

北方春大豆苗期根系性状优异等位变异的发掘

蒋红娇, 王财金, 赵慧艳, 王 洋

(黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 哈尔滨 150080)

摘要: 检测与根系性状关联的位点并发掘其携带的优异等位变异, 对改良大豆根系性状有重要意义。本研究选取北方春大豆 242 份育成品种和 102 份地方品种作为试验材料, 2018-2019 年在室内对根系性状进行鉴定, 利用 175 对 SSR 引物进行连锁不平衡和群体结构分析, 并采用一般线性模型进行关联分析。结果显示: 无论共线性组合还是非共线性组合群体均存在不同程度的连锁不平衡现象。育成品种由 2 个亚群组成, 两年共同检测到 17 个位点与 6 个根系性状关联, 表型变异解释率为 1.35%~7.83%; 地方品种由 2 个亚群构成, 两年共同检测到 12 个位点与 5 个根系性状关联, 表型变异解释率为 3.89%~16.64%。两类群体中共同检测到的 2 个位点, 分别是与主根长关联位点 *Satt309* 和与根平均直径关联位点 *Sat_358*。在育成品种中发掘出的增效优异等位变异共 38 个, 携带优异等位变异的材料共 29 个, 其中主根长、总根长、根平均直径、根体积、根表面积、根尖数的增效最大的等位变异及携带优异等位变异的材料分别为 *Satt309-122bp* (合丰 35)、*Sat_272-254bp* (黑河 16、黑农 62)、*Sat_358-236bp* (吉林 12、吉林 1 号)、*Sat_381-193bp* (绥农 26)、*Sat_381-193bp* (绥农 26、垦豆 18)、*Sat_381-224bp* (长农 24、合丰 51)。在地方品种中发掘出的增效优异等位变异共 33 个, 携带优异等位变异的材料共 31 个, 其中主根长、总根长、根平均直径、根体积、根表面积、根尖数的增效最大的等位变异及携带优异等位变异的材料分别为 *Satt220-242bp* (小白脐)、*Satt683-206bp* (汪清神仙洞、小白脐、宝清大白眉)、*Sat_160-174bp* (平顶香-2)、*Satt239-200bp* (临江大黄豆)、*Satt247-245bp* (白露豆-1、汪清神仙洞)、*Satt156-227bp* (小白脐、铁荚青-1)。这些优异等位变异和携带优异等位变异的材料可以作为优异亲本配置杂交组合, 选育具有优良根系性状的大豆品种。

关键词: 北方春大豆; 苗期; 根系性状; 优异等位变异

Mining of Elite Alleles Controlling Root Traits at the Seedling Stage in North Spring Soybean

JIANG Hong-jiao, WANG Cai-jin, ZHAO Hui-yan, WANG Yang

(College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080)

Abstract: Genetic improvement of root traits in soybean largely relied on exploring the elite loci that associated with beneficial root traits. In this study, 242 northern spring cultivars and 102 landraces were subjected for analyzing phenotypic variation in root under laboratory conditions in 2018 and 2019. 175 pairs of SSR primers were applied for genotyping, followed by the genetic linkage disequilibrium analysis, the population structure analysis, and association analysis using general linear model (GLM). The results show that both collinear combination and non-collinear combination groups have different degree of linkage disequilibrium. The cultivars were clustered into two subpopulations. Seventeen genetic loci associated with six root traits were detected showing the phenotypic variation ranged from 1.35% to 7.83%. The landraces were assigned into two subgroups. Twelve genetic loci were found to be associated with five root traits, which contributed to 3.89% to 16.64% on phenotypic variation. Two genetic loci *Satt309* and *Sat_358*, which were simultaneously detected in the two cultivar and landrace populations, were associated with main root length and root average diameter,

收稿日期: 2021-04-01 修回日期: 2021-05-14 网络出版日期: 2021-07-15

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210401002>

第一作者研究方向为作物逆境, E-mail: 18285276942@163.com

通信作者: 王洋, 主要从事种子病理学方面的研究, E-mail: 2004084@hlju.edu.cn

基金项目: 农业农村部作物种质资源保护 (2018NWB036-12)

Foundation project: Protection of Crop Germplasm Resources in Ministry of Agriculture and Rural Affairs (2018NWB036-12)

respectively. A total of 38 alleles with positive effect were present in 29 cultivars. Out of them, the alleles of main root length (MRL), root length (RL), root average diameter (RAD), root volume (RV), root surface area (RSA), root tip number (RTN) with the greatest synergistic effect were *Satt309-122bp* (Hefeng35), *Sat_272-254bp* (Heihe16, HeiNong62), *Sat_358-236bp* (Jilin12, Jilin1), *Sat_381-193bp* (Suinong26), *Sat_381-193bp* (Suinong26, Kendou18), and *Sat_381-224bp* (Changnong24, Hefeng51), respectively. A total of 33 alleles with synergistic effect were found from 31 landraces. For example, the alleles governing MRL, RL, RAD, RV, RSA, RTN which had the greatest synergistic effects, were *Satt220-242bp* (Xiaobaiqi), *Satt683-206bp* (Wangqingshenxiandong, Xiaobaiqi, Baoqingdabaimei), *Sat_160-174bp* (Pingdingxiang-2), *Satt239-200bp* (Linjiangdahuangdou), *Satt247-245bp* (Bailudou-1, Wangqingshenxiandong), and *Satt156-227bp* (Xiaobaiqi, Tiejiaqing-1), respectively. Collectively, this study identified the superior alleles and donor lines which could be used in breeding for soybean varieties with superior root traits.

Key words: North Spring Soybean; seedling stage; root traits; elite alleles

根系是植物生长的主要结构及功能器官。生长旺盛的根系一方面能够提高土壤养分和水分的利用效率,有利于作物干物质的积累,增加作物产量^[1-2];同时发达的根系也是一种重要而有效的抗逆机制^[3-4]。大豆根系性状是受多基因控制的数量性状,具有较高的遗传稳定性^[5-6]。改良大豆品种的根系性状对大豆生产具有重要意义。目前针对大豆根系生理^[7-8]、形态^[9-10]、产量^[11]与抗逆间的关系研究较多,遗传方面的研究多集中在植株成熟期逆境(如干旱、缺磷、铝毒、盐碱)条件下对根系开展的遗传分析及相关位点的发掘^[12-13],对于大豆苗期根系的遗传分析报道较少。研究发现培育良好根系的最佳时期是大豆生长前期即苗期,其根系的早生快发和发达的根系状态与提高产量和抗逆性显著相关^[14]。梁慧珍等^[15]认为苗期根系性状主要受主基因控制,抗逆品种的根系在苗期就表现出发根早、生长快、主根长、侧根多等特点,并利用 RIL 群体检测到 15 个控制大豆 V₂ 期幼苗根长、根重、侧根数和根体积的 QTL,贡献率在 7.05%~16.45% 之间。周蓉等^[16]以中豆 29 和中豆 32 构建的 165 个 RIL 群体为材料,利用 264 个 SSR 标记定位了 20 个与大豆苗期根系性状相关的 QTL,分布于 8 条染色体,其中 9 个主效 QTL 位于第 11 和第 14 号染色体。Manavalan 等^[17]利用 BILs 群体在第 8 号染色体 *Satt315* 标记的间隔位点上发现一个重要的 QTL,有助于大豆的早期根和茎生长。上述对于大豆苗期根系性状遗传分析的研究群体仅限于家系作图群体,鉴定到的结果取决于双亲携带的根系优异等位变异的情况,检测到的相关 QTL 具有一定的局限性^[18],本研究将利用关联作图的方法发掘与大豆苗期根系性状关联的标记及优异等位变异。

北方春大豆产区是中国大豆的主产区,其种植面积占全国的 50% 以上^[19]。北方春大豆品种苗期根系与南方大豆品种比较,生长发育速度较缓慢^[20]。在气候上南方雨水多,潮土松散利于根系的扩展,而北方的砂浆黑土对根系的生长阻力比较大,根系的生长就有一定的区分度^[21]。根系的水平和垂直分布特征决定了可被利用的土壤体积的大小^[22],在一定程度上反映根系吸收能力的强弱^[23]。具有发达的根系统可以增加根系吸收水分的能力和范围^[24-25]。在中国北方春大豆播种期经常遭遇春季干旱和低温的环境^[26-27],同时春大豆产区的盐碱地面积也在逐年增加^[28],改良春大豆品种苗期根系性状对大豆高产优质生产具有重要的意义。因此,本研究拟利用 344 份春大豆资源材料(育成品种和地方品种)构建关联作图群体,利用 175 个 SSR 标记与苗期根系性状开展关联分析,鉴定与根系性状关联的标记,发掘携带优异等位变异的携带优异等位变异的材料,构建根系性状的优异亲本组合,为分子标记辅助选择提供遗传信息。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本试验材料共 344 份大豆品种,包括育成品种 242 份(详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jjpr.20210401002>,附表 1),其中黑龙江省 173 份(编号为 1~173),辽宁省 14 份(编号为 174~187),内蒙古 4 份(编号为 188~191),吉林省 51 份(编号为 192~242);地方品种 102 份(详见 <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jjpr.20210401002>,附表 2)。2018-2019 年种植在黑龙江大学呼兰校区田间实验站,随机区组设计,每个品种系单行种植,行长 2 m,行距 0.80 m,株距 0.20 m,

常规田间管理。豆荚鼓粒成熟后,收获脱粒,自然晾晒,采收的344份大豆用于室内根系鉴定试验。

1.2 试验方法

大豆苗期培养采用室内纸间发芽方法。每个品种随机挑选50粒种子,用0.6%次氯酸钠溶液灭菌5 min,蒸馏水反复冲洗4次后,转入15 cm×20 cm发芽盒中,准备4张吸足水分的发芽纸,两张放在底部,两张覆盖在种子上面。置于光照/温度分别为8 h/28℃、黑暗16 h/22℃的温室条件下,培养至11 d,期间保持水分,及时通气。重复2次。

1.3 根系性状鉴定

每个品种随机选取培养11 d的5株根系完整的幼苗进行表型鉴定,利用根系扫描仪获取根系图片,通过根系分析系统RhizoPheno获取主根长、总根长、根平均直径、根体积、根表面积和根尖数。每个品种取5株的平均值。

1.4 基因组DNA提取及PCR扩增

取大豆嫩叶,采用改良CTAB法^[29]提取基因组DNA。选取均匀分布于大豆20条染色体上的175个具有多态性的SSR标记对344份大豆基因组进行扫描,SSR引物由上海捷瑞生物工程有限公司合成。SSR-PCR扩增反应体系为10 μL。扩增程序为94℃预变性5 min,94℃变性30s,42~61℃退火30 s,72℃延伸30 s,35个循环,最后72℃延伸5 min,置于4℃保存。PCR产物在8%非变性聚丙烯酰胺凝胶中分离,银染显色参照Sanguinetti等^[30]的方法。

1.5 数据分析

表型数据利用SPSS 25进行描述性统计分析

及相关性分析。等位变异位点利用Quantity One软件处理电泳带型,根据Marker 1 DNA标准分子量Ladder(100~600 bp)为条带标准,按照分子量大小(bp)依次读取。利用SPGeDi1.5软件计算344份大豆品种之间的亲缘关系值。利用Powermarker 3.25软件分析等位基因数、基因多样性以及多态性信息量(PIC, polymorphism information content)。群体结构划分利用Structure软件^[31],参照Evanno等^[32]的方法确定最优亚群数。采用Tassel 3.0软件^[33]绘制连锁不平衡(LD)配对检测矩阵图,使用标准不平衡系数(D')衡量位点间连锁不平衡程度^[34],筛选出成对共线性位点对应的D'值及位点间遗传距离,使用Excel 2010绘制LD衰减图。利用一般线性模型(GLM, general linear model)对性状与标记进行关联分析,以P<0.05作为显著性筛选的阈值。依据Bresghehlo等^[35]提出的计算公式来确定优异等位变异位点,表型效应值分析参考文自翔等^[36]的方法。

2 结果与分析

2.1 根系性状遗传变异分析

两年试验材料的根系性状主根长、总根长、根平均直径、根体积、根表面积、根尖数的变异系数在9.80%~43.37%之间,根尖数变异最大,根平均直径变异最小,除根平均直径外,其他性状的变异系数均大于20%(表1)。各个性状均表现为正态分布,属于典型的数量性状。两年各性状的广义遗传率为56.16%~82.17%,说明根系性状遗传稳定,其中主根长的广义遗传率最小,根尖数的广义遗传率最大。

表1 2018-2019年344份大豆根系性状统计分析

Table 1 Statistical analysis of 344 soybean root traits in 2018-2019

性状 Traits	年份 Years	均值 Mean	最大值 Max.	最小值 Min.	标准差 SD	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness	变异系数 (%) CV	广义遗传率 (%) H _B ²
主根长(cm) MRL	2018	18.75	30.93	8.13	4.26	-0.29	0.31	22.72	56.16
	2019	15.60	28.73	6.47	3.43	1.09	0.69	21.98	
总根长(cm) RL	2018	170.78	361.41	32.35	64.03	-0.49	0.43	37.49	80.65
	2019	96.21	212.62	8.22	38.41	-0.39	0.20	39.93	
根平均直径(mm) RAD	2018	0.07	0.10	0.05	0.01	0.66	-0.06	15.00	76.68
	2019	0.09	0.12	0.07	0.01	1.31	0.77	9.80	
根体积(cm ³) RV	2018	0.77	1.54	0.14	0.22	0.11	0.22	28.04	76.28
	2019	0.82	1.76	0.11	0.29	-0.16	0.15	35.29	
根表面积(cm ²) RSA	2018	34.31	67.90	6.51	10.65	0.05	0.42	31.04	78.99
	2019	26.21	58.03	3.03	9.67	-0.35	0.12	36.90	
根尖数 RTN	2018	111.80	272.30	28.60	48.48	0.09	0.61	43.37	82.17
	2019	51.85	119.10	7.20	19.51	0.15	0.49	37.63	

粗体为最大值和最小值

Bold is maximum and minimum. MRL: main root length, RL: root length, RAD: root average diameter, RV: root volume, RSA: root surface area, RTN: root tip number, CV: coefficient of variation, H_B²: heritability in the broad sense. The same as below

2.2 根系性状相关性分析

由两年 344 份大豆品种 6 个根系性状的相关性分析可知(表 2),除根平均直径与根体积在 2018 年呈不显著正相关外,根平均直径在两年的相关

性分析中与主根长、总根长、根表面积、根尖数均呈现极显著负相关,其他性状之间呈现极显著正相关,其中总根长与根表面积之间的相关性系数最大。

表 2 2018-2019 年大豆根系性状之间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between soybean root traits in 2018-2019

性状 Traits	主根长 MRL	总根长 RL	根平均直径 RAD	根体积 RV	根表面积 RSA	根尖数 RTN
主根长 MRL	1	0.68**	-0.54**	0.41**	0.65**	0.58**
总根长 RL	0.76**	1	-0.64**	0.69**	0.94**	0.88**
根平均直径 RAD	-0.50**	-0.55**	1	0.06*	-0.38**	-0.70**
根体积 RV	0.64**	0.89**	-0.20**	1	0.88**	0.48**
根表面积 RSA	0.72**	0.98**	-0.40**	0.97**	1	0.76**
根尖数 RTN	0.74**	0.93**	-0.55**	0.80**	0.89**	1

粗体为最大值; * 和 ** 表示在 0.05 和 0.01 水平显著相关; 对角线右上方为 2018 年的数据, 对角线左下方为 2019 年的数据

Bold is maximum, * and ** were significantly correlated at 0.05 and 0.01 levels, the data upper right of the diagonal line is the 2018 analysis result, and the data lower left of the diagonal line is the 2019 analysis result

2.3 遗传多样性分析

175 个 SSR 标记从育成品种中共检测出 881 个等位变异, 变幅为 2~15 个, 每个标记平均检测 5.034 个, 其中标记 *Sat_256* 检测到的等位变异最多(15 个), 标记 *Sct_190*、*Sct_064* 和 *Satt575* 检测到的等位变异均只有 2 个。基因多样性变化为 0.008~0.812, 平均为 0.495, 其中标记 *Sat_212* 的基因多样性值最高(0.812)。PIC 的变幅为 0.008~0.789, 平均为 0.448, 其中标记 *Sat_212* 的 PIC 值最高(0.789)。

2.4 连锁不平衡分析

基因间的连锁不平衡是关联分析的基础, 通过分析大豆全基因组 SSR 位点间的连锁不平衡有助于解析大豆基因组连锁不平衡程度和连锁不平衡随遗传距离衰减的程度。用 Tassel 3.0 软件计算绘制 175 个 SSR 标记位点间的连锁不平衡分布图(图 1)。

175 个位点共检测出 15209 种组合, 在这些位点组合中, 无论是共线性组合(同一连锁群)还是非共线性组合(不同连锁群)均存在不同程度的连锁不平衡, 说明历史上发生过连锁群间的大量重组。连锁不平衡的位点组合在大豆 20 条染色体上都有分布, 涉及到较高水平连锁不平衡的位点组合($D' > 0.5$)大多主要集中在第 3、4、10、20 号染色体上, 说明在现代育种过程中, 许多目标性状所对应的基因多集中于这 4 条染色体。

在检测到的 15209 种组合中, 共线性组合有 699 种, 占全部位点组合数的 4.60%, 在统计概率选择 $P < 0.01$ 时, 发生连锁不平衡的成对位点仅有 350 种, 占全部位点组合数的 2.30%。随着 D' 值的增加, 成对位点数逐渐减少。根据成对位点间的遗传距离将 699 个成对位点划分为 4 个组: 紧密连锁(< 1 cM)、中度连锁(1~10 cM)、弱连锁(11~20 cM)和微弱连锁(> 20 cM)。

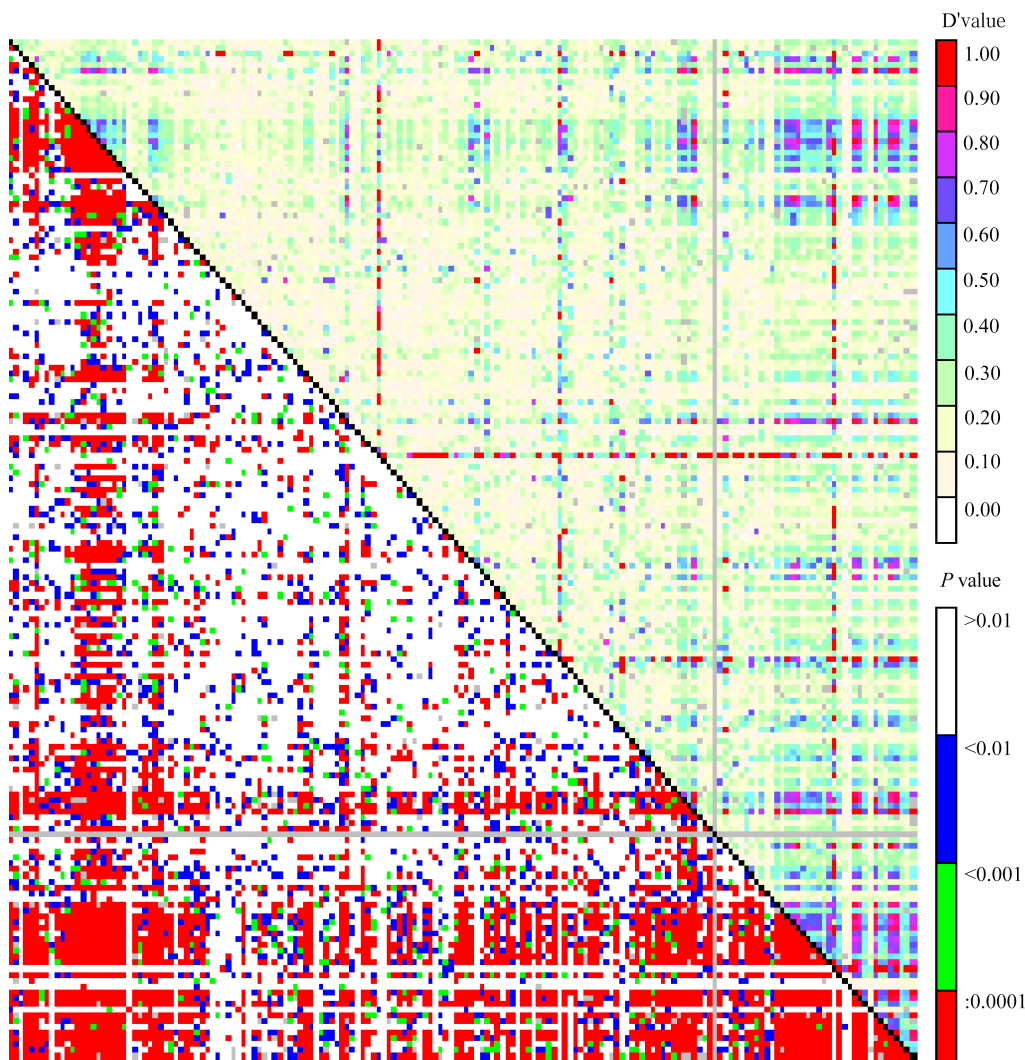
LD 衰减($D' < 0.5$)所延伸的距离决定着关联分析所需使用的标记多寡及关联分析的精度。从衰减图(图 2)中可以看出, SSR 位点 D' 值随遗传距离的增加而不断降低, 即随着位点间遗传距离的增大, 位点间连锁不平衡强度呈现出降低的趋势。进一步对 D' 值与遗传距离的回归分析发现, D' 值衰减都遵循方程 $Y = \ln(x) + c$, 可求出 LD 衰减($D' < 0.5$)所延伸的最小距离为 2.83 cM。

2.5 亲缘关系分析

344 份大豆品种的亲缘关系分析结果显示: 其中 57.96% 分布在 0~0.05 之间, 10.53% 分布在 0.05~0.10 之间, 11.50% 分布在 0.10~0.15 之间, 这表明在本研究中使用的成对材料之间亲缘关系较远, 适合开展关联分析。

2.6 大豆根系性状相关联的 SSR 标记

利用育成品种和地方品种构建群体进行关联分析。通过 Structure 软件运行结果显示, 在育成品种和地方品种中的对数似然函数值 $\ln P(D)$ 随着亚



对角线右上方为成对位点间 D' 值, 对角线左下方为成对位点间 LD 统计概率 P 值
 The upper right of the diagonal is D' value of the corresponding marker pair,
 the lower left of the diagonal is P -value of LD between paired sites

图 1 SSR 位点间连锁不平衡的分布

Fig.1 Distribution of linkage disequilibrium between SSR sites

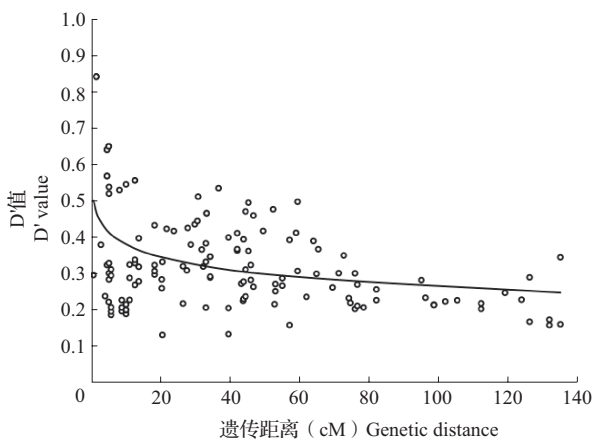


图 2 LD (D') 值随遗传距离衰减散点图

Fig.2 Scatter plot of the LD (D') of marker pairs of the inter marker distance

群数 K 的增加而增加, 因此无法根据似然函数来确定适宜的亚群数, 只能依据 ΔK 准则来确定最适亚群数。结果发现, 当 $K=2$ 时 2 个群体都出现明显的峰值。因此, 将育成群体和地方群体各分为 2 个亚群。

在群体遗传结构分析的基础上, 以各个体相应的 Q 值作为协变量, 以 Tassel 3.0 软件的 GLM 模型对 175 个 SSR 标记分别与育成品种和地方品种的 6 个大豆根系性状进行关联分析, 寻求与性状相关联的标记, 并计算表型变异解释率(表 3)。

对表 3 的分析可知, 育成品种中, 两年共同检测到 17 个标记与主根长、总根长、根平均直径、根体积、根表面积和根尖数 6 个性状关联, 累计关联

到 24 个(次), 表型变异解释率 1.35%~7.83%。地方品种中 17 个标记与 6 个根系性状相关联, 累计关联到 24 个(次), 除根平均直径关联的 5 个位点外, 其他 12 个标记两年均被检测到, 表型变异解释率 3.89%~19.12%。在本研究中同一位点与多个性状相关联情况较多, 在育成品种和地方品种中, 共有 6 个标记与 2 个或 2 个以上的性状同时存在关联。在育成品种中, *Sat_381* 和 *Satt420* 同时与总根长、根

体积、根表面积和根尖数 4 个性状关联; *Satt038* 同时与根体积和根表面积 2 个性状相关联。在地方品种中, *Satt156* 同时与总根长、根体积、根表面积和根尖数 4 个性状关联; *Satt683* 和 *Satt262* 同时与总根长、根体积和根表面积 3 个性状相关联。同一个标记位点与多个性状关联可能是因为性状相关乃至基因多效性的遗传基础。多种性状关联 SSR 位点的详细情况见表 3。

表 3 与各性状显著相关 ($P<0.05$) 的标记位点及其表型变异的解释率

Table 3 Marker sites significantly associated with each trait ($P<0.05$) and their rate of interpretation of phenotypic variation

性状 Traits	SSR 标记 SSR marker	染色体 Chr.	开始位置 ^a (bp) Start position	结束位置 ^a (bp) End position	遗传距离 ^a (cM) Genetic distance	2018		2019	
						<i>P</i> value	<i>R</i> ² (%)	<i>P</i> value	<i>R</i> ² (%)
育成品种 Cultivars									
主根长 MRL	<i>Satt309</i>	13	1736305	1736343	4.53	0.0422	3.26	0.0313	3.62
总根长 RL	<i>Satt542</i>	2	12956554	12956610	53.02	0.0236	2.61	0.0379	2.69
	<i>Satt420</i>	10	9907940	9907987	49.7	0.0023	4.29	0.0112	2.91
	<i>Sat_272</i>	11	2710546	2710583	14.32	0.015	4.51	0.0118	4.25
	<i>Sat_381</i>	15	50282249	50282298	64.18	0.0015	4.49	0.0093	2.93
根平均直径 RAD	<i>Satt531</i>	1	3758404	3758445	40.86	0.0017	5.2	0.0355	2.59
	<i>Sat_379</i>	3	462846	462865	4.33	0.0034	4.69	0.0001	6.79
	<i>Sat_207</i>	4	42774033	42774058	87.3	0.004	7.83	0.0239	5.68
	<i>Satt244</i>	16	33327246	33327326	65.04	0.0315	5.28	0.0229	5.27
	<i>Sat_358</i>	18	11619335	11619400	45.49	0.0151	7.17	0.0140	6.74
根体积 RV	<i>Satt578</i>	4	7819442	7819474	65.08	0.0002	4.73	0.0413	1.35
	<i>Satt681</i>	6	488842	488901	3.15	0.0312	3.75	0.0323	3.44
	<i>Satt260</i>	9	39730973	39731041	80.12	0.0031	3.98	0.0000	7.50
	<i>Satt420</i>	10	9907940	9907987	49.7	0.0006	5.29	0.0031	3.82
	<i>Sat_381</i>	15	50282249	50282298	64.18	0.0004	5.42	0.0021	3.95
	<i>Satt529</i>	16	23096020	23096058	41.9	0.0262	2.56	0.0483	1.96
	<i>Satt038</i>	18	1343760	1343810	1.84	0.0215	5.73	0.0078	6.13
根表面积 RSA	<i>Satt420</i>	10	9907940	9907987	49.7	0.0005	5.20	0.0066	3.22
	<i>Sat_381</i>	15	50282249	50282298	64.18	0.0005	5.11	0.0026	3.69
	<i>Satt038</i>	18	1343760	1343810	1.84	0.0205	5.63	0.0099	5.74
	<i>Satt373</i>	19	49191336	49191398	107.23	0.0392	3.44	0.0056	4.56
根尖数 RTN	<i>Satt296</i>	2	12975935	12975997	52.61	0.0440	2.40	0.0165	2.51
	<i>Satt420</i>	10	9907940	9907987	49.7	0.0143	3.30	0.0073	3.09
	<i>Sat_381</i>	15	50282249	50282298	64.18	0.033	2.62	0.0116	2.72

表 3(续)

性状 Traits	SSR 标记 SSR marker	染色体 Chr.	开始位置 ^a (bp) Start position	结束位置 ^a (bp) End position	遗传距离 ^a (cM) Genetic distance	2018		2019	
						<i>P</i> value	R ² (%)	<i>P</i> value	R ² (%)
地方品种 Landraces									
主根长 MRL	<i>Sat_337</i>	4	4172809	4172860	32.09	0.0008	16.64	0.0394	8.54
	<i>Satt220</i>	7	9862827	9862901	56.29	0.0429	6.22	0.0001	16.32
	<i>Satt347</i>	10	5041002	5041034	42.29	0.0359	4.37	0.0009	10.34
	<i>Satt309</i>	13	1736305	1736343	4.53	0.0477	6.02	0.0287	6.88
总根长 RL	<i>Satt683</i>	3	9058190	9058213	34.52	0.0375	10.13	0.0269	10.81
	<i>Satt262</i>	10	35510863	35510922	57.02	0.0344	8.45	0.0103	10.8
	<i>Satt156</i>	19	40444250	40444300	56.13	0.0021	9.51	0.0151	5.93
根平均直径 RAD	<i>Sat_160</i>	1	53236862	53236911	104.27	—	—	0.0035	12.64
	<i>Satt266</i>	2	14090384	14090434	59.61	0.0027	17.13	—	—
	<i>SOYGPATR</i>	4	525144	525164	10.34	—	—	0.0066	11.46
	<i>Sat_256</i>	7	17606889	17606932	74.52	0.0191	17	—	—
	<i>Sat_358</i>	18	11619335	11619400	45.49	0.0013	19.12	—	—
根体积 RV	<i>Satt683</i>	3	9058190	9058213	34.52	0.0318	10.47	0.0257	11.01
	<i>Satt565</i>	4	511133	511189	0	0.0012	15.02	0.0055	12.17
	<i>Satt262</i>	10	35510863	35510922	57.02	0.0270	8.94	0.0057	12.09
	<i>Sat_214</i>	12	14359	14368	2.85	0.0295	10.53	0.0422	9.8
	<i>Satt649</i>	13	12953321	12953374	5.36	0.0485	3.89	0.0200	5.4
	<i>Satt156</i>	19	40444250	40444300	56.13	0.0012	10.42	0.0187	5.67
	<i>Satt239</i>	20	24129710	24129775	36.93	0.0035	13.14	0.0351	8.53
根表面积 RSA	<i>Satt683</i>	3	9058190	9058213	34.52	0.0119	12.63	0.0228	11.24
	<i>Satt247</i>	9	9265135	9265197	43.95	0.0357	10.21	0.0500	9.25
	<i>Satt262</i>	10	35510863	35510922	57.02	0.0213	9.43	0.0069	11.65
	<i>Satt156</i>	19	40444250	40444300	56.13	0.0007	11.44	0.0132	6.21
根尖数 RTN	<i>Satt156</i>	19	40444250	40444300	56.13	0.0066	7.49	0.0070	7.32

— : 没有标记与性状关联; Chr.: 染色体; ^a: 估计的遗传距离和物理距离

— : no association of markers with traits, Chr.: chromosome, ^a: the estimated map position (cM) and physical position (bp) was inferred the Gremene (<https://www.soybase.org/>)

2.7 基因注释

在关联到与根系性状相关的位点中,我们发现 6 个标记位点与 2 个或 2 个以上根系性状相关联,对共同定位到的与多个性状关联位点的相关基因注释如表 4 所示,基因多是蛋白酶,与蛋白质的加工和降解相关,可能与根系的生长发育也有密切的关联。

2.8 稳定遗传位点的优异等位变异及携带优异等位变异的材料

对关联位点各等位变异的表型效应值进行分析,发现即使是同一位点等位变异间的表型效应也有很大差异。根据育种目标对性状要求,表 5 为育成品种和地方品种中各关联位点增效表型效应最大的等位变异、相应的表型效应值及其携带优异等位变异的材料。

表 4 基于共同定位的位点注释到的相关基因

Table 4 Related genes annotated based on co positioned sites

基因 ID Gene ID	拟南芥同源基因 ID The Arabidopsis ortholog ID	基因本体论的生物进程描述 Description of biological processes in Gene Ontology
<i>Glyma.03g061000</i>	AT2G45270.1	糖蛋白酶 1
<i>Glyma.15g266600</i>	AT3G12670.1	CTP 合酶家族蛋白
<i>Glyma.18g018400</i>	AT5G65100.1	对乙烯不敏感的 3 家族蛋白
<i>Glyma.18g018500</i>	AT5G10130.1	花粉油 e1 过敏原和延伸蛋白家族蛋白
<i>Glyma.19g143300</i>	AT5G06940.1	富含亮氨酸的重复受体样蛋白激酶家族蛋白
<i>Glyma.19g143400</i>	AT3G20840.1 (PLT1)	整合酶型 DNA 结合超家族蛋白

表 5 群体中各个稳定遗传关联位点的最大优异等位变异、表型效应值及携带优异等位变异的材料

Table 5 Max elite alleles, phenotypic effect and materials carrying excellent allelic variation of each stability marker alleles associated in population

性状 Traits	等位变异位点 Locus-alleles	表型效应值 Phenotypic effect			携带优异等位变异的材料 Materials carrying excellent allelic variation
		2018	2019	平均 Mean	
育成品种 Cultivars					
主根长 (cm) MRL	<i>Satt309-122bp</i>	9.7251	0.9293	5.3272	合丰 35
总根长 (cm) RL	<i>Sat_381-193bp</i>	11.8407	37.1291	24.4849	垦豆 18、绥农 26
	<i>Satt420-212bp</i>	7.8848	8.7083	8.2966	黑河 19、黑农 60
	<i>Sat_272-254bp</i>	4.5958	50.2086	27.4022	黑河 16、黑农 62
	<i>Satt542-203bp</i>	4.1430	3.5557	3.8493	黑河 19、合丰 51
根平均直径 (mm) RAD	<i>Sat_379-246bp</i>	0.0021	0.0012	0.0016	公 79 号、吉林 12
	<i>Sat_358-236bp</i>	0.0161	0.0152	0.0157	吉林 12、吉林 1 号
	<i>Satt244-154bp</i>	0.0037	0.0043	0.0040	吉林 12
	<i>Sat_207-254bp</i>	0.0021	0.0070	0.0046	吉林 12、吉林 32
	<i>Satt531-248bp</i>	0.0008	0.0003	0.0006	吉林 32、赤豆 3 号
根体积 (cm ³) RV	<i>Satt578-158bp</i>	0.1278	0.1247	0.1262	绥农 26、垦豆 18
	<i>Sat_381-193bp</i>	0.2708	0.3358	0.3033	绥农 26
	<i>Satt420-212bp</i>	0.0255	0.0732	0.0494	黑河 19、绥农 31
	<i>Satt260-272bp</i>	0.0494	0.0831	0.0662	绥农 26、黑河 19
	<i>Satt038-206bp</i>	0.1101	0.1379	0.1240	合丰 28、合农 61
	<i>Satt529-225bp</i>	0.0255	0.0062	0.0159	黑河 19、绥农 26
	<i>Satt681-285bp</i>	0.1319	0.1017	0.1168	合丰 55、合农 66
根表面积 (cm ²) RSA	<i>Sat_381-193bp</i>	7.7250	10.9329	9.3290	绥农 26、垦豆 18
	<i>Satt420-212bp</i>	1.3579	2.4356	1.8967	绥农 31、黑河 19
	<i>Satt038-206bp</i>	7.6364	5.2785	6.4574	合丰 51、长农 24
	<i>Satt373-237bp</i>	1.6976	2.8536	2.2756	黑河 16、丰收 11
根尖数 RTN	<i>Satt420-212bp</i>	4.1268	4.8468	4.4868	黑农 60、黑河 19
	<i>Sat_381-224bp</i>	19.6979	5.7848	12.7414	长农 24、合丰 51

表 5(续)

性状 Traits	等位变异位点 Locus-alleles	表型效应值 Phenotypic effect			携带优异等位变异的材料 Materials carrying excellent allelic variation
		2018	2019	平均 Mean	
地方品种 Landraces					
主根长 (cm) MRL	<i>Sat_337-281bp</i>	3.4045	1.5830	2.4938	和龙油太、小白脐
	<i>Satt347-260bp</i>	4.6907	6.2354	5.4630	小白脐、抚松花嘟噜豆
	<i>Satt220-242bp</i>	9.3821	13.4677	11.4249	小白脐
总根长 (cm) RL	<i>Satt156-227bp</i>	6.4163	5.3890	5.9026	汪清神仙洞、小白脐、白露豆 (小白花)
	<i>Satt262-256bp</i>	7.7977	6.6788	7.2382	小白脐、汪清神仙洞、和龙油太
	<i>Satt683-206bp</i>	22.9574	13.7298	18.3436	汪清神仙洞、小白脐、宝清大白眉
根平均直径 (mm) RAD	<i>Sat_358-270bp</i>	0.0050	—	—	大白眉、蛟河天鹅蛋
	<i>Satt266-227bp</i>	0.0093	—	—	克山大金黄
	<i>Sat_256-280bp</i>	0.0031	—	—	蛟河天鹅蛋
	<i>Sat_160-174bp</i>	—	0.0187	—	平顶香 -2
	<i>SOYGPATR-115bp</i>	—	0.0089	—	金黄豆、安图小黑豆
根体积 (cm ³) RV	<i>Satt565-165bp</i>	0.0717	0.0859	0.0788	富锦四粒黄、临江大黄豆
	<i>Satt156-227bp</i>	0.0250	0.0320	0.0285	宝清小金黄、黄豆、小白脐
	<i>Satt239-200bp</i>	0.1972	0.3368	0.2670	临江大黄豆
	<i>Satt262-256bp</i>	0.0248	0.0517	0.0382	宝清小金黄、临江大黄豆
	<i>Sat_214-244bp</i>	0.0666	0.0876	0.0771	汪清神仙洞、临江大黄豆
	<i>Satt683-206bp</i>	0.0918	0.0999	0.0958	富锦四粒黄、黄豆
	<i>Satt649-245bp</i>	0.0316	0.0486	0.0401	伊通绿大豆、富锦四粒黄、临江大黄豆
根表面积 (cm ²) RSA	<i>Satt156-227bp</i>	1.2032	1.2778	1.2405	汪清神仙洞、保险豆、小白脐
	<i>Satt683-206bp</i>	4.3197	3.4138	3.8668	小白脐、汪清神仙洞、富锦四粒黄
	<i>Satt262-256bp</i>	1.3215	1.7303	1.5259	汪清神仙洞、保险豆、小白脐
	<i>Satt247-245bp</i>	7.5605	7.5377	7.5491	白露豆 -1、汪清神仙洞
根尖数 RTN	<i>Satt156-227bp</i>	4.5550	2.6404	3.5977	小白脐、铁荚青 -1

—表示没有表型效应值

— indicating no phenotypic effect value

分析发现: 在育成品种中, 共检测到增效等位变异 38 个。主根长关联到的位点中, 具有增效效应的等位变异共有 3 个, 其中, *Satt309-122bp* 的增效表型效应最大, 为 9.7251, 材料为合丰 35; 总根长关联到的位点中, 具有增效效应的等位变异共有 6 个, 其中, *Sat_272-254bp* 的增效表型效应最大, 为 50.2086, 材料为黑河 16、黑农 62; 根平均直径关联到的位点中, 具有增效效应的等位变异共有 9 个, 其中, *Sat_358-236bp* 的增效表型效应最大, 为 0.0161, 材料为吉林 12、吉林 1 号; 根体积关

联到的位点中, 具有增效效应的等位变异共有 11 个, 其中, *Sat_381-193bp* 的增效表型效应最大, 为 0.3358, 材料为绥农 26; 根表面积关联到的位点中, 具有增效效应的等位变异共有 7 个, 其中, *Sat_381-193bp* 的增效表型效应最大, 为 10.9329, 材料为绥农 26、垦豆 18; 根尖数关联到的位点中, 具有增效效应的等位变异共有 2 个, 其中, *Sat_381-224bp* 的增效表型效应最大, 为 19.6979, 材料为长农 24、合丰 51。

在地方品种中, 共检测到增效等位变异 33 个。

主根长关联到的位点中,具有增效效应的等位变异共有 3 个,其中, *Satt220-242bp* 的增效表型效应最大,为 13.4677,材料为小白脐;总根长关联到的位点中,具有增效效应的等位变异共有 3 个,其中, *Satt683-206bp* 的增效表型效应最大,为 22.9574,材料为汪清神仙洞、小白脐、宝清大白眉;根平均直径关联到的位点中,具有增效效应的等位变异共有 14 个,其中, *Sat_160-174bp* 的增效表型效应最大,为 0.0187,材料为平顶香 -2;根体积关联到的位点中,具有增效效应的等位变异共有 8 个,其中, *Satt239-200bp* 的增效表型效应最大,为 0.3368,材料为临江大黄豆;根表面积关联到的位点中,具有增效效应的等位变异共有 4 个,其中, *Satt247-245bp* 的增效表型效应最大,为 7.5605,材料为白露豆 -1、汪清神仙洞;根尖数关联到的位点中,具有增效效应的等位变异共有 1 个,其中, *Satt156-227bp* 的增效表型效应最大,为 4.5550,材料为小白脐、铁荚青 -1。

在分子设计育种中,这些片段很可能在培育优良的根系性状品种中被利用。同时我们可以发现部分携带优异等位变异的材料同时携带 2 个或 2 个以上不同性状关联位点的增效等位变异,如黑河 19、汪清神仙洞等。除了这些极值等位变异以外,还有大量等位变异与大豆根系的表型效应关联,具体见表 5。

2.9 优异等位变异的亲本杂交组合设计

优良品种的形成是优异等位变异逐渐积累的结果。本研究在挖掘到的优异等位变异的基础上,选取了优异等位变异较多的材料做亲本,以期为大豆根系性状改良育种提供最优供体和最优组合,具体内容见表 6。

3 讨论

目前,在禾本科作物水稻、玉米和小麦根系性状的研究中定位到了一些根系相关的 QTL,为作物根系的改良提供了遗传基础,但对大豆苗期根系性状 QTL 研究报道较少。本研究对两年大豆苗期根系性状变异和遗传能力的分析发现北方春大豆资源材料根系性状具有广泛的遗传变异及稳定的遗传能力。这与栾维江^[37]和王燕平等^[19]研究结果一致。同时利用 175 个标记对所研究的群体进行遗传亲缘关系分析,结果显示本研究中成对材料之间没有或者存在较弱的亲缘关系,满足关联分析的基本要求。

表 6 与 6 个根系性状的优异等位变异的杂交组合

Table 6 Cross combinations with superior allelic variants for six root traits

性状 Traits	亲本组合 Parental combinations	预测的优异等位变异数 Predicted No. of elite alleles
主根长 MRL	黑河 19× 小白脐	23
	黑河 19× 合农 66	16
	合农 66× 小白脐	15
总根长 RL	黑河 19× 绥农 26	21
	黑河 19× 合丰 51	16
	黑河 19× 合农 59	16
根平均直径 RAD	大白眉 × 临江大黄豆	9
	蛟河天鹅蛋 × 临江大黄豆	9
	吉林 12× 吉林 32	8
根体积 RV	黑河 19× 汪清神仙洞	20
	小白脐 × 绥农 26	20
	小白脐 × 汪清神仙洞	19
根表面积 RSA	绥农 26× 汪清神仙洞	17
	小白脐 × 垦豆 18	15
	小白脐 × 合农 66	15
根尖数 RTN	合丰 51× 小白脐	15
	长农 24× 黑河 19	15
	长农 24× 小白脐	14

连锁不平衡是关联分析的基础^[38]。关联分析使用的标记数量由连锁不平衡的范围决定^[39-40],有研究表明大豆作物在进行全基因组扫描时所需的标记数量一般为 150~300 个^[41]。本研究基于 175 个 SSR 标记进行分析,共检测出 15209 种组合。对 D' 值与遗传距离的回归分析得出 LD 衰减 (D'<0.5) 所延伸的最小距离为 2.83 cM,略高于张军等^[42]研究结果 (0.65 cM) 和文自翔等^[36]研究结果 (1.02 cM)。LD 的衰减距离与研究群体标记的选择有直接的关系。

本研究中育成品种两年共同检测到与根系性状紧密关联的位点有 17 个标记,累计关联到 24 次 (个),地方品种两年共同检测到与根系性状 (除根平均直径外) 紧密关联的位点有 12 个标记,累计关联到 19 次 (个)。两年里育成品种和地方品种中共同检测到的位点有 2 个,分别是与主根长关联的位点 *Satt309* 和与根平均直径相关联的位点 *Sat_358*,可能是所用的材料不同,导致得出的结果会有所

差异。

在苗期阶段,梁慧珍等^[15]共检测到9个QTL与主根长关联,分布在第6、7、8、11、12和14号染色体上,其中第6、7号染色体的标记区间为*Satt520–Satt305*、*Satt305–Satt291*、*Satt590–Satt201*。Brensha等^[43]在第6号染色体上*Satt357–Satt202*和*Satt239–Sat_105*区间也检测到控制主根长的QTL。在本研究中,两年共同检测到与根系性状关联的28个位点中,有2个标记*Satt296*和*Satt239*在梁慧珍等^[15]和Brensha等^[43]的研究中有过报道,但关联的性状有所不同,究其原因一方面源于定位群体的不同,另一方面是根系性状间控制性状的位点紧密连锁或基因多效性。这种效应在本研究中也有发现:即检测到的位点中有6个位点与2个或2个以上性状关联,其中有3个位点同时与4个性状关联,这样的结果在张军等^[42]和文自翔等^[36]研究结果中也有报道,这也是导致本研究中根系性状相互显著或者极显著相关的原因。

除了标记*Satt296*和*Satt239*,本研究还检测到其他的26个根系相关的标记与前人研究定位的根系相关性状标记位点处于同一条染色体上,但是具体的标记区间不一致。如周蓉等^[16]检测到2个与主根长关联的QTL,位于第6和10号染色体上,标记区间为*Satt281–Sat_153*、*Satt345–Sat_291*;检测到3个与根体积关联的QTL,位于第7、11、14号染色体上,标记区间为*Sat_287–Sct_034*、*Sat_360–Satt415*、*Satt336–Sat_330*。在本研究中,在第7、10号染色体上检测到2个与主根长有关的位点,标记位点为*Satt220*、*Satt347*;在第6、9、10号染色体上检测到4个与根体积关联的位点,标记位点为*Satt681*、*Satt260*、*Satt420*、*Satt262*;在第11号染色体上检测到1个与总根长有关的位点,标记位点为*Sat_272*。Liang等^[44]检测到5个与主根长关联的QTL,分布在第7、9号染色体上,标记区间为*Satt519–Satt597*、*Satt152–Satt521*、*Satt388–Satt182*、*Satt232–Satt446*、*Satt345–Satt466*;检测到3个与根体积关联的QTL,分布在第3、11、19号染色体上,标记区间为*Satt337–Satt167*、*Satt220–Satt323*、*Satt323–Satt175*。Lian等^[45]检测到2个与根长关联的QTL,分布在第1、11号染色体上,标记区间为*Satt519–Sat_128*和位点*Sat_343*。本研究中在第3号染色体上分别检测到1个与总根长、根平均直径、根体积和根表面积有关的位点,标记位点为*Satt683*、*Sat_379*;在第19号染色体上检测到与总

根长、根体积、根表面积、根尖数有关的位点,标记位点为*Satt156*。刘莹等^[5]在第6号染色体定位了6个耐旱相关根系性状QTL;以结荚鼓粒期根活形态增量在第6染色体和第11号染色体分别定位6个和1个产量相关根系性状QTL。周蓉等^[4]利用R7期性状值在第6号染色体和第8号染色体分别检测到1个和3个根重QTL。Wang等^[46]以成熟期根系表型值在第6号和第11号染色体检测到3个根重QTL。从以上研究进展中可以看出,在大豆根系性状的QTL定位中,前人利用家系群体在作物生长不同时期如苗期^[15,16,42]、生长期^[43]、鼓粒期^[5]、成熟期^[4,44]定位到了一些根系性状的QTL,主要聚集第3、6、7、9、10、11、19号染色体上。由于不同研究采取的研究群体、遗传图谱和分析方法不同,尽管定位在同一条染色体上,但区间不统一,这些区间是否有重叠,需要进一步研究。故在本研究中检测到的与6个根系性状相关联的26个位点是首次报道,为新检测出的标记,需要在今后加以关注并进一步研究。

对本研究中共同定位到的6个一因多效根系性状相关位点进行基因注释,结果表明:共找到6个相关基因,分别为*Glyma.03g061000*、*Glyma.15g266600*、*Glyma.18g018400*、*Glyma.18g018500*、*Glyma.19g143300*和*Glyma.19g143400*,它们均与植物的生长发育密切相关。其中*Glyma.19g143400*是整合酶型DNA结合超家族蛋白,是在胚胎模式形成过程中建立干细胞生态位的关键效应子,根据植物生长素的积累而转录的,并依赖于植物生长素反应的转录因子。在其他植物中,该基因的拟南芥同源基因与根系的生长密切相关,由此,我们可以推断基因*Glyma.19g143400*与大豆根系的生长发育密切相关^[47]。基因*Glyma.19g143300*的功能注释为富含亮氨酸的重复受体样蛋白激酶家族蛋白,该蛋白被证明主要对植物生长、发育以及环境胁迫等方面进行调控^[48]。*Glyma.03g061000*和*Glyma.15g266600*的功能注释为糖蛋白酶1和CTP合酶家族蛋白,二者对植物的胚胎发育至关重要^[49-50]。*Glyma.18g018400*和*Glyma.18g018500*,一个为对乙烯不敏感的3家族蛋白,另一个为花粉油e1过敏原和延伸蛋白家族蛋白,对植物生长发育阶段密切相关^[51-52]。以上对6个基因进行了简单的功能注释,但是关于基因如何对目标性状产生影响还需要进一步去研究。

本研究逐一解析与根系性状关联的位点的表型

效应,挖掘其优异等位变异及携带优异等位变异的材料。育成品种中共检测到增效等位变异 38 个,地方品种中共检测到增效等位变异 33 个。其中部分携带优异等位变异的材料同时携带 2 个或 2 个以上不同性状关联位点的增效等位变异,例如黑河 19 同时携带主根长、总根长、根体积、根表面积和根尖数 5 个不同性状关联位点的增效等位变异。小白脐同时携带主根长、总根长、根体积、根表面积和根尖数 5 个不同性状关联位点的增效等位变异。汪清神仙洞同时携带总根长、根体积和根表面积 3 个不同性状关联位点的增效等位变异。本研究发掘的优异等位变异和携带优异等位变异的材料可作为亲本资源开展表型和基因型互补选择,利用等位变异作为选择标签,开展聚合设计育种以及杂交选育中的辅助谱带。

4 结论

本研究发现不论共线性或非共线性的 SSR 位点组合都广泛存在连锁不平衡(LD),共线位点 D' 值随遗传距离衰减较快。通过 Tassel 3.0 软件 GLM 模型对育成品种大豆资源和地方品种大豆资源的 6 个根系性状与 175 个 SSR 标记进行关联分析,育成品种中两年共同检测到 17 个标记与根系性状呈显著相关,累计检测到 24 个(次),发掘的增效优异等位变异共有 38 个,所获得的携带优异等位变异的材料共有 29 个;地方品种中检测到 17 个位点与根系性状呈显著相关,除根平均直径关联的 5 个位点外,其他 12 个标记两年均被检测到,累计检测到 19 个(次),发掘的增效优异等位变异共有 33 个,所获得的携带优异等位变异的材料共有 31 个。

参考文献

- [1] 孙海波. 大豆根系及其与地上部分关系的研究. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006
Sun H B. Study on soybean root systems along with its relations with upperground characteristics. Harbin: Northeast Agricultural University, 2006
- [2] 杨秀红, 吴宗璞, 张国栋. 不同年代大豆品种根系性状演化的研究. 中国农业科学, 2001, 34(3): 292-295
Yang X H, Wu Z P, Zhang G D. Evolution of root characters of soybean varieties of different ages. Scientia Agricultura Sinica, 2001, 34(3): 292-295
- [3] 刘莹, 盖钧镒, 吕慧能. 大豆根区逆境耐性的种质鉴定及其与根系性状的关系. 作物学报, 2005, 31(9): 1132-1137
Liu Y, Gai J Y, Lü H N. Identification of rhizosphere abiotic stress tolerance and related root traits in soybean [*Glycine max* (L) Merr.]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(9): 1132-1137
- [4] 周蓉, 王贤智, 陈海峰, 张晓娟, 单志慧, 吴学军, 蔡淑平, 邱德珍, 周新安, 吴江生. 大豆倒伏性及其相关性状的 QTL 分析. 作物学报, 2009, 35(1): 57-65
Zhou R, Wang X Z, Chen H F, Zhang X J, Shan Z H, Wu X J, Cai S P, Qiu D Z, Zhou X A, Wu J S. QTL analysis of lodging and related traits in soybean. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(1): 57-65
- [5] 刘莹, 张孟臣. 夏大豆产量相关根系性状及 QTL 定位. 河北工程大学学报: 自然科学版, 2010, 27(1): 65-69
Liu Y, Zhang M C. Study on root trait related yield in soybean growing in summer and QTL mapping. Journal of Hebei University of Engineering: Natural Science Edition, 2010, 27(1): 65-69
- [6] Pantalone V R, Buton J W, Carter T E Jr. Soybean fibrous root heritability and genotypic correlations with agronomic and seed quality traits. Crop Science, 1996, 36: 1120-1125
- [7] Hudak C M, Patterson R P. Root distribution and soil moisture depletion pattern of a drought-resistant soybean plant introduction. Agronomy Journal, 1996, 88: 478-485
- [8] Hoogenboom G M, Huck C M, Peterson R P. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. Agronomy Journal, 1987, 79: 607-614
- [9] 田佩占. 大豆品种根系的生态类型研究. 作物学报, 1984, 10(3): 173-178
Tian P Z. Ecotypes of root system in soybean cultivars. Acta Agronomica Sinica, 1984, 10(3): 173-178
- [10] Pantalone V R, Rebetzke G J, Burton J W, Carter T E Jr. Phenotypic evaluation of root traits in soybean and applicability to plant breeding. Crop Science, 1996, 36: 456-459
- [11] Mehetre S S, Shinde R B, Borle U M, Surana P P. Correlation and path analysis studies of partitioning in root growth and yield characters in soybean (*Glycine max* (L.) Merr II). Crop Research Hisar, 1997, 13: 415-422
- [12] Lee G J, Carter J T G, Villagarca M R, Li Z, Zhou X, Gibbs M O, Boerma H R. A major QTL conditioning salt tolerance in S-100 soybean and descendent cultivars. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(8): 1610-1619
- [13] Bianchi Hall C M, Arellano C, Boerma H R, Parrott W A, Hussey R S, Ashley D A, Bailey M A, Carter T E, Ruffy T W, Mian M A R. Aluminum tolerance associated with quantitative trait loci derived from soybean PI416937. Crop Science, 2000, 40(2): 538-545
- [14] 孙广玉, 何庸, 张荣华, 张代平. 大豆根系生长和活性特点的研究. 大豆科学, 1996, 15(4): 317-321
Sun G Y, He Y, Zhang R H, Zhang D P. Studies on growth and activities of soybean root. Soybean Science, 1996, 15(4): 317-321
- [15] 梁慧珍, 董薇, 许兰杰, 余永亮, 杨红旗, 谭政伟, 许阳, 陈鑫伟. 不同氮磷钾处理大豆苗期主根长和侧根数的 QTL 定位分析. 中国农业科学, 2017, 50(18): 3450-3460
Liang H Z, Dong W, Xu L J, Yu Y L, Yang H Q, Tan Z W, Xu Y, Chen X W. QTL Mapping for main root length and lateral root number in soybean at the seedling stage in different N, P and K environments. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(18): 3450-3460
- [16] 周蓉, 陈海峰, 王贤智, 伍宝朵, 陈水莲, 张晓娟, 吴学军, 杨中

- 路,邱德珍,江木兰,周新安.大豆幼苗根系性状的QTL分析.作物学报,2011,37(7):1151-1158
- Zhou R, Chen H F, Wang X Z, Wu B D, Chen S L, Zhang X J, Wu X J, Yang Z L, Qiu D Z, Jiang M L, Zhou X A. QTL analysis of root traits of soybean at seedling stage. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(7): 1151-1158
- [17] Manavalan L P, Prince S J, Musket T A, Chaky J, Deshmukh R, Vuong T D. Identification of novel QTL governing root architectural traits in an interspecific soybean population. PLoS ONE, 2015, 10(3): e0120490
- [18] 耿雷跃.基于连锁和关联分析的水稻耐盐性QTL定位与候选基因发掘.北京:中国农业科学院,2020
- Geng L Y. Linkage analysis and gwas reveal QTL controlling salt tolerance in rice and candidate genes discovery. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020
- [19] 王燕平,宗春美,孙晓环,齐玉鑫,白艳风,李文,任海祥,王晓梅,侯国强,徐德海,张帅,师红财.东北春大豆种质资源表型分析及综合评价.植物遗传资源学报,2017,18(5):837-845,859
- Wang Y P, Zong C M, Sun X H, Qi Y X, Bai Y F, Li W, Ren H X, Wang X M, Hou G Q, Xu D H, Zhang S, Shi H C. Phenotype analysis and comprehensive evaluation on northeast spring soybean resources in mudanjiang. Journal of Plant Genetic Resources, 2017, 18(5): 837-845, 859
- [20] 刘莹,盖钧镒,吕慧能.大豆品种苗期根系性状的遗传变异及其与耐逆境胁迫的关系.大豆科学,2007,26(2):127-133
- Liu Y, Gai J Y, Lv H N. Genetic variation of root traits in soybean varieties at seedling stage and its relationship with stress tolerance. Soybean Science, 2007, 26(2): 127-133
- [21] 刘晓.黄淮海大豆品种根系特征及耐压实原因分析.北京:中国农业科学院,2020
- Liu X. Analysis on root characteristics and pressure resistance causes of soybean variety huanghuaihai. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020
- [22] Pearson C J, Jacobs B C. Root distribution in space and time in Trifolium subterraneum. Australian Journal of Agricultural Research, 1985, 36(4): 601-614
- [23] Gahoonia T S, Nielsen N E. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low P field. Plant and Soil, 2004, 262(1-2): 55-62
- [24] Passioura J B. Soil structure and plant growth. Australian Journal of Soil Research, 1991, 29(6): 717-728
- [25] Kirkegaard J A, Lilley J M, Howe G N. Impact of subsoil water use on wheat yield. Australian Journal of Agricultural Research, 2007, 58(4): 303-315
- [26] 李秀芬,马树庆,李云峰,于海,徐丽萍,陈凤涛,张洪伟,翟墨.水分胁迫对春大豆出苗和幼苗长势的影响.生态学报,2020,39(8):2602-2609
- Li X F, Ma S Q, Li Y F, Yu H, Xu L P, Chen F T, Zhang H W, Zhai M. Effects of soil water stress on emergence and seedling growth of spring soybean. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(8): 2602-2609
- [27] 郑莉萍,张云峰,蒋洪蔚,王明亮,邱红梅,孙星邈,朴锦,王曙明.大豆种质资源芽期耐低温综合评价及筛选.大豆科学,2020,39(6):833-847
- Zheng L P, Zhang Y F, Jiang H W, Wang M L, Qiu H M, Sun X M, Pu J, Wang S M. Comprehensively evaluation and screening on low temperature tolerance of soybean germplasm resources at bud stage. Soybean Science, 2020, 39(6): 833-847
- [28] 杨真,王宝山.中国盐渍土资源现状及改良利用对策.山东农业科学,2015,47(4):125-130
- Yang Z, Wang B S. Present status of saline soil resources and countermeasures for improvement and utilization in China. Shandong Agricultural Sciences, 2015, 47(4): 125-130
- [29] Doyle J J, Doyle J L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. Focus, 1990, 12: 13-15
- [30] Sanguinetti C J, Dias N E, Simpson A J G. Rapid silver staining and recovery of PCR products separated on polyacrylamide gels. BioTechniques, 1994, 17: 915-919
- [31] Pritchard J K, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multi locus genotype data. Genetics, 2000, 155: 945-959
- [32] Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology, 2005, 14: 2611-2620
- [33] Bradbury P J, Zhang Z, Kroon D E. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. Bioinformatics, 2007, 23(19): 2633-2635
- [34] Farnir F, Coppeters W, Arranz J J, Berzi P, Cambisano N, Grisart B, Karim L, Marcq F, Moreau L, Mni M, Nezer C, Simon P, Vanmanshoven P, Wage-naar D, Georges M. Extensive genome-wide linkage disequilibrium in cattle. Genome Research, 2000, 10: 220-227
- [35] Breseghello F, Sorrells M S. Association mapping of kernel size and milling quality in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. Genetics, 2006, 172(2): 1165-1177
- [36] 文自翔,赵团结,郑永战,刘顺湖,王春娥,王芳,盖钧镒.中国栽培和野生大豆农艺品质性状与SSR标记的关联分析I.群体结构及关联标记.作物学报,2008,34(7):1169-1178
- Wen Z X, Zhao T J, Zheng Y Z, Liu S H, Wang C E, Wang F, Gai J Y. Association analysis of agronomic and quality traits with SSR markers in *Glycine max* and *Glycine soja* in China: I. Population structure and associated markers. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(7): 1169-1178
- [37] 栾维江.东北春大豆种质资源的遗传多样性研究.杨凌:西北农林科技大学,2003
- Luan W J. Study on genetic diversity of spring sowing soybean in Northeast of China. Yangling: Northwest A&F University, 2003
- [38] 高中杰.大豆产量、品质性状与SSR标记的关联分析.南京:南京农业大学,2010
- Gao Z J. Correlation analysis of soybean yield, quality character and SSR marker. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2010
- [39] Flint Garcia S A, Thorns berry J M, Buckler E T. Structure of linkage disequilibrium in plants. Annual Review of Plant Biology, 2003, 54: 357-374
- [40] 范虎.中国野生大豆的群体结构和连锁不平衡特点以及育种有关性状QTL的关联分析.南京:南京农业大学,2009
- Fan H. Analysis of population structure and linkage disequilibrium characteristics of wild soybean in China and the correlation QTL breeding traits. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2009
- [41] Jun T H, Van K J, Kim M Y. Allelic variation by domestication

- in wild and cultivated soybean using SSR markers. The Korean Society of Crop Science, 2007, 11: 221
- [42] 张军, 赵团结, 盖钧镒. 大豆育成品种农艺性状 QTL 与 SSR 标记的关联分析. 作物学报, 2008, 34 (12): 2059-2069
Zhang J, Zhao T J, Gai J Y. Association analysis of agronomic trait QTLs with SSR markers in released soybean cultivars. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34 (12): 2059-2069
- [43] Brensha W, Kantartzis S, Meksem K, Grier R, Barakat A, Lightfoot D, Kassem M. Genetic analysis of root and shoot traits in the 'essex' by 'forrest' recombinant inbred line (RIL) population of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. Journal of Plant Genome Sciences, 2012, 1 (1): 1-9
- [44] Liang H, Yu Y, Yang H, Xu L, Dong W, Du H, Zhang H. Inheritance and QTL mapping of related root traits in soybean at the seedling stage. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127 (10), 2127-2137
- [45] Lian Q, Xiao H C, Mantong M, Xiao L Y, Hong L. QTL analysis of root traits as related to phosphorus efficiency in soybean. Annals of Botany, 2010, 106 (1): 223-234
- [46] Wang H L, Yu D Y, Wang Y J, Chen S Y, Gai J Y. Mapping QTLs of soybean root weight with RIL population NJRIKY. Hereditas, 2004, 26 (3): 333-336
- [47] Carla G, Hugo H, Marijn L, Viola W, Ikram B, Renze H, Ben S. PLETHORA proteins as dose-dependent master regulators of *Arabidopsis* root development. Nature, 2007, 449: 1053-1057
- [48] 马媛媛, 甘睿, 王宁宁. 植物富含亮氨酸重复序列型类受体蛋白激酶的生物学功能. 植物生理与分子生物学学报, 2005 (4): 331-339
Ma Y Y, Gan R, Wang N N. Biological function of plant leucine-rich repeat sequence receptor protein kinase. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2005 (4): 331-339
- [49] Kirsten H, Pitter F H, Marc M, Patrick D, Elzbieta G, Jerzy A, Iwona A. Eukaryotic GCP1 is a conserved mitochondrial protein required for progression of embryo development beyond the globular stage in *Arabidopsis thaliana*. The Biochemical Journal, 2009, 423: 333-341
- [50] Manue D, Danie H, David Z, Rachael A D T, Hans H K, Torsten M. Characterization of filament-forming CTP Synthases from *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal, 2018, 96 (2): 316-328
- [51] Hui S, Renlu L, Chang X, Xing S, Ning W, Xing W D, Shang W Z. Seedlings transduce the depth and mechanical pressure of covering soil using COP1 and ethylene to regulate EBF1/EBF2 for soil emergence. Current Biology, 2016, 26 (2): 139-149
- [52] Sang Y K, Yue H H, Yannick J, Yoo-Sun N, Scott M, Richard A. Establishment of the vernalization-responsive, winter-annual habit in *Arabidopsis* requires a putative histone H3 Methyl transferase. The Plant Cell, 2006, 17 (12): 3301-3310

欢迎订阅 2022 年《中国粮油学报》

《中国粮油学报》是中国科学技术协会主管、中国粮油学会主办的全国食品工业类中文核心期刊。主要刊载谷物、油脂化学、工艺学等方面的研究成果。栏目包括：稻谷、小麦、玉米、大豆、杂粮、淀粉、蛋白、油脂、饲料、储藏、加工工艺、粮物流、信息自动化、标准与检测方法及综述。

《中国粮油学报》是国内外公开发行的—级刊物，邮发代号：80-720，国内统一连续出版物号：CN 11-2864/TS，国际标准连续出版物号：ISSN 1003-0174。月刊，每月 25 日出版，铜版印刷，大 16 开 202 页，每期定价 69.00 元，全年定价 828.00 元（含平刷邮费）。

地址：北京市西城区百万庄大街 11 号粮科大厦（100037）

银行汇款开户行：交通银行北京百万庄支行

户名：中国粮油学会

账号：110060774018010013416

电话：010-68357510 010-68357507

网址：www.lyxuebao.net

E-mail: lyxb@ccoonline.com

微信服务号：“中国粮油学报”或“lyxuebao”



附表 1 育成品种的品种编号和品种名称

Table 1 Variety number and variety name of cultivar varieties

编号	名称	编号	名称	编号	名称	编号	名称
No.	Name	No.	Name	No.	Name	No.	Name
1	东农 24	62	合农 62	123	绥农 40	184	铁丰 22 号
2	东农 36	63	合农 63	124	绥农 41	185	铁丰 9 号
3	东农 38	64	合农 67	125	北豆 5 号	186	铁丰 18
4	东农 42	65	合农 69	126	垦豆 18	187	铁丰 25
5	东农 43	66	合农 70	127	垦豆 40	188	登科 1
6	东农 47	67	黑河 35	128	垦豆 41	189	登科 5 号
7	东农 48	68	金源 55	129	垦豆 43	190	赤豆 1 号
8	东农 49	69	黑河 10	130	垦丰 14	191	赤豆 3 号
9	东农 50	70	黑河 11	131	垦丰 17	192	吉育 95
10	东农 51	71	黑河 12	132	垦丰 20	193	长密 30
11	东农 52	72	黑河 14	133	垦丰 22	194	长农 18
12	东农 53	73	黑河 15	134	垦丰 23	195	长农 24
13	东农 54	74	黑河 16	135	垦鉴 27	196	长农 26
14	东农 55	75	黑河 18	136	垦鉴豆 43	197	长农 27
15	东农 56	76	黑河 19	137	垦农 23	198	长农 28
16	东农 57	77	黑河 20	138	垦农 26	199	长农 29
17	东农 5 号	78	黑河 21	139	垦农 28	200	长农 31
18	东农 67	79	黑河 22	140	北豆 10	201	吉林 30
19	东升 1	80	黑河 23	141	北豆 19	202	吉林 29 号
20	东升 3 号	81	黑河 24	142	北豆 21	203	吉林 28 号
21	东升 9	82	黑河 25	143	北豆 34	204	通农 4 号
22	东生 7	83	黑河 26	144	北豆 41	205	白衣 1 号
23	东生 8	84	黑河 33	145	北豆 42	206	吉林 9 号
24	丰收 06	85	黑河 39	146	北豆 47	207	吉林 2 号
25	丰收 11	86	黑河 44	147	北豆 49	208	九农 1 号
26	丰收 20	87	黑河 49	148	北丰 11	209	九农 2 号
27	丰收 24	88	黑河 50	149	北丰 14	210	吉林 25 号
28	丰收 25	89	黑河 51	150	宝农 1	211	通农 8 号
29	合丰 24	90	黑河 52	151	垦豆 25	212	吉林 20 号
30	合丰 25	91	黑河 53	152	垦豆 38	213	延农 2 号
31	合丰 28	92	黑河 56	153	北疆 2 号	214	九农 5 号
32	合丰 29	93	黑农 37	154	北疆 1 号	215	通农 9 号
33	合丰 41	94	黑农 40	155	哈北 46-1	216	吉林 15 号
34	合丰 42	95	黑农 44	156	红丰 3 号	217	九农 21
35	合丰 43	96	黑农 48	157	金元 2 号	218	吉林 16 号
36	合丰 44	97	黑农 51	158	俄豆-1	219	北满 41
37	合丰 46	98	黑农 52	159	公交 6308-1	220	九农 4 号
38	合丰 48	99	黑农 58	160	公交 5610-2	221	九农 7 号
39	合丰 50	100	黑农 60	161	安达 37-1	222	吉林 3 号
40	合丰 51	101	黑农 61	162	克系 209	223	通农 5 号

41	合丰 52	102	黑农 62	163	公交 6005-2	224	吉林 1 号
42	合丰 53	103	黑农 64	164	公交 5201-18	225	吉青 1 号
43	合丰 55	104	黑农 65	165	公交 5601-1	226	长农 5 号
44	合农 59	105	黑农 66	166	公交 5610-1	227	吉林 19 号
45	合农 61	106	黑农 68	167	辽 86-5453	228	怀远 1 号
46	合农 64	107	黑农 71	168	164-4-32	229	吉林 13 号
47	合农 65	108	黑农 83	169	6521	230	吉林 5 号
48	合农 66	109	龙豆 1 号	170	274-2	231	吉林 21 号
49	合农 68	110	黑农 69	171	平顶香 B	232	公 79 号
50	合农 75	111	黑农 84	172	奎武豆 A	233	吉林 14 号
51	合农 76	112	黑农 85	173	阿 8122	234	吉林 32
52	合丰 05	113	哈 05-5675	174	育丰 115	235	安丰 1 号
53	合丰 06	114	哈 06-1939	175	育丰 20	236	吉林 17 号
54	合丰 22	115	绥农 24	176	紫花 4 号	237	吉林 11
55	合丰 30	116	绥农 26	177	铁丰 5 号	238	吉林 12
56	合丰 35	117	绥农 04	178	辽豆 3 号	239	吉林 18 号
57	合丰 40	118	绥农 25	179	辽豆 11	240	九农 9 号
58	合丰 45	119	绥农 31	180	丹豆 2 号	241	群选 1 号
59	合丰 57	120	绥农 35	181	铁丰 16	242	争光 1 号
60	合丰 58	121	绥农 36	182	集体 1 号		
61	合丰 60	122	绥农 38	183	开育八号		

附表 2 地方品种的品种编号和品种名称

Table 2 Variety number and variety name of landrace varieties

编号	名称	编号	名称	编号	名称	编号	名称
No.	Name	No.	Name	No.	Name	No.	Name
1	大白眉	27	汤原猴顶奎	53	小金黄-2	79	崩皮
2	大金黄-1	28	宝清小金黄	54	天鹅蛋	80	小黑脐
3	双小金黄	29	宝清大白眉	55	大金黄-2	81	小洋豆
4	克山大金黄	30	白露豆-1	56	大粒黄-2	82	黑滚豆
5	长白小黄豆	31	小金黄-1	57	逊克小秧豆	83	克旗小黑豆
6	安图白花绿大豆	32	安达白眉	58	四粒黄-4	84	快豆
7	四粒黄(农 16)	33	小白脐	59	满仓金	85	苗圃
8	四粒黄(农 27)	34	伊通绿大豆	60	辉南牛毛黄	86	茶色豆
9	蛟河小黑豆	35	通化平顶黄	61	大金黄-3	87	黑豆
10	安图小黑豆	36	四粒黄-2	62	辉南紫花黑豆	88	牛毛黄-2
11	嘟噜豆	37	汪清神仙洞	63	小金黄-3	89	铁荚青-1
12	黑脐大豆-1	38	黄豆	64	小黄壳	90	青扎豆
13	抚松花嘟噜豆	39	安图黑色大豆	65	一窝猴	91	白林食豆
14	伊通满仓金	40	海伦嘟噜豆	66	兔眼豆	92	保险豆
15	汤原秃荚子	41	宁安小黑脐	67	平顶香-2	93	黑脐大豆-2
16	四粒黄-1	42	绥卫土丝子	68	牛毛黄-1	94	蓑衣领
17	荆山扑	43	蛟河紫花小白豆	69	和龙油太	95	青皮四粒黄
18	黄金塔	44	临江灰毛豆	70	白露豆(小白花)	96	铁荚青-2

19	白脐小金黄	45	满地金	71	前郭尖叶褐荚豆	97	白花粳
20	辉南紫花小黑豆	46	一窝蜂	72	铁荚四粒黄	98	黄壳
21	临江大黄豆	47	大粒黄-1	73	海龙丰地黄	99	白毛子
22	蛟河天鹅蛋	48	四粒黄-3	74	扁大粒	100	小白眉
23	元宝金	49	白露豆-2	75	小猪腰	101	金黄豆
24	富锦四粒黄	50	爱辉本地种	76	永丰豆	102	褐脐丰地黄
25	抚松有限白花	51	平顶香-1	77	舒兰大叶黄金塔		
26	方正白露豆	52	九台无限白花	78	小灰脐		