

# 一个大豆理想株型突变体 *it1* 的表型和生理鉴定

苏伯鸿<sup>1,2</sup>, 李忠峰<sup>2</sup>, 邱丽娟<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030; <sup>2</sup>中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学与工程, 北京 100081)

**摘要:** 突变体是基因功能研究和品种改良的重要材料。本研究对一个中品 661 EMS 诱变的株型突变体(*it1*)进行了表型和生理鉴定,旨在为该突变体的利用提供参考。结果表明:与野生型相比,突变体株型紧凑,节间缩短,叶片变小呈深绿色且皱缩;突变体高度降低为野生型的 2/3,但节间数目与野生型无显著差别,说明 *it1* 株高降低是由每个节间长度缩短造成的,与节间数目无关;突变体的分枝数、荚数、粒数、叶柄长度及夹角、百粒重等产量性状均显著或极显著低于野生型。与野生型相比,突变体叶片叶绿素相对含量和木质素的含量显著高于野生型。本研究结果为控制突变相关基因的定位、图位克隆和功能分析以及育种利用提供了优良种质和理论依据。

**关键词:** 大豆; EMS; 株型; 突变体

## Phenotypic and Physiological Identification of An Ideal Plant Type Mutant *it1* in Soybean(*Glycine max*(L.) Merr.)

SU Bo-hong<sup>1,2</sup>, LI Zhong-feng<sup>2</sup>, QIU Li-juan<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> College of Agronomy, Northeast Agricultural University, Harbin 150030; <sup>2</sup> National Key Facility of Crop Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing, 100081)

**Abstract:** Mutant is an important material for gene discovery and function research as well as crop improvement in plants. In this study, we reported the characterization of an ideal plant-architecture mutant(*it1*) from our EMS mutant population derived from the soybean cv. Zhongpin661 (Zp661). Phenotypic analysis revealed that the *it1* mutant, compared with the wild type plant, showed more compacting plant architecture, eg, shorter internodes, and darker green leaves. And also the mutant showed a significant decrease in plant height by 30% compared to that of the parental line Zp661, but no significant difference in internode number, indicating that lower plant height for *it1* was mainly caused by shortened internode length. Meanwhile, numbers of agronomic traits of the *it1* mutant including number of branches, number of pods, petiole length and angle, 100-seed weight and yield per plant all displayed a significant or very extremely significant decline than the wild parent. In addition, the physiological characteristics were determined under normal growth conditions in the field, and *it1* displayed significantly higher chlorophyll content and cellulose-lignin component than the wild type in seed-filling period. Therefore, the identification of the *it1* mutant provides excellent material for mapping, cloning and function research of plant architecture-related genes and genetic improvement in soybean.

**Key words:** Soybean; EMS; mutant; genetic analysis

大豆(*Glycine max*(L.) Merr.) 是世界上最重要  
的经济作物之一。在过去的一个多世纪,全球大豆  
的产量保持持续增长的趋势,但仍然无法满足人类

对大豆日益增长的需求。因此提高大豆产量潜力是  
大豆育种的重要任务。  
产量是一个综合性状,受多个形态、生理以及农

收稿日期: 2016-04-20 修回日期: 2016-04-26 网络出版日期: 2016-04-26

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20160426.1657.001.html>

基金项目: 国家自然科学基金项目(31271753); 农业部保种课题; 中国农业科学院科技创新工程

第一作者研究方向为作物遗传育种, E-mail: 18401609366@163.com; 李忠峰为共同第一作者

通信作者: 邱丽娟, 研究方向为大豆基因资源发掘与利用。E-mail: qiuajuan@caas.cn

艺性状的影响<sup>[1]</sup>。而株型是大豆植株整体特征的集中表现,各器官空间结构分布在一定程度上决定了光合产物的分配,空间配置合理将有利于提高光能利用率、促进养分吸收、调节源库关系,进而提高产量甚至改善作物品质<sup>[2]</sup>。株型是大豆在一个地区一定条件下呈现适应并高产的基础,并与大豆高产关系密切,也是大豆育种的重要选择指标之一<sup>[3]</sup>。C. M. Donald<sup>[4]</sup>于1968年提出“理想株型(ideotype)”的概念,期望利用理想株型降低作物群体内部的竞争从而提高作物产量。大豆的株型与产量关系密切,理想株型是品种选育的重要方向。关于大豆理想株型大豆育种中通过株型改良而提高产量的研究鲜有报道。株高是构成理想株型的主要要素之一,对产量的形成有重要的影响<sup>[5]</sup>。R. L. Cooper<sup>[6]</sup>于1981年提出大豆“半矮秆”育种,将有限结荚、半矮秆作为主导因子。结荚习性是影响大豆产量的重要影响因子之一,不同结荚习性的大豆,其产量构成因素各不相同。王金陵<sup>[2,7]</sup>认为以结荚习性为主体的大豆株型经过主茎不明显的典型无限结荚习性演变为亚有限结荚习性,再进一步演变为主茎突出发达的典型有限结荚习性。Q. J. Song等<sup>[8]</sup>将控制大豆结荚习性的两个基因 *Dt1* 位于第19染色体和18号染色体上,其中 *Dt1* 已被 B. H. Liu等<sup>[9]</sup>和 Z. Tian等<sup>[10]</sup>克隆, *Dt2* 已被 J. Q. Ping等<sup>[11]</sup>克隆。我国创高产的品种几乎以有限和亚有限为主。同样,叶片也是植物形态建成的一个重要指标,与植物株型的形成密切相关。J. Namhee等<sup>[12]</sup>通过图位克隆发现了控制叶形和荚粒数的 *ln* 基因。产量相关基因的发掘将有助于解析株型与产量关系。

重要农作物水稻、小麦等利用突变体研究株型相关基因取得了很大进展。在20世纪60年代,水稻和小麦半矮秆突变体运用,使植株矮化,抗倒伏能力提高,实现产量重大突破,引发了“绿色革命”<sup>[13]</sup>。分蘖作为水稻株型的重要特征之一,目前已报道的水稻多分蘖矮秆型 *d3*、*d4*、*d5*、*d10*、*d14*、*d16*、*d17*、*d27* 和 *d33* 等突变体也为株型定向改良提供了优异材料<sup>[14]</sup>。在大豆中株型性状包括结荚习性、株高、主茎节数,分枝的有无和多少、长短、角度、叶片大小形状及其层次分布,叶柄的长短和角度等<sup>[15]</sup>。大豆株型相关性状突变体鉴定研究报道较少,包括用  $\text{NaN}_3$  诱变获得的株高为原来1/2的秆突变体 *HK808*<sup>[16]</sup>、大豆种子经 $\gamma$ 射线诱变获得的叶片小且深绿色、节间不明显的极矮突变体 *Gmdwarf1*<sup>[17]</sup> 和受单隐性基因控制的叶片皱缩且狭长的突变体 *T313*<sup>[18]</sup>。然而,与本研究相似的株

型突变体尚未见报道。

本研究所用的株型突变体 *il1* 是从甲基磺酸乙酯(EMS)处理大豆品种中品661种子突变体中鉴定并培育出来的。*il1* 在株高、节间长度、分枝多少、叶片大小及分布等综合性状均发生变异。利用该突变体材料开展了表型和主要农艺性状的鉴定,叶绿素相对含量、木质素等生理指标的测定,以期对相关基因挖掘和利用奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

本试验所用材料为本实验室利用大豆品种中品661经EMS诱变得到的一个株型突变体。

### 1.2 突变体表型分析

2014年在北京种植突变体 *il1* 及野生型大豆品种中品661,成熟期分别选取中品661和 *il1* 的中间行各20株,对株高、节数、分枝数、荚数、粒数、底荚高等主要农艺性状进行考察。同时,每个单株随机选取25粒完整的种子,对子粒性状进行考察。在培养箱中种植 *il1* 突变体及野生型大豆品种中品661,对幼苗期的性状进行考察。

### 1.3 叶绿素总含量以及光合色素含量的测定

叶绿素总含量的测定:在大豆开花期,分别随机选取20株野生型中品661和突变体 *il1*,用日本产便携式叶绿素仪(SPAD-502, MINOLTA CO. LTD.)测量大豆倒数第3个三出复叶的叶绿素含量(SPAD值),每株测三出复叶的3个叶片,避开中脉,取平均值。

光合色素含量的测定:叶片光合色素测定于9:00进行,在种植小区中随机选取长势相对一致的野生型和突变体,参考文献[19]的方法测定幼苗期叶片的色素含量。称取0.08g左右叶片剪碎装入盛有10mL 95%乙醇离心管中,混匀封口暗处理24~48h,处理期间经常震荡混匀,直至叶片完全失绿变白,重复10次。用紫外分光光度计测定665nm、645nm和470nm波长下的吸光值。

### 1.4 茎秆成份的测定

参考 P. J. V. Soest等<sup>[20]</sup>洗涤纤维法测定稍作改动,测定酸性洗涤纤维(ADF, acid detergent fiber)、中性洗涤纤维(NDF, neutral detergent fiber)、半纤维素(hemicellulose)、纤维素(cellulose)、粗纤维(crude fiber)、木质素(lignin)。

### 1.5 数据分析

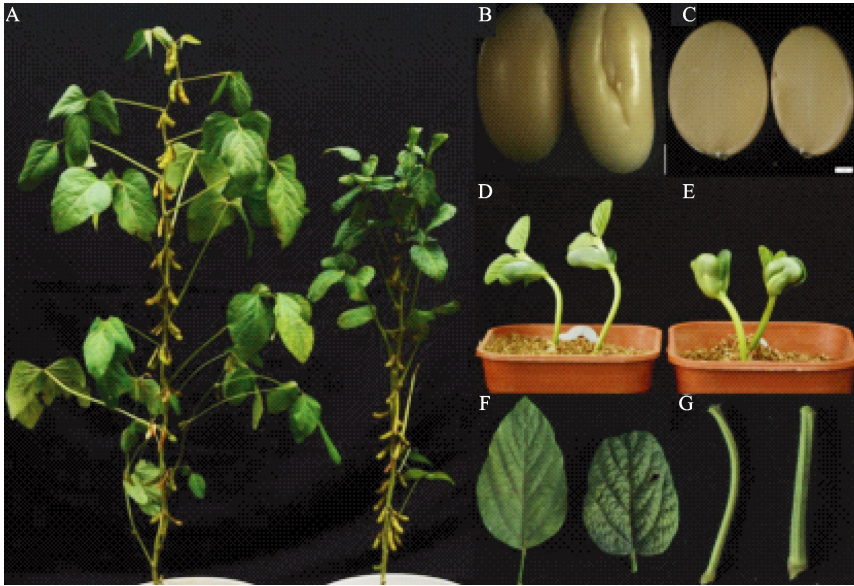
采用SPSS 19.0方法对数据进行统计分析,用Microsoft Excel 2010作图分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶片比较

*it1* 突变体与野生型中品 661 相比,其成熟子粒呈扁圆型且子叶伴有不规则凹痕(图 1-B、C),种子萌发后子叶上的凹痕还存在(图 1-B);在成熟期,突变体

植株叶片变小呈深绿色(图 1-D、E),株高较野生型显著降低(图 1-A),叶片表面皱缩,叶形呈卵圆形(图 1-F)。叶柄变粗(图 1-G),不同植株上部叶柄长度及叶柄夹角的分析结果表明突变体植株中上部叶柄长度及夹角均显著小于野生型植株(表 1),说明突变体和野生型植株的株型差异显著,表现为株型收敛。



A:成熟期植株;B:种子表面;C:种子横切;D:野生型幼苗;E:*it1* 幼苗;F:完全展开叶片;G:叶柄。左:野生型;右:*it1*,标尺:1mm  
A: Plants at maturing stage, B: Seed surface, C: Transection of mature seed, D: Wild type at seedling stage, E: *it1* seedling at seedling stage, F: Fully expanded leaves, G: Petiole. Left: Wild type, Right: *it1*, Scale bar: 1mm

图 1 野生型和突变体 *it1* 的表型比较

Fig. 1 Morphology comparison of the Wild type (WT) and the mutant - *it1*

表 1 突变体和野生型中上部叶柄夹角及长度的表型统计分析

Table 1 Phenotypic of mutant and wild type upper petiole angle and length statistical analysis

节位 Node position	长度 (cm) Length		夹角 (°) Angle		长度变幅 (cm) The range of the length		角度变幅 (°) The range of the angle	
	<i>it1</i>	ZP661	<i>it1</i>	ZP661	<i>it1</i>	ZP661	<i>it1</i>	ZP661
第 14 节	15.45 ± 3.65 **	27.60 ± 5.40	32.50 ± 5.89 *	47.00 ± 17.51	8.50 ~ 21.50	17.00 ~ 34.00	25 ~ 45	30 ~ 90
第 15 节	15.50 ± 3.13 **	26.45 ± 6.13	38.50 ± 17.17 *	54.50 ± 15.71	10.00 ~ 18.50	16.00 ~ 34.50	20 ~ 80	30 ~ 90
第 16 节	15.35 ± 3.38 *	21.20 ± 6.40	36.50 ± 8.18	43.00 ± 14.38	8.00 ~ 19.50	14.00 ~ 30.00	30 ~ 50	10 ~ 65
第 17 节	11.75 ± 4.16 **	19.00 ± 6.65	38.00 ± 10.06 **	62.00 ± 20.44	5.50 ~ 20.00	10.00 ~ 28.50	20 ~ 55	40 ~ 90
第 18 节	11.30 ± 9.38	15.20 ± 5.59	36.50 ± 10.29	53.00 ± 24.40	4.00 ~ 35.00	8.00 ~ 23.00	25 ~ 50	0 ~ 90
第 19 节	7.15 ± 4.69 *	11.80 ± 5.11	39.50 ± 13.01 *	61.00 ± 22.34	3.00 ~ 17.00	6.50 ~ 21.00	10 ~ 60	30 ~ 90

\* 和 \*\* 分别代表在 0.05、0.01 水平上差异显著,下同  
\* showed significant difference at 5%, \*\* showed significant difference at 1%, the same as below

### 2.2 农艺相关性状比较

**2.2.1 产量相关性状比较** 在植株成熟后,调查了主要农艺性状。结果表明:与野生型相比,突变体株

高降低约 34%,分枝数减少约 72%,荚数以及粒数分别减少约 20% 和 24%,节间长度减少约 35%,而突变体和野生型的主茎节数和底荚高未发生显著变化。

表 2 突变体和野生型产量性状统计分析

Table 2 Mutant and wild type yield statistics analysis

性状 Traits	突变体 Mutant	野生型 Wild – type	比野生型增减( % ) Compared with wild type
株高(cm) Plant height	84. 50 ± 7. 16 **	127. 63 ± 10. 07	– 33. 79
节间长度( cm ) Internode length	3. 76 ± 0. 35	5. 78 ± 0. 46	– 34. 95
茎粗( mm ) Stem diameter	8. 56 ± 0. 63 **	7. 40 ± 0. 60	15. 68
百粒重( g ) Hundred-grain weight	16. 20 ± 0. 34 **	18. 20 ± 0. 29	– 10. 99
底荚高 Bottom pod high	16. 08 ± 7. 38	14. 25 ± 4. 23	12. 84
单株分枝数 Plant branch number	1. 20 ± 1. 06 **	4. 35 ± 1. 42	– 72. 41
单株节数 Plant pitch number	22. 60 ± 1. 50	22. 35 ± 1. 42	1. 12
单株荚数 Plant pod number	46. 90 ± 11. 43 *	58. 45 ± 15. 30	– 19. 76
单株粒数 Plant seed numbers	111. 10 ± 28. 65 **	147. 05 ± 36. 27	– 24. 45

2.2.2 突变体和野生型的产量相关性状相关性分析 相关分析表明(表3),突变体株高与主茎节数呈显著正相关,分枝数与主茎节数呈显著正相关,荚数与主茎节数呈显著正相关,与分枝数呈极显著正相关,粒数与主茎节数呈显著正相关,与分枝数、荚数呈极显著正相关;野生型荚数与分枝数呈显著正相关,粒数与荚数呈极显著正相关,荚数与底荚高呈显著负相关。通过对比突变体和野生型可以发现,

突变体的产量性状粒数与其他性状之间存在直接或间接相关性;野生型粒数仅与荚数呈极显著正相关,荚数与分枝数呈显著正相关、与底荚高呈显著负相关,说明野生型的产量与荚数直接相关,且受底荚高、分枝数的间接影响。以上结果说明突变体产量直接或间接与株型相关性状存在相互影响的关系,充分调节各性状之间的平衡,可为株型育种提供优良种质资源。

表 3 突变体和野生型产量性状相关性分析

Table 3 Correlation analysis of mutant and wild-type yield traits

性状 Traits	株高 Plant height	主茎节数 Nodes of main stem	分枝数 Number of Branches	荚数 Podnumber	粒数 Seeds numbers	底荚高 Height at bottom pod	茎粗 Stem diameter
株高 Plant height	1. 00	0. 36	– 0. 25	– 0. 20	– 0. 22	0. 14	– 0. 14
主茎节数 Nodes of main stem	0. 47 *	1. 00	0. 09	0. 29	0. 06	0. 02	0. 11
分枝数 Number of Branches	– 0. 13	0. 55 *	1. 00	0. 54 *	0. 08	– 0. 32	– 0. 13
荚数 Pod number	– 0. 05	0. 48 *	0. 76 **	1. 00	0. 58 **	– 0. 55 *	0. 11
粒数 Seeds numbers	– 0. 08	0. 51 *	0. 77 **	0. 96 **	1. 00	– 0. 34	0. 24
底荚高 Height at bottom pod	0. 35	0. 32	– 0. 21	– 0. 30	– 0. 21	1. 00	– 0. 18
茎粗 Stem diameter	0. 02	0. 39	0. 34	0. 38	0. 32	0. 11	1. 00

左下角为突变体性状之间相关系数,右上角为野生型性状之间相关系数

Bottom left corner was mutant correlation coefficient. Bottom right corner was wild correlation coefficient

### 2.3 *itl* 突变体与野生型生理性状比较

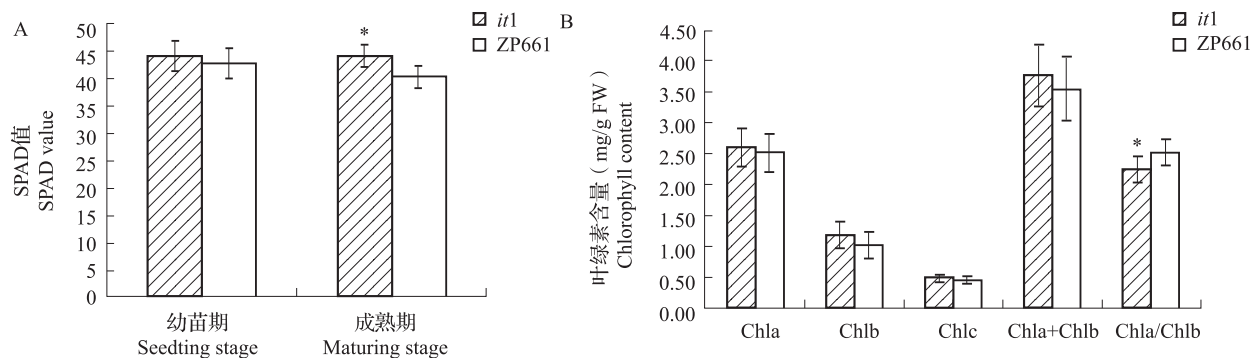
叶绿素相对含量比较结果表明(图2A),在营养生长期叶绿素相对含量差异很小,未达到显著水平;在鼓粒期,野生型显著低于突变体的叶片叶绿素相对含量。*itl* 从营养生长期到生殖生长期中其叶绿素相对含量几乎没有变化;与 *itl* 相比,中品 661

叶绿素相对含量则略有降低。

### 2.4 *itl* 突变体与野生型叶绿素组分比较

叶绿素组分测定结果显示(图2B),*itl* 叶片的叶绿素 a、b 和类胡萝卜素水平均高于野生型但差异不明显,然而突变体叶绿素 a/b 显著低于野生型,这可能与突变体叶片颜色较野生型更深有关。





A:野生型 WT 和突变体 *it1* 的叶绿素相对含量比较 (SPAD 值); B:野生型 WT 和突变体 *it1* 的叶绿素组分含量比较, FW:鲜重

A: Comparison of the relative chlorophyll content of wild type and *it1* (SPAD),

B: Comparison of chlorophyll content of wild type and mutant *it1*, FW: Fresh weight

图 2 野生型 (WT) 和突变体 *it1* 的叶绿素含量比较

Fig. 2 Pigment determination in leaves of wild type and *it1* mutant

### 2.5 *it1* 突变体与野生型茎秆组分比较

田间调查发现, *it1* 植株茎秆较脆。测定 *it1* 和野生型中品 661 茎秆中纤维素及相关物质的含量 (图 3)。结果表明, 突变体 *it1* 中木质素含量也较野生型显著降低, 而粗纤维、纤维素、半纤维素、酸性洗涤纤维、中性洗涤纤维这 5 种成份都与野生型没有显著差异。因此突变体木质素含量降低可能是导致突变体植株茎秆较脆的主要原因。

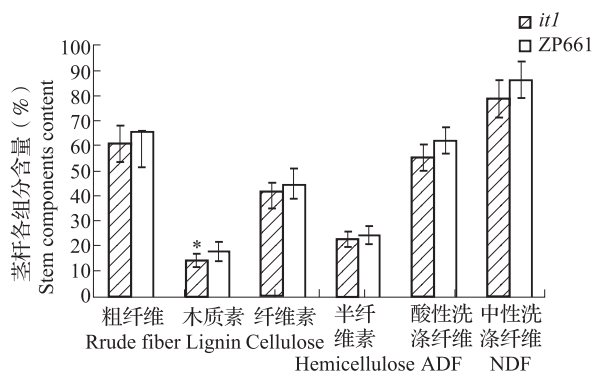


图 3 野生型 (WT) 和突变体 *it1* 茎秆中各组分含量

Fig. 3 Stem component content of the wild type and the *it1* mutant

## 3 讨论

在大豆产量已达到较高水平的今天, 随着水肥条件的改善, 大豆植株过高所引起的倒伏变成了产量的限制因素, 在这种情况下, 大豆矮化育种应运而生。实践证明, 当植株矮化到一定程度之后, 生物产量降低, 经济产量受到限制。于是人们逐步地意识到需要通过选育器官平衡和源库关系合理协调的株型来建立适宜形态结构、生物产量高、经济系数大的

群体, 最终提高单位面积产量。多位学者研究表明: 要进一步提高大豆产量, 必须提高光能利用率, 而株型则是其重要的限制因子之一<sup>[21,15,2]</sup>。株型是大豆植株整体特征的集中表现, 包括株高、节数、茎粗的动态变化, 分枝数、分枝 (叶柄) 长度和角度、叶层分布等植株形态特征及最佳的生理特性, 这些器官空间结构分布在一定程度上决定了光合产物的分配, 空间配置合理, 将有利于提高光能利用率、促进养分吸收、调节库源关系, 进而提高产量甚至改善作物品质<sup>[22]</sup>。

株型特征决定于遗传基础, 一个看似简单的表型往往由多种复杂的遗传机制共同调控。因此, 只有深入了解株型形成的分子机制, 才能加快株型的改良。到目前为止, 关于株型相关基因的报道正逐步揭示株型形成的内在机制。植株的矮化主要与节间缩短或节数减少有关。哈伯德通过研究发现, 植物通过控制体内赤霉素激素含量进而控制株高, 并协调矮秆植物库源关系, 提高抗倒伏能力, 进而提高产量、质量<sup>[23]</sup>。目前不仅矮秆作物小麦和水稻通过密植高产, 就连玉米这种高秆作物也在降低株高密植。同时, 分枝也是影响的重要因素之一, 如在拟南芥中获得的可以增加分枝的 *SPS/BUS* 基因<sup>[24]</sup>、影响顶端分生组织发育的 *IFL1/REV* 基因<sup>[25]</sup>。株型其他相关性状如节数<sup>[26]</sup>、茎粗<sup>[27]</sup>、分枝数和叶柄角度<sup>[28]</sup>等研究说明株型性状与产量之间关系密切。总之, 植物株型建成是一个相当复杂的过程, 而目前已知的调控网络仍不够清晰, 进一步利用突变体对株型相关性状克隆基因并展开功能研究是促进机制研究的主要方法之一。

本研究从 EMS 诱变大豆中品 661 突变体库中

获得的 *itl* 是一个诸多性状同时发生变异的株型突变体,迄今为止尚未见报道。与野生型相比,突变体叶片深绿色且发生皱缩,叶绿素相对含量显著高于野生型,推测可能对提高植物光合效率有帮助。*itl* 突变体茎秆木质素含量较野生型显著升高。木质素含量与植物抗倒伏之间的关系已有报道,如将毛白杨中的基因转入甘蓝型油菜中,发现转基因油菜的木质素含量升高,抗倒伏能力也得到了加强<sup>[29]</sup>。与野生型相比,突变体分枝数减少,*itl* 突变体上部叶柄夹角显著小于野生型夹角。类似的性状在水稻中研究较深入<sup>[30]</sup>,如 *La*<sup>[31-32]</sup>、*La2*<sup>[33]</sup>、*La(t)*<sup>[34]</sup>、*er*、*Spk(t)*<sup>[35]</sup> 等突变体。*itl* 突变体不仅分枝少、且叶柄短,有利于窄行密植。综上所述,本研究的株型突变体 *itl* 在表型和生理性状都发生显著变异,株高较低、分枝少、叶绿素含量高、秆强、叶柄短是一个适宜密植的理想株型突变体,为今后的株型遗传育种研究及利用提供了优良种质和理论依据。

#### 参考文献

- [1] Wilcox J R. Soybeans: improvement, production and uses [J]. *Agr Syst*, 2005, 83(1): 110-111
- [2] 王金陵. 东北地区大豆株型的演变 [J]. *大豆科技*, 1996(1): 5-7
- [3] 王金陵. 中国大豆主产区主要推广品种株型变化的回顾 [J]. *东北农业大学学报*, 1993, 24(3): 209-213
- [4] Donald C M. The breeding of crop ideotypes [J]. *Euphytica*, 1968, 17(3): 385-403
- [5] Wilcox J R, Sediya T. Interrelationships among height, lodging and yield in determinate and indeterminate soybeans [J]. *Euphytica*, 1981, 30(2): 323-326
- [6] Cooper R L. Development of short-statured soybean cultivars [J]. *Crop Sci*, 1981, 21(1): 127-131
- [7] 王金陵. 大豆 [M]. 北京: 科学普及出版社, 1966
- [8] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(1): 122-128
- [9] Liu B H, Satoshi W, Tomoo U, et al. The soybean stem growth habit gene *Dt1* is an ortholog of *Arabidopsis* TERMINAL FLOWER1 [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153(1): 198-210
- [10] Tian Z, Wang X, Lee R, et al. Artificial selection for determinate growth habit in soybean [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(19): 8563-8568
- [11] Ping J Q, Liu Y, Sun L, 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
- [12] Namhee J, Jeoung S S, Min-Hee K, et al. *Ln* is a key regulator of leaflet shape and number of seeds per pod in soybean [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(12): 4807-4818
- [13] Peng J, Richards D E, Hartley N M, et al. Green revolution genes encode mutant gibberellin response modulators [J]. *Nature*, 1999, 400(6741): 256-261
- [14] Matsuo T H K, Kumazawa K. Science of the rice plant [M]. Food and Agriculture Policy Research Center, 1993
- [15] 董钻. 大豆株型育种的若干生理问题 [J]. *大豆科学*, 1988 7(1): 69-74
- [16] 郝再彬, 吴东岚. 矮秆大豆突变体的获得 [J]. *核农学报*, 2004, 18(3): 204-206
- [17] Zhang F, Shen Y, Sun S, et al. Genome-wide expression analysis in a dwarf soybean mutant [J]. *Plant Genetic Resour*, 2014, 12(S1): 70-73
- [18] Wilcox J R, Abney T S. Inheritance of a narrow, rugose-leaf mutant in *Glycine max* [J]. *J Hered*, 1991, 82(5): 421-423
- [19] 白宝璋, 田文勋, 赵景阳. 大田作物叶绿素提取方法的比较 [J]. *吉林农业科学*, 1987(4): 77-80
- [20] Soest P J V, Robertson J B, Lewis B A. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition [J]. *J Dairy Sci*, 1991, 74(10): 3583-3597
- [21] 张学英, 侯雪琪, 周淑芹, 等. 浅谈大豆理想株型育种 [J]. *大豆科技*, 1994(4): 15-16
- [22] 韩天富, 王金陵. 中国大豆不同生态类型开花至成熟期对光周期的反应 [J]. *作物学报*, 1996, 22(1): 20-26
- [23] 黄金, 李凤兰, 孟婧, 等. 矮化植物营养体解剖学的研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(21): 11055-11057
- [24] Hull A K, Vij R, Celenza J L. *Arabidopsis* cytochrome P450s that catalyze the first step of tryptophan-dependent indole-3-acetic acid biosynthesis [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(5): 2379-2384
- [25] Zhu H, Hu F, Wang R, et al. *Arabidopsis* argonaute10 specifically sequesters miR166/165 to regulate shoot apical meristem development [J]. *Cell*, 2011, 145(2): 242-256
- [26] 王芳. 大豆主茎节数与主要农艺性状关系的分析 [J]. *农业与技术*, 2011, 31(1): 29-31
- [27] 何永枝. 大豆茎粗与籽粒产量构成因素的关系 [J]. *中国油料作物学报*, 1996(2): 15-17
- [28] 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
- [29] 杨向东. 木质素合成调控及其与甘蓝型油菜抗菌核病和抗倒伏性关系研究 [D]. 北京: 中国农业科学院. 2006
- [30] Jing N, Baocai Z, Nili W, et al. Increased leaf angle1, a Raf-like MAPKKK that interacts with a nuclear protein family, regulates mechanical tissue formation in the Lamina joint of rice [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(12): 4334-4347
- [31] Kishimoto N, Foolad M R, Shimosaka E, et al. Alignment of molecular and classical linkage maps of rice, *Oryza sativa* [J]. *Plant Cell Rep*, 1993, 12(12): 457-461
- [32] Singh K, Multani D S, Khush G S. Secondary trisomics and telotrisomics of rice: origin, characterization, and use in determining the orientation of chromosome map [J]. *Genetics*, 1996, 143(1): 517-529
- [33] 李培金, 曾大力, 刘新仿, 等. 水稻散生突变体的遗传和基因定位研究 [J]. *科学通报*, 2003, 48(21): 2271-2274
- [34] 张红宇, 杨芳, 李云, 等. 水稻向地性突变体的鉴定与遗传和定位分析 [J]. *中国农学通报*, 2006, 22(2): 142-146
- [35] Miyata M, Komori T, Yamamoto T, et al. Fine scale and physical mapping of *Spk(t)* controlling spreading stub in rice [J]. *Breeding Sci*, 2005, 55(2): 237-239