附近,同时 *QNE1*、*E7* 等基因位于该区域,因而本区域对于大豆控制开花与分枝数等重要农艺性状尤为重要。

### 3 大豆叶片相关遗传因素研究进展

#### 3.1 大豆叶片形态特征

叶片形态与大小及冠层覆盖率 (canopy coverage) 等均对大豆品种的耐密性产生影响。

大豆中典型的叶片形状为宽叶 (圆叶) 与窄叶 (剑叶) 两种类型,该性状受 *Gm-JAG1* (*Ln*) 所控制,大豆中 *Ln* 还同时调控大豆每荚粒数 (4 粒荚数量)<sup>[67-68]</sup>。*Gm-JAG1* 可部分恢复拟南芥锯齿状 (jagged) 突变表型,克隆结果显示,功能基因为 *Gm-JAG1* (*Glyma20g25000*) 为拟南芥中调控着器官侧生组织的发生的 *JAG* 基因的同源基因<sup>[67]</sup>。*E1* 可以通过调控 TCP 等基因影响叶片的形态<sup>[69]</sup>。

三出复叶顶端叶片、侧叶的长和宽均由不同位点控制,顶端叶片长度由 1 个位点控制,侧叶长度由两个位点控制,顶端叶片宽度由 4 个位点控制,侧叶宽度由 4 个位点控制<sup>[70]</sup>。

Wang 等<sup>[71]</sup>对叶片类型相关联的性状进行了分析,鉴定了 190 个 QTL,其中 14 位点为不受环境制

约的稳定位点,并获得稳定区间的 4 个候选基因 *Glyma04g05840*、*Glyma19g37820*、*Glyma14g07140* 与 *Glyma19g39340*。

Fang 等<sup>[7]</sup>通过 GWAS 分析发现 8 个与叶面积相关位点,控制三出复叶长度的 3 个位点均位于 20 号染色体,11 个控制叶片宽度的 QTN,14 个控制叶片形状的 QTN。Jun 等<sup>[72]</sup>对叶片面积、形状与特定叶片重量进行 QTL 鉴定,获得了 26 个 QTL。Jeong 等<sup>[73]</sup>鉴定到一个控制叶片数量的基因位于 8 号染色体 49 kb 区域,其候选基因可能为含有 AP2 结构域的 *Glyma. 08G281900* 基因。

冠层覆盖指数为一般单位面积内的叶面积指数。Kaler 等<sup>[74]</sup>研究鉴定到了两个时间点的冠层覆盖指数相关联的 5 个 SNP。Xavier 等<sup>[75]</sup>研究发现冠层覆盖指数相关的 7 个候选位点,分布于 8 条染色体上。冠层宽度指植株叶片的最宽宽度,与植株分枝形状密切相关。Fang 等<sup>[5]</sup>研究发现 3 个位于 3 号染色体的 SNP 和 5 个位于 19 号染色体的 SNP 与该性状相关联。

#### 3.2 叶柄长度及着生角度

3.2.1 叶柄长度 叶柄长度主要制约植株的横向发展程度,与品种耐密植性密切相关。

Kilen<sup>[76]</sup>研究指出短叶柄性状是单隐性基因所控制。You 等<sup>[77]</sup>指出短叶柄与异常的叶枕受两不同位点的隐性基因 *lps1* 与 *lps2* 所控制,并推测两基因可能位于同一调控通路。

Jun 等<sup>[78]</sup>鉴定发现引致短叶柄的基因位于 13 号染色体 Sat\_234 和 Sct\_033 附近区域。Liu 等<sup>[79]</sup>将一个短叶柄的突变基因定位于 7 号与 11 号染色体同源序列区域。

3.2.2 叶柄着生角度 Clark 等<sup>[80]</sup>鉴定到 1 个控制分枝角度的 QTL,位于 19 号染色体,定名为 qGmBa1。王吴彬等<sup>[81]</sup>检测到 5 个控制叶柄着生角度 QTL,其中可解释 22% 的遗传变异的 QTL 位于 Sat\_286 附近。王存虎等<sup>[82]</sup>利用 GBS 技术共检测到 14 个调控叶柄角的 QTL,其中 5 个成簇的 QTL 位于 12 号染色体上。Gao 等<sup>[83]</sup>通过图位克隆的方法发现,调控大豆叶柄角突变的基因位点 *GmILPA1* 编码的 APC8-like 蛋白可以与 *GmAPC13a* 直接相互作用,通过 APC 复合体行使功能,该基因突变后可使叶枕发育异常、叶柄夹角增大。陈玲玲等<sup>[84]</sup>对 783 份大豆种质资源进行 GWAS 分析,获得 3 个与叶柄角度相关候选基因。*Glyma. 05G059700* 为生长素类调节蛋白相关基因,在茎尖分生组织中特异性表达;*Glyma. 06G076900* 为生长素反应因子 (AFR)

类蛋白相关基因,在叶片和茎尖分生组织中高表达;*Glyma. 06G076000* 为 COP9 信号体复合物相关基因,在叶片、茎尖分生组织以及茎中均高表达。

## 4 大豆抗倒伏性遗传因素研究进展

### 4.1 抗倒伏性相关 QTL 定位

适宜大豆密植高产的品种除与株型相关外,抗倒伏性亦是重要的性状指标,主茎茎秆强度是决定品种抗倒伏性的最主要的性状之一。日本学者将 Toyoharuka 来源的抗倒伏基因定位于 19 号染色体<sup>[85]</sup>。Kato 等<sup>[86]</sup> 确定了大豆生长习性与倒伏特性密切相关,进一步通过 GWAS 鉴定了影响茎秆恢复能力(stem pushing resistance)与倒伏特性的重合 QTL 位于 5 号与 11 号染色体<sup>[87]</sup>。Chen 等<sup>[88]</sup> 研究鉴定了与倒伏相关的 32 个共通的 QTL 和 19 个独特的 QTL,其中位于 A2 连锁群的两个 QTL 与 4 个倒伏相关性状均相关联。Chen 等<sup>[89]</sup> 鉴定了 4 个控制倒伏相关性状的多性状 QTL,两个位于 13 号染色体,两个位于 19 号染色体。董全中<sup>[90]</sup> 对倒伏性状及相关联的多种性状进行分析,共定位到 121 个密度效应 QTL,其中与倒伏级别相关的密度效应 QTL 多达 16 个。Sun 等<sup>[91]</sup> 对 112 个中豆 27 × 九农 20 后代的重组自交系进行 QTL 定位,发现抗倒伏基因 *qldg-1* 与 *qldg-2*,并根据在 QTL 区间内父母本基因表达的差异,确定 *Glyma. 17G048100* (inter-alpha-trypsin inhibitor heavy chain-related) 与 *Glyma. 09G239000* (Ribosomal protein L34e superfamily protein) 为与倒伏相关的候选基因。虽然众多研究者获得了大豆抗倒伏相关的 QTL,有些学者给出了可能的候选基因,但是相关基因的功能有待进一步验证。

### 4.2 组成型组分相关研究进展

木质素、纤维素、半纤维素与单糖类物质等为植株组成型组分,其大量积累会降低因荫蔽而引起的倒伏<sup>[92]</sup>。木质素合成途径以及黄酮代谢途径是苯丙烷通路的重要分支<sup>[90]</sup>,二者之间维持平衡,参与植株逆境性调控<sup>[93-94]</sup>。不同套作条件、种植密度及光强条件下,大豆植株的木质素代谢与倒伏性不同<sup>[95]</sup>。殷静<sup>[96]</sup> 研究了大豆茎倒伏突变,并对两个可能与木质素合成相关的基因进行了克隆。Yan 等<sup>[97]</sup> 研究明确大豆肉桂酸羧化酶基因 *GmC4H1* 可通过提高木质素含量来提高作物的抗性。李文滨等<sup>[98]</sup> 利用 RTMGWAS 对 150 份大豆自然群体进行全基因组关联分析,发现参与大豆木质素代谢的 *Glyma. 18G149700* (UDP-Glycosyltransferase superfamily protein) 可能与倒

伏相关。刘明<sup>[99]</sup> 利用 ICIM 法对南豆 12 × 九月黄后代的重组自交系进行 QTL 定位,确定 *Glyma. 01G169200* (ferulic acid 5-hydroxylase 1) 为调控木质素含量的候选基因。苗期轻微的遮光并不影响木质素的合成或者引致抗倒伏性的下降<sup>[100]</sup>。Liu 等<sup>[101-102]</sup> 认为荫蔽可引抑制木质素的生物合成,抗荫蔽品种具有较大面积的木质部、高的木质素含量与高的酶 (CAD、4CL、PAL 与 POD) 活性。通过 GWAS 分析确定抗倒伏位点位于 19 号染色体<sup>[7]</sup>。蔗糖磷酸合成酶与纤维素合成有关,Liu 等<sup>[103]</sup> 认为蔗糖磷酸合成酶活性高与大豆耐荫蔽性与抗倒伏性相关联。

## 5 总结与展望

为提高大豆单位面积的产量,密植是一个重要的栽培技术措施。在一定的栽培技术条件下,每个品种有一个适宜的种植密度范围。如果过密,可能引起倒伏、落花落荚、病虫害的加重等危险。大豆品种的耐密性与品种的株型与抗倒伏性等密切相关。虽然我国科学家提出了大豆理想株型的概念已多年,但因影响株型的性状很多,如株高、主茎分枝数、叶柄长短、叶片大小与形态、茎秆强度等,同时理想株型的内涵可随着态环境条件、栽培技术措施、种植密度与产量水平等因素的不同而产生变化。随着大豆中控制大豆生育期基因及生长习性调控基因 *Dt1* 和 *Dt2* 的克隆,为全面解开调控与大豆耐密植性相关性状的基因及调控网络打下了坚实的基础。传统的 QTL 定位,虽然对株型与茎秆强度等多个位点进行了 QTL 分析,例如株高的 QTL 定位的热点是 *Dt1* 位点。调控分枝数的位点定位于 6 号染色体 *E1* 区域,为了验证这些基因真实性及相互之间的互作关系,有可能将含有不同等位变异的材料进行组配,利用后代的株高性状的分离,确定各自基因的功效与互作。

现代的 GWAS 大多应用于分析自然群体,但因群体的遗传结构等因素,所获得的候选基因需要经过严格的功能验证才能确定其功能。随着克隆基因数量的积累,与相关基因的功能得以验证,可对不同性状间的互作机制进行研究。例如通过茎秆强度基因、绿色革命基因及生长习性基因(生育期基因)的互作研究,为新一代分子育种来精细设计植株的株型,培育出与当地土壤、肥水条件、光温条件、栽培技术及种植密度等相适应的高产密植品种奠定坚实的基础。

## 参考文献

- [1] 金武, 万明月, 李俊, 等. 大豆耐密植品种评价方法的建立及耐密种质的筛选[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(4):1004-1015. (JIN W, WANG M Y, LI J, et al. Establishing an evaluation method for condensed planting and identification of elite germplasm resources in soybean [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(4):1004-1015.)
- [2] 赵团结, 盖钧镱, 李海旺, 等. 超高产大豆育种研究的进展与讨论[J]. 中国农业科学, 2006, 39(1):29-37. (ZHAO T J, GAI J Y, LI H W, et al. Advances in breeding for super high-yielding soybean cultivars[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(1):29-37.)
- [3] 杜维广, 盖钧镱. 大豆超高产育种研究进展的讨论[J]. 土壤与作物, 2014, 3(3):81-92. (DU W G, GAI J Y. A discussion on advances in breeding for super high-yielding soybean cultivars [J]. Soil and Crop, 2014, 3(3):81-92.)
- [4] LIU S L, ZHANG M, FENG F, et al. Toward a "green revolution" for soybean[J]. Molecular Plant, 2020, 13(5):688-697.
- [5] LIU Z X, LI H H, FAN X H, et al. Selection of soybean elite cultivars based on phenotypic and genomic characters related to lodging tolerance[J]. Plant Breeding, 2017, 136(4):526-538.
- [6] 周蓉, 王贤智, 张晓娟, 等. 大豆种质倒伏抗性评价方法研究[J]. 大豆科学, 2007, 26(4):484-489. (ZHOU R, WANG X Z, ZHANF X J, et al. Evaluation method of lodging resistance in soybean germplasm [J]. Soybean Science, 2007, 26(4):484-489.)
- [7] FANG C, MA Y M, WU S W, et al. Genome-wide association studies dissect the genetic networks underlying agronomical traits in soybean[J]. Genome Biology, 2017, 18:161.
- [8] LIU B H, WATANABE S, UCHIYAMA T, et al. The soybean stem growth habit gene *Dtl* is an ortholog of *Arabidopsis TERMINAL FLOWER1* [J]. Plant Physiology, 2010, 153(1):198-210.
- [9] TIAN Z X, WANG X B, LEE R. et al. Artificial selection for determinate growth habit in soybean [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(19):8563-8568.
- [10] PING J Q, LIU Y F, SUN L J, et al. *Dt2* is a gain-of-function MADS-domain factor gene that specifies semideterminacy in soybean[J]. Plant Cell, 2014, 26(7):2831-2842.
- [11] LIU Y F, ZHANG D J, PING J Q, et al. Innovation of a regulatory mechanism modulating semi-determinate stem growth through artificial selection in soybean[J]. PLoS Genetics, 2016, 12(1):e1005818.
- [12] XIA Z J, WATANABE S, YAMADA T, et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(32):E2155-E2164.
- [13] WATANABE S, XIA ZJ, HIDESHIMA R, et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering [J]. Genetics, 2011, 188(2):395-407
- [14] WATANABE S, HIDESHIMA R, XIA Z J. Map-based cloning of the gene associated with soybean maturity locus *E3*[J]. Genetics, 2009, 182(4):1251-1262.
- [15] LIU B, KANAZAWA A, MATSUMURA H, et al. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of the phytochrome A gene [J]. Genetics, 2008, 180(2):995-1007.
- [16] ZHAI H, LYU S X, LIANG S, et al. *GmFT4*, a homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is positively regulated by *E1* and functions as a flowering repressor in soybean [J]. PLoS ONE, 2014, 9:e89030.
- [17] LU S, ZHAO X, HU Y, et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield[J]. Nature Genetics, 2017, 49(5):773-779.
- [18] LI Y, DONG Y, WU H, et al. Positional cloning of the flowering time QTL *qFT12-1* reveals the link between the clock related *PRR* homolog with photoperiodic response in soybeans[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10:1301.
- [19] LU S, DONG L, FANG C, et al. Stepwise selection on homeologous *PRR* genes controlling flowering and maturity during soybean domestication [J]. Nature Genetics, 2020, 52(4):428-436.
- [20] XIA Z, ZHAI H, ZHANG Y, et al. *QNE1* is a key flowering regulator determining the length of the vegetative period in soybean cultivars [J]. Science China Life Science, 2022, 65(12):2472-2490.
- [21] WANG F F, NAN H Y, CHEN L Y, et al. A new dominant locus, *E11*, controls early flowering time and maturity in soybean [J]. Molecular Breeding, 2019, 39(5):70.
- [22] LYU J, CAI Z, LI Y, et al. The floral repressor *GmFLC-like* is involved in regulating flowering time mediated by low temperature in soybean [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(4):1322.
- [23] KOU K, YANG H, LI H, et al. A functionally divergent *SOCI* homolog improves soybean yield and latitudinal adaptation [J]. Current Biology, 2022, 32(8):1728-1742.
- [24] LI R C, JIANG H W, ZHANG Z G, et al. Combined linkage mapping and BSA to identify QTL and candidate genes for plant height and the number of nodes on the main stem in soybean[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(1):42.
- [25] 张峰. 利用转录组测序分析大豆矮小突变体中差异表达基因 [D]. 石河子: 石河子大学, 2014: 27-33. (ZHANG F. Transcriptome analysis of differentially expressed genes by RNA-Seq in a dwarf soybean mutant [D]. Shihezi: Shihezi University, 2014, 27-33.)
- [26] 唐宽强. *GmLIMI* 基因调控大豆株高的分子机制 [D]. 长春: 中国科学院大学(东北地理与农业生态研究所), 2020: 39-84. (TANG K Q. Molecular mechanism of *GmLIMI* gene regulation of soybean plant height [D]. Changchun: Chinese Academy of Science (Northeast Institute of Geography and Agroecology), 2020: 39-84.)
- [27] 王萍. 大豆四向重组自交系株高和主茎节数及其密度响应的

- QTL/QTN 定位[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2021: 36-113. (WANG P. QTL and QTN for plant height and node number of main stem and their response to density in FW-RIL of soybean [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2021: 36-113.)
- [28] WANG R K, LIU L, KONG J J, et al. QTL architecture of vine growth habit and gibberellin oxidase gene diversity in wild soybean (*Glycine soja*) [J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 7393.
- [29] WANG X, LI M W, WONG F L, et al. Increased copy number of gibberellin 2-oxidase 8 genes reduced trailing growth and shoot length during soybean domestication [J]. Plant Journal, 2021, 107(6): 1739-1755.
- [30] SHAN F X, ZHANG R, ZHANG J, et al. Study on the regulatory effects of GA3 on soybean internode elongation [J]. Plants-Basel, 2021, 10(8): 1737.
- [31] ADAMS P D, WEAVER D B. Brachytic stem trait, row spacing, and plant population effects on soybean yield [J]. Crop Science, 1998, 38(3): 750-755.
- [32] 张焯. 大豆曲茎性状表现、基因定位与表达谱研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015: 19-47. (ZHANG Y. Performance, gene mapping and transcriptome profile of brachytic stem in soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015: 19-47.)
- [33] 胡喜平. 美国扁茎大豆在春大豆育种中的应用 [J]. 作物杂志, 2009(3): 108-109, 110. (HU X P. Application of american fasciation stem soybean in spring soybean breeding [J]. Crops, 2009(3): 108-109, 110.)
- [34] 李丛丛. 大豆曲茎和扁茎性状基因的精细定位与候选基因分析[M]. 南京: 南京农业大学, 2011: 21-45. (LI C C. Fine mapping and candidate gene exploration of loci corresponding to brachytic and fasciation stem in soybean [M]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011: 21-45.)
- [35] ONDA R, WATANABE S, SAYAMA T, et al. Genetic and molecular analysis of fasciation mutation in Japanese soybeans [J]. Breeding Science, 2011, 61(1): 26-34.
- [36] 张久坤, 齐阳, 李立竹, 等. 利用BSA法定位大豆全基因组株高QTL及候选基因分析 [J]. 华北农学报, 2020, 35(S1): 1-10. (ZHANG J K, QI Y Y, LI L Z, et al. Genome-wide mapping of QTLs and candidate genes underlying plant height in soybean using BSA method [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2020, 35(S1): 1-10.)
- [37] 刘念析. 大豆重要性状的QTL精细定位及株高候选基因 *Glyma.19g192300* 的功能验证 [D]. 广州: 华南农业大学, 2017: 34-119. (LIU N X. Fine mapping of QTLs and function validation of a candidate gene *Glyma.19g192300*, a major QTL for plant height in soybean [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2017: 34-119.)
- [38] LI Z F, GUO Y, OU L, et al. Identification of the dwarf gene *GmDW1* in soybean (*Glycine max* L.) by combining mapping-by-sequencing and linkage analysis [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(5): 1001-1016.
- [39] 张秀彤. 大豆隐性矮秆基因 *19-DW* 的精细定位 [D]. 长春: 吉林大学, 2019: 30-51. (ZHANG X T. Mapping of soybean recessive dwarf gene *19-DW* [D]. Changchun: Jinlin University, 2019: 30-51.)
- [40] 于春森, 张勇, 王好让, 等. 栽培大豆 × 半野生大豆高密度遗传图谱构建及株高QTL定位 [J]. 作物学报, 2022, 48(5): 1091-1102. (YU C M, ZHANG Y, WANG H R, et al. Construction of a high density genetic map between cultivated and semi-wild soybeans and identification of QTLs for plant height [J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(5): 1091-1102.)
- [41] KOU K, SU T, WANG Y P, et al. Natural variation of the *DT2* promoter controls plant height and node number in semi-determinant soybean [J]. Molecular Breeding, 2021, 41(6): 40.
- [42] ZHANG D J, WANG X T, LI S, et al. A post-domestication mutation, *Dt2*, triggers systemic modification of divergent and convergent pathways modulating multiple agronomic traits in soybean [J]. Molecular Plant, 2019, 12(10): 1366-1382.
- [43] CHEN L, NAN H, KONG L, et al. Soybean *API* homologs control flowering time and plant height [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(12): 1868-1879.
- [44] YUE L, LI X, FANG C, et al. *FT5a* interferes with the *Dt1-API* feedback loop to control flowering time and shoot determinacy in soybean [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(6): 1004-1020.
- [45] CURTIS D F, TANNER J W, LUZZI B M, et al. Agronomic and phenological differences of soybean isolines differing in maturity and growth habit [J]. Crop Science, 2000, 40(6): 1624-1629.
- [46] CHEN K, LIU W C, LI X W, et al. Overexpression of *GmGASA32* promoted soybean height by interacting with *GmCDC25* [J]. Plant Signaling and Behavior, 2021, 16(2): 1855017.
- [47] BAWA G, FENG L Y, CHEN G P, et al. Gibberellins and auxin regulate soybean hypocotyl elongation under low light and high-temperature interaction [J]. Physiologia Plantarum, 2020, 170(3): 345-356.
- [48] FONOUNI-FARDE C, KISIALA A, BRAULT M, et al. DELLA1-mediated gibberellin signaling regulates cytokinin-dependent symbiotic nodulation [J]. Plant Physiology, 2017, 175: 1795-1806.
- [49] DE LUCAS M, DAVIÈRE J M, RODRÍGUEZ-FALCÓN M, et al. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation [J]. Nature, 2008, 451: 480-484.
- [50] HAYASHI S, GRESSHOFF P M, FERGUSON B J. Mechanistic action of gibberellins in legume nodulation [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2014, 56(10): 971-978.
- [51] PETTI C, HIRANO K, STORK J, et al. Mapping of a cellulose-deficient mutant named *dwarf1-1* in *Sorghum bicolor* to the green revolution gene *gibberellin20-oxidase* reveals a positive regulatory association between gibberellin and cellulose biosynthesis [J]. Plant Physiology, 2015, 169(1): 705-716.
- [52] SHU K, ZHOU W G, CHEN F, et al. Abscisic acid and gibberellins antagonistically mediate plant development and abiotic stress responses [J]. Frontier in Plant Science, 2018, 9: 416.
- [53] 谭冰, 郭勇, 邱丽娟. 大豆全基因组分枝相关基因发掘及与QTL共定位 [J]. 遗传, 2013, 35(6): 793-804. (TAN B, GUO Y, QIU L J. Whole genome discovery of genes related to branching and co-localization with QTLs in soybean [J].

- Hereditas, 2013, 35(6): 793-804.)
- [54] 王露. 新型大豆生育期 QTL 位点 *QNE1* 的定位及其调控分枝数的遗传学解析[M]. 哈尔滨: 中国科学院大学(东北地理与农业生态研究所), 2017: 30-47. (WANG L. The mapping of a novel QTL *QNE1* for flowering time and genetic analysis of its regulation on branching in soybean [M]. Chinese Academy of Science (Northeast Institute of Geography and Agroecology), 2017: 30-47.)
- [55] BORAH J, SINGODE A, TALUKDAR A, et al. Genome-wide association studies (GWAS) reveal candidate genes for plant height and number of primary branches in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 2018, 78(4): 460-469.
- [56] HU B, LI Y Q, WU H Y, et al. Identification of quantitative trait loci underlying five major agronomic traits of soybean in three biparental populations by specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq) [J]. PeerJ Publishing, 2021, 9: E12416.
- [57] 吴海涛, 张勇, 苏伯鸿, 等. 大豆分枝数相关分子标记开发及 *qBN-18* 位点精细定位[J]. 作物学报, 2020, 46(11): 1667-1677. (WU H T, ZHANG Y, SU B H, et al. Development of molecular markers and fine mapping of *qBN-18* locus related to branch number in soybean (*Glycine max* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(11): 1667-1677.)
- [58] ZHANG H R, HAO D R, SOTOE H M, et al. Genetic dissection of the relationship between plant architecture and yield component traits in soybean (*Glycine max*) by association analysis across multiple environments [J]. Plant Breeding, 2015, 134(5): 564-572.
- [59] SUN Z, SU C, YUN J, et al. Genetic improvement of the shoot architecture and yield in soya bean plants *via* the manipulation of *GmmiR156b* [J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(1): 50-62.
- [60] WANG H, WANG H. The miR156/SPL module, a regulatory hub and versatile toolbox, gears up crops for enhanced agronomic traits [J]. Molecular Plant, 2015, 8(5): 677-688.
- [61] YUN J X, SUN Z X, JIANG Q, et al. The miR156b-GmSPL9d module modulates nodulation by targeting multiple core nodulation genes in soybean [J]. New Phytologist, 2022, 233(4): 1881-1899.
- [62] SAYAMA T, HWANG T Y, YAMAZAKI H, et al. Mapping and comparison of quantitative trait loci for soybean branching phenotype in two locations [J]. Breeding Science, 2010, 60(4): 380-389.
- [63] YANG G, ZHAI H, WU H Y, et al. QTL effects and epistatic interaction for flowering time and branch number in a soybean mapping population of Japanese × Chinese cultivars [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16(9): 1900-1912.
- [64] SHIM S, HA J, KIM M Y, et al. *GmBRCL1* is a candidate gene for branching in soybean (*Glycine max* [L.] Merrill) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(1): 135.
- [65] LAMLLOM S F, ZHANG Y, SU B H, et al. Map-based cloning of a novel QTL *qBN-1* influencing branch number in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Crop Journal, 2020, 8(5): 793-801.
- [66] YANG Y H, LEI Y, BAI Z Y, et al. Physical mapping and candidate gene prediction of branch number on the main stem in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2021, 68(3): 2907-2921.
- [67] JEONG N, MOON J K, KIM H S, et al. Fine genetic mapping of the genomic region controlling leaflet shape and number of seeds per pod in the soybean [J]. Theoretical Applied Genetics, 2011, 122(5): 865-874.
- [68] FANG C, LI W Y, LI G Q, et al. Cloning of *Ln* gene through combined approach of map-based cloning and association study in soybean [J]. Journal of Genet and Genomics, 2013, 40(2): 93-96.
- [69] LI Y L, HOU Z H, LI W W, et al. The legume-specific transcription factor E1 controls leaf morphology in soybean [J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 531.
- [70] KIM H K, KANG S T, SUH D Y. Analysis of quantitative trait loci associated with leaflet types in two recombinant inbred lines of soybean [J]. Plant Breeding, 2005, 124(6): 582-589.
- [71] WANG L, CHENG Y B, MA Q B, et al. QTL fine-mapping of soybean (*Glycine max* L.) leaf type associated traits in two RILs populations [J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 260.
- [72] JUN T H, FREEWALT K, MICHEL A P, et al. Identification of novel QTL for leaf traits in soybean [J]. Plant Breeding, 2014, 133(1): 61-66.
- [73] JEONG S C, KIM J H, BAE D N. Genetic analysis of the *Ljf1* gene that controls leaflet number in soybean [J]. Theoretical Applied Genetics, 2017, 130(8): 1685-1692.
- [74] KALER A S, RAY J D, SCHAPAUGH W T, et al. Association mapping identifies loci for canopy coverage in diverse soybean genotypes [J]. Molecular Breeding, 2018, 38: 50.
- [75] XAVIER A, HALL B, HEARST A A, et al. Genetic architecture of phenomic-enabled canopy coverage in *Glycine max* [J]. Genetics, 2017, 206(2): 1081-1089.
- [76] KILEN T C. Inheritance of a short petiole trait in soybean [J]. Crop Science, 1983, 23(6): 1208-1210.
- [77] YOU M G, ZHAO T J, GAI J Y, et al. Genetic analysis of short petiole and abnormal pulvinus in soybean [J]. Euphytica, 1998, 102: 329-333.
- [78] JUN T H, KANG S T. Genetic map of *lps3*: A new short petiole gene in soybeans [J]. Genome, 2012, 55(2): 140-146.
- [79] LIU M F, WANG Y Q, GAI J Y, et al. Genetic analysis and gene mapping for a short-petiole mutant in soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) [J]. Agronomy-Basel, 2019, 9(11): 709.
- [80] CLARK C B, WANG W D, WANG Y, et al. Identification and molecular mapping of a major quantitative trait locus underlying branch angle in soybean [J]. Theoretical Applied Genetics, 2022, 135(3): 777-784.
- [81] 王吴彬, 何庆元, 杨红燕, 等. 大豆分枝数和叶柄夹角的相关野生片段分析 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4749-4758. (WANG W B, HE Q Y, YANG H Y. Detection of wild segments associated with number of branches on main stem and leafstalk

- angle in soybean [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(23): 4749-4758. )
- [82] 王存虎, 刘东, 许锐能, 等. 大豆叶柄角的 QTL 定位分析 [J]. *作物学报*, 2020, 46(1): 9-19. (WANG C H, LIU D, XU R N, et al. Mapping of QTLs for leafstalk angle in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2020, 46(1): 9-19. )
- [83] GAO J S, YANG S X, CHENG W, et al. *GmLLPA1*, encoding an APC8-like protein, controls leaf petiole angle in soybean [J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 1167-1176.
- [84] 陈玲玲, 李战, 刘亭萱, 等. 基于 783 份大豆种质资源的叶柄夹角全基因组关联分析 [J]. *作物学报*, 2022, 48(6): 1333-1345. (CHEN L L, LI Z, LIU T X, et al. Genome wide association analysis of petiole angle based on 783 soybean resources (*Glycine max* L.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(6): 1333-1345. )
- [85] YAMAGUCHI N, SAYAMA T, YAMAZAKI H, et al. Quantitative trait loci associated with lodging tolerance in soybean cultivar 'Toyoharuka' [J]. *Breeding Science*, 2014, 64(4): 300-308.
- [86] KATO S, SAYAMA T, TAGUCHI-SHIOBARA F, et al. Effect of change from a determinate to a semi-determinate growth habit on the yield and lodging resistance of soybeans in the northeast region of Japan [J]. *Breeding Science*, 2019, 69(1): 151-159.
- [87] KATO S, SAMANFAR B, MORRISON M J, et al. Genome-wide association study to identify soybean stem pushing resistance and lodging resistance loci [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2021, 101(5): 663-670.
- [88] CHEN H F, SHAN Z H, SHA A H, et al. Quantitative trait loci analysis of stem strength and related traits in soybean [J]. *Euphytica*, 2011, 179: 485-497.
- [89] CHEN H F, YANG Z L, CHEN L M, et al. Combining QTL and candidate gene analysis with phenotypic model to unravel the relationship between lodging and related traits in soybean [J]. *Molecular Breeding*, 2017, 37: 43.
- [90] 董全中. 大豆倒伏相关性状的 QTL 定位 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019. (DONG Q Z. Mapping QTL for lodging related traits in soybean [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2019. )
- [91] SUN M L, LI N, YU K W, et al. QTL mapping of lodging tolerance in soybean [J]. *Crop and Pasture Science*, 2021, 72(6): 426-433.
- [92] HUSSAIN S, IQBALI N, RAHMAN T, et al. Shade effect on carbohydrates dynamics and stem strength of soybean genotypes [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 162: 374-382.
- [93] DONG N Q, LIN H X. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 180-209.
- [94] DONG N Q, SUN Y, GUO T, et al. UDP-glucosyltransferase regulates grain size and abiotic stress tolerance associated with metabolic flux redirection in rice [J]. *Nature communications*, 2020, 26, 11(1): 2629.
- [95] CHENG B, RAZA A, WANG L, et al. Effects of multiple planting densities on lignin metabolism and lodging resistance of the strip intercropped soybean stem [J]. *Agronomy-Basel*, 2020, 10(8): 1177.
- [96] 殷静. 大豆茎倒伏突变体基因定位、转录组测序及 2 个木质素合成基因的克隆研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2013: 31-70. (YIN J. Gene mapping and cloning of two lignin biosynthetic genes of a stem lodging mutant in soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013: 31-70. )
- [97] YAN Q, SI J R, CUI X X, et al. The soybean cinnamate 4-hydroxylase gene *GmC4HI* contributes positively to plant defense via increasing lignin content [J]. *Plant Growth Regulation*, 2019, 88(2): 139-149.
- [98] 李文滨, 吴航, 刘冀, 等. 大豆抗倒伏相关性状全基因组关联分析 [J]. *东北农业大学学报*, 2021, 52(3): 1-12. (LI W B, WU H, LIU J, et al. Genome-wide association analysis of lodging-related traits in soybean [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2021, 52(3): 1-12. )
- [99] 刘明. 耐荫大豆种质资源的筛选及茎秆木质素含量的遗传与 QTL 分析 [M]. 成都: 四川农业大学, 2019: 19-35. (LIU M. Screening of shade-tolerant soybean germplasm resources and genetic and QTL analysis of stem lignin content [M]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2019: 19-35. )
- [100] WEN B X, ZHANG Y, HUSSAIN S, et al. Slight shading stress at seedling stage does not reduce lignin biosynthesis or affect lodging resistance of soybean stems [J]. *Agronomy-Basel*, 2020, 10(4): 544.
- [101] LIU W G, REN M L, LIU T, et al. Effect of shade stress on lignin biosynthesis in soybean stems [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(7): 1594-1604.
- [102] LIU W G, HUSSAIN S, LIU T, et al. Shade stress decreases stem strength of soybean through restraining lignin biosynthesis [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18(1): 43-53.
- [103] LIU W G, DENG Y C, HUSSAIN S, et al. Relationship between cellulose accumulation and lodging resistance in the stem of relay intercropped soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. *Field Crop Research*, 2016, 196: 261-267.