

绿豆 11 个农艺性状相关基因的 QTL 定位

贾龙^{1,2}, 王洁^{1,3}, 王素华¹, 陈红霖¹, 程须珍¹, 杜吉到², 王丽侠¹

(¹中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ²黑龙江八一农垦大学农学院, 大庆 158308; ³中国农业科学院甘薯研究中心, 徐州 221000)

摘要: 绿豆是我国传统的杂粮作物, 遗传研究基础薄弱, 优异基因发掘和资源利用效率低下。本研究在前期 SNP 高密度遗传连锁图谱的基础上, 基于重组自交系群体的株高、主茎分枝、荚长、荚宽、单荚粒数、种皮色、种皮光泽、籽粒分布密度、初花期、叶绿素含量、百粒重等 11 个表型性状的数据调查分析及 QTL 定位研究。结果表明, 绿豆种皮色为简单单基因控制, 种皮光泽的遗传则较为复杂, 数量性状中除百粒重外均不符合正态分布。11 个性状共检测到 20 个 QTL, 分布在 8 个连锁群的 14 个非重叠区间。其中 LG5、LG3、LG10 分别检测到多个性状相关 QTL, 且定位区间重合。荚宽检测到的 QTL 最多, 分别位于 LG1、LG5、LG7 和 LG11, 表型贡献率为 5.5%~12.3% 不等。单荚粒数、种皮光泽、种皮色及主茎分枝则各检测到单个 QTL, 其中种皮光泽 (LG5) 和种皮色 (LG4) QTL 位点的表型贡献率分别是 61.0% 和 69.7%。结合 KEGG 和 SNP 变异分析, 发现 18 个与农艺性状有关的候选基因。本研究结果将有助于提升绿豆分子遗传学研究水平, 为新基因发掘及分子标记辅助育种奠定基础。

关键词: 绿豆; 农艺性状; QTL 定位; 候选基因

Identification of QTL Associating with Eleven Agronomic Traits in Mungbean (*Vigna radiata* L.)

JIA Long^{1,2}, WANG Jie^{1,3}, WANG Su-hua¹, CHEN Hong-lin¹, CHENG Xu-zhen¹, DU Ji-dao², WANG Li-xia¹

(¹Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ²College of Agriculture,

Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 158308; ³Xuzhou Sweetpotato Research Center,

Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xuzhou 221000)

Abstract: As a traditional pulses crop in China, mungbean (*Vigna radiata*) plays important roles in diversifying human diets, fertilizing soils and disaster relief. However, compared with those major crops, the genetic and genomic study on mungbean has been far lagged, leading to a low efficient use of beneficial genes in breeding and a slow advance in genetic improvement of cultivars. By taking advantage of a RIL population with high-density SNP genetic map, eleven agronomic traits (plant height, the number of branches per stem, pod length, pod width, the number of seeds per pod, seed color, seed luster, grain density, initial flowering time, content of chlorophyll and 100-seed weight) were investigated and mapped in this study. The results showed that the seed color was controlled by a single nucleus-encoded gene, whereas the segregation of seed luster became much complicated. For quantitative traits, a normal distribution on the frequency of 100-seed weight was observed. For 11 traits, 20 QTLs were revealed from 14 genomic regions on 8 linkage groups. QTLs at LG3, LG5 and LG10 were both detected with multiple traits, and the target regions were overlapped. Four QTLs were detected with pod length, explaining 5.5%–12.3% of phenotypic variations. For the traits number of seeds per pod, seed luster,

收稿日期: 2021-10-21 修回日期: 2021-12-14 网络出版日期: 2022-01-04

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211021002>

第一作者研究方向为食用豆种质资源评价与鉴定, Email: jll15331912301@163.com; 王洁为共同第一作者

通信作者: 王丽侠, 研究方向为食用豆类种质资源收集与评价利用, E-mail: wanglixia03@caas.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2019YFD1001303, 2019YFD1001300); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-08); 河北省现代种业科技创新专项 (21326305D)

Foundation projects: National Key Research & Development Program of China (2019YFD1001303, 2019YFD1001300), China Agriculture Research System of MOF and MARA-Food Legumes (CARS-08), Science and Technology Innovation Project of Hebei Seed Industry (21326305D)

seed color and number of branches per stem, one QTL per trait was detected. The major QTLs for seed color and seed luster contributed 69.7% and 61.0% on phenotypic variation, respectively. Gained from annotation using KEGG and SNP variations, 18 genes were proposed to be candidates associating with these 11 traits. Collectively, these results provided a basis for future characterizing these candidate genes and marker-assisted selection in mungbean breeding.

Key words: mung bean; agronomic traits; QTL mapping; candidate genes

绿豆 (*Vigna radiata* L.) 属于豇豆属 (*Vigna*) 亚洲豇豆亚属 (*Ceratotropis*), 原产我国及东南亚地区, 传统主产国为中国、缅甸、印度、泰国等^[1]。近几十年来, 随着人们对绿豆营养价值及在农业种植结构调整中作用的认识, 国内外市场需求量逐步攀升^[2-3]。因此, 绿豆生产区域也逐步扩大到欧洲、美洲及澳大利亚等国家, 尤其随着新品种的宜机化操作及农业生产的规模化、集约化, 澳大利亚绿豆发展势头迅猛, 逐步成为我国绿豆主要进口来源之一^[4]。

种质资源是品种培育的基础。我国目前收集保存绿豆种质资源 5000 余份, 且变异类型丰富^[5]。虽然先后对这些资源开展了表型^[6-7]、分子标记^[8]及品质^[9]等方面的遗传多样性分析, 并有遗传图谱构建和基因定位的研究报道, 如利用 SSR 标记对抗旱性和驯化性状的定位^[5, 10-12]、Indel 标记对农艺性状的定位等^[13]。但这些标记的数量少, 图谱密度均较低, 限制了新基因的深度发掘及其在育种中的高效利用。随着绿豆全基因组序列的释放^[14-15]和高通量测序技术的发展, 为构建高密度遗传图谱, 开展基因精细定位提供了便利。截至目前, 除了绿豆抗花叶病毒外^[16], 尚未发现利用高密度图谱对重要农艺性状的 QTL 分析及候选基因发掘等方面的研究。

在前期工作中, 本团队构建了绿豆高密度 SNP 遗传连锁图谱, 并完成叶形的精细定位^[17]。本研究利用该图谱, 基于绿豆重组自交系群体株高、主茎分枝、种皮光泽等 11 个表型性状的数据调查分析, 进行了相关 QTL 定位及候选基因筛选, 以期对绿豆重要性状相关基因发掘、标记辅助选择及分子育种等后续研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验材料为基于大花叶 × 冀绿 9 号变异株衍生的重组自交系 (RIL₈)。其中母本大花叶是来自河南宝丰县的种质资源 (C0001479), 种皮绿色有光泽, 父本冀绿 9 号 (C0006385) 为叶形变异单株, 经两年繁殖后变异性状表现稳定, 种皮黑色有光泽。配置杂交组合后 F₂ 经单粒传法构建了包含 175 个

家系的 RIL₈ 群体。该 RIL₈ 群体及其亲本先后于 2019–2020 年夏季在中国农业科学院作物科学研究所顺义基地 (40.13°N、116.65°E) 种植, 每家系及亲本均播种 2 m, 双粒点播, 穴距 15 cm, 行距 50 cm, 视出苗情况单株留苗。

1.2 试验方法

1.2.1 农艺性状的表型调查 生育期间共调查了 11 个农艺性状, 包括株高、主茎分枝、荚长、荚宽、单荚粒数、种皮色、种皮光泽、籽粒分布密度、初花期、叶绿素含量、百粒重。其中叶绿素含量使用 SPAD 测量仪测定^[18], 籽粒分布密度为荚长与单荚粒数的比值。其余性状均按照《绿豆种质资源描述规范与数据标准》^[19]采集数据。

1.2.2 农艺性状的 QTL 定位 基于已构建的高密度遗传连锁图谱^[12], 用 QTL IciMapping 4.1 按软件操作规范将数据输入, 采用完备区间作图法对 11 个农艺性状进行 QTL 分析, 其中作图步长设置为 0.1 cM, PIN 设置为 0.001, LOD 阈值设置为 3.0^[20]。

1.2.3 候选基因筛选及 SNP 变异分析 在 NCBI 参考基因组导出候选 QTL 区段基因 ID 号, 在 KOBAS 数据库 (<http://bioinfo.org/kobas/genelist/>) 中使用“Gene-list Enrichment”功能在线分析基因代谢通路。通过 KEGG 通路分析, 初步筛选与目标性状关联的基因, 将初筛后基因区段内的 SNP 信息输入 NCBI 参考基因组, 查看突变类型。

1.3 数据分析

采用 SPSS 17.0 软件完成数据统计、图表绘制、卡方检验及正态分布分析等。

2 结果与分析

2.1 RIL₈ 群体表型性状遗传变异分布分析

表型性状的变异分布一定程度上反映了性状的多样性。卡方检验表明, RIL₈ 各家系种皮色中, 黑种皮与绿种皮的比率接近 1:1 ($p>0.05$), 符合简单性状遗传规律, 而种皮的光毛比率为 1:1.45, 不符合单基因控制性状的分离比。9 个数量性状的变异类型非常丰富 (表 1), 其中变异系数由大到小依次是主茎分枝 (27.7%) > 株高 (24.0%) >

初花期(17.8%)>单荚粒数(17.0%)>叶绿素含量(15.7%)>籽粒分布密度(15.2%)>百粒重(12.9%)>荚长(9.0%)>荚宽(5.4%)。频率分布分析发现,除百粒重的变异分布呈正态分布

($P>0.05$)外,其余性状的变异分布多趋于偏态分布。其中株高和初花期的正偏分布最明显,偏度值均为1.25,单荚粒数和籽粒分布密度的负偏分布最明显,偏度值分别为-1.37和-0.92(图1)。

表1 绿豆 RIL 群体 9 个数量性状的变异分布

Table 1 The distribution of variations on nine quantitative traits within a RIL population of mungbean

| 性状 Traits | 最小值 Min. | 最大值 Max. | 平均值 Mean | 偏度 Skewness | 变异系数(%) CV |
|-------------------------------------|-------------|-------------|-------------|----------------|---------------|
| 株高(cm) Plant height | 49.0 | 148.0 | 80.1 | 1.25 | 24.0 |
| 主茎分枝 Number of branches per stem | 2.3 | 11.3 | 6.0 | 0.53 | 27.7 |
| 荚长(cm) Pod length | 6.5 | 12.0 | 9.8 | -0.27 | 9.0 |
| 荚宽(mm) Pod width | 0.5 | 0.6 | 0.6 | -0.11 | 5.4 |
| 单荚粒数 Number of seed per pod | 4.6 | 14.6 | 11.4 | -1.37 | 17.0 |
| 百粒重(g) 100-seed weight | 4.1 | 8.2 | 6.2 | -0.07 | 12.9 |
| 籽粒分布密度 Grain density | 0.6 | 1.6 | 1.2 | -0.92 | 15.2 |
| 叶绿素含量(SPAD值) Content of chlorophyll | 27.0 | 64.3 | 48.2 | -0.48 | 15.7 |
| 初花期(d) Initial flowering time | 34.0 | 79.0 | 46.1 | 1.25 | 17.8 |

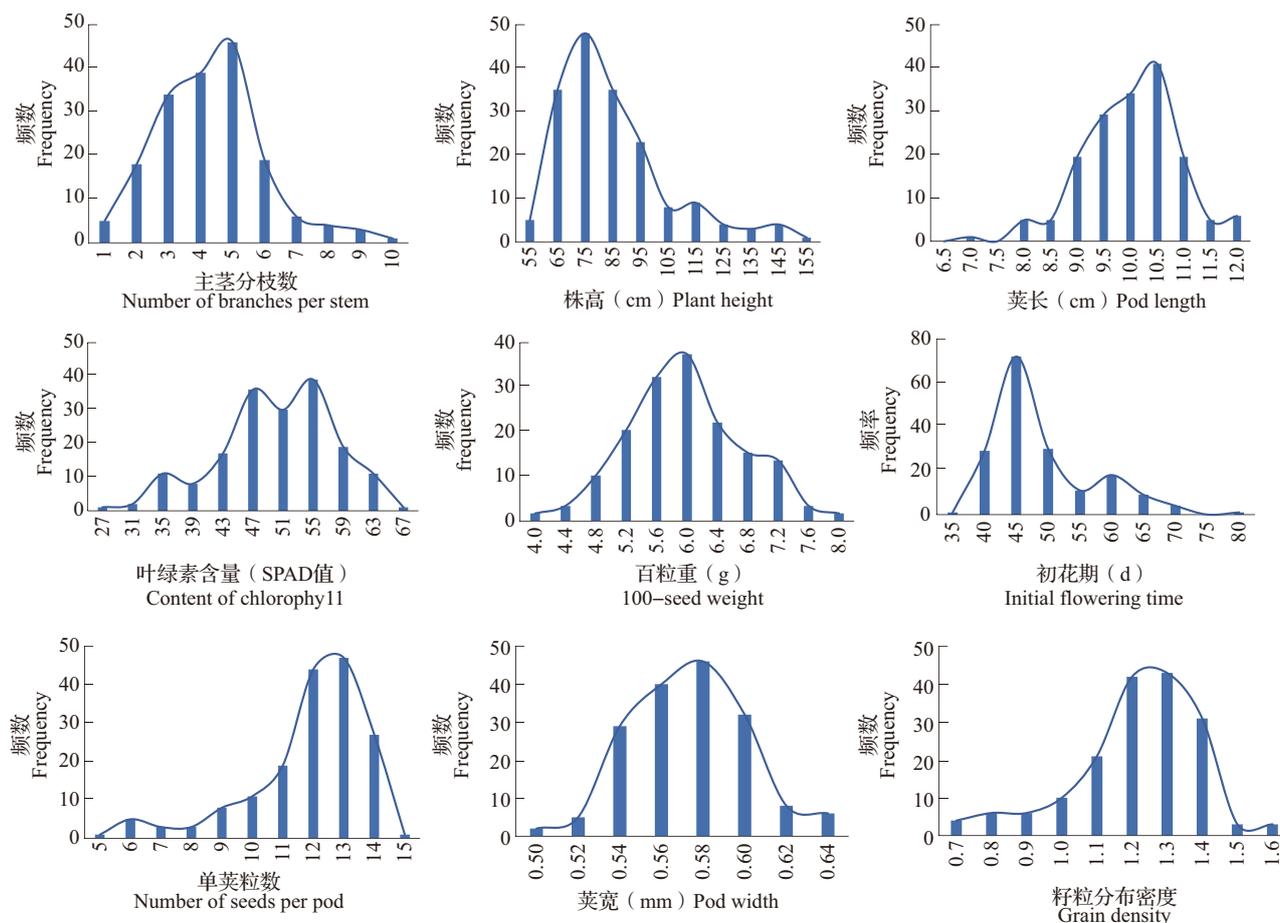


图1 绿豆 RIL 群体各农艺性状的变异分布

Fig.1 The distribution of phenotypes within the RIL population of mungbean

2.2 农艺性状 QTL 定位

基于已构建的高密度遗传连锁图谱及表型性状数值, 采用完备区间作图法对 11 个农艺性状进行了 QTL 分析。11 个性状共检测出 20 个主效 QTL 位点(表 2), 分布在除 LG6、LG8、LG9 之外的 8 条连锁群, 其中在 LG1、LG2 和 LG4 分别检测到单个 QTL 区间, LG11 检测到 2 个 QTL 区间, LG3、LG5 各检测到 3 个 QTL 区间, 而 LG7、LG10 分别检测到 4 个、5 个 QTL 区间(图 2)。分

析发现, 不同性状的 QTL 区段存在重合现象。比如, 主茎分枝、单荚粒数、籽粒分布密度及叶绿素含量均在 LG10 的 Block7460~Block7463 区段检测到 QTL, 而叶绿素含量、株高、初花期在 LG3 的 Block20332~Block20344 区段均检测到 QTL, 荚长、荚宽在 LG5 的 Block29466~Block29473 区段均检测到相关 QTL。因此, 11 个性状相关 QTL 实际上分布在 14 个区间。

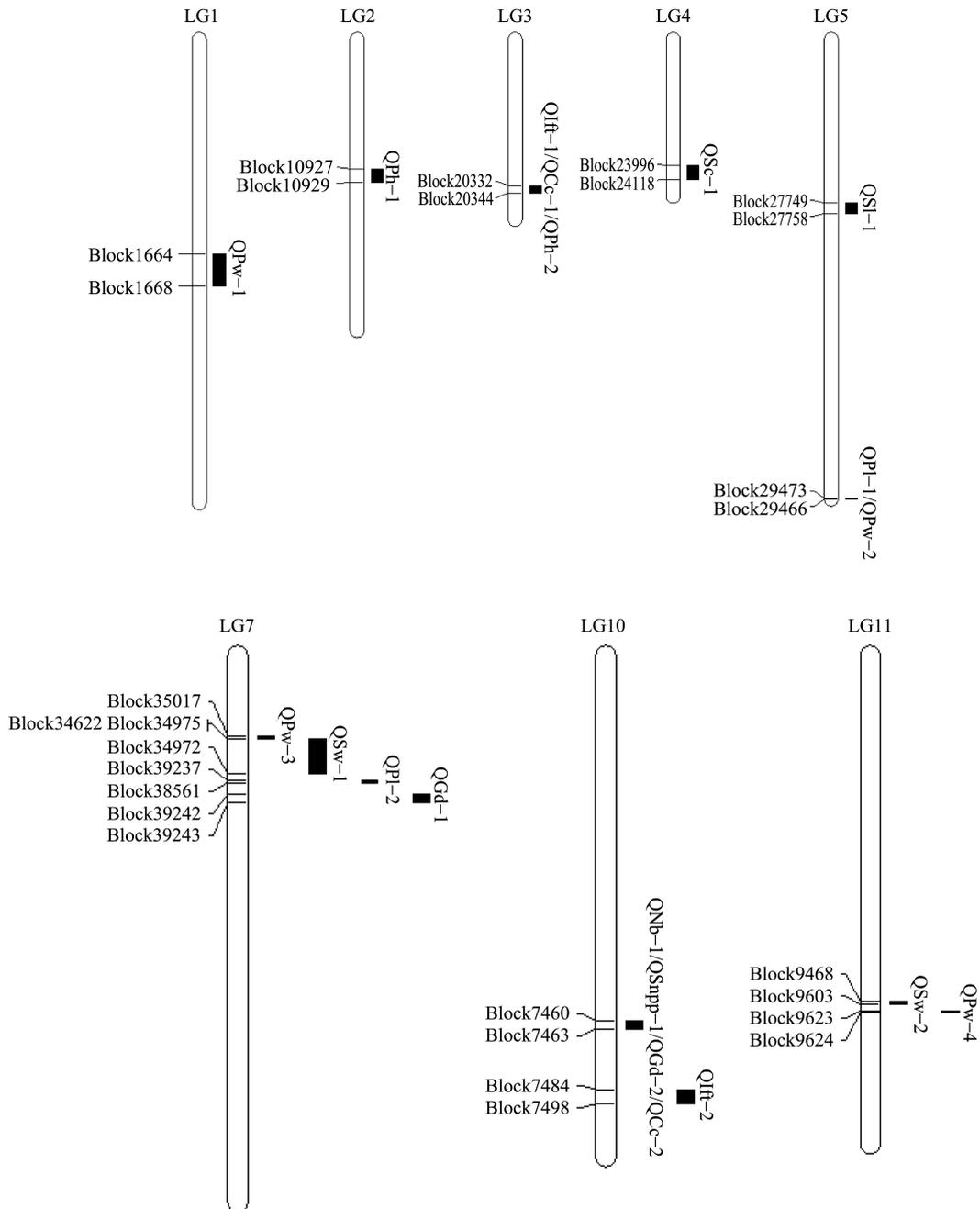
表 2 绿豆表型性状相关 QTL 的分布

Table 2 Distribution of QTLs related with agronomic traits in mungbean

| 性状 Traits | QTL 名称 QTL name | 连锁群 LG | 遗传区间 Genetic location | 物理区间 (bp) Physical location | 表型贡献 (%) PVE |
|----------------------------------|--------------------|-----------|--------------------------------|--------------------------------|-----------------|
| 百粒重 100-seed weight | <i>QSw-1</i> | 7 | <i>Block34972~Block34975</i> | 3503808~3661741 | 19.7 |
| | <i>QSw-2</i> | 11 | <i>Block9468~Block9603</i> | 10764272~10908149 | 14.2 |
| 初花期 Initial flowering time | <i>Qlf1-1</i> | 3 | <i>Block20332~Block20344*</i> | 8413885~8631410 | 29.4 |
| | <i>Qlf1-2</i> | 10 | <i>Block7484~Block7498</i> | 17650544~18284837 | 11.9 |
| 单荚粒数 Number of seeds per pod | <i>QSnpp-1</i> | 10 | <i>Block7460~Block7463***</i> | 16431849~16788088 | 33.7 |
| 荚宽 Pod width | <i>QPw-1</i> | 1 | <i>Block1664~Block1668</i> | 12345800~12500184 | 5.5 |
| | <i>QPw-2</i> | 5 | <i>Block29466~Block29473**</i> | 34366674~34896322 | 7.3 |
| | <i>QPw-3</i> | 7 | <i>Block35017~Block34622</i> | 4248334~1134191 | 12.3 |
| | <i>QPw-4</i> | 11 | <i>Block9623~Block9624</i> | 12704218~12757966 | 11.0 |
| 荚长 Pod length | <i>QPl-1</i> | 5 | <i>Block29466~Block29473**</i> | 34366674~34896322 | 13.4 |
| | <i>QPl-2</i> | 7 | <i>Block39237~Block38561</i> | 26392762~25483716 | 7.6 |
| 叶绿素含量 Content of chlorophyll | <i>QCc-1</i> | 3 | <i>Block20332~Block20344*</i> | 8413885~8631410 | 15.3 |
| | <i>QCc-2</i> | 10 | <i>Block7460~Block7463***</i> | 16431849~16788088 | 30.2 |
| 种皮光泽 Seed luster | <i>QSl-1</i> | 5 | <i>Block27749~Block27758</i> | 16333691~17327043 | 61.0 |
| 种皮色 Seed color | <i>QSc-1</i> | 4 | <i>Block23996~Block24118</i> | 17486086~18014973 | 69.7 |
| 株高 Plant height | <i>QPh-1</i> | 2 | <i>Block10927~Block10929</i> | 4920867~5170181 | 15.5 |
| | <i>QPh-2</i> | 3 | <i>Block20332~Block20344*</i> | 8413885~8631410 | 28.6 |
| 主茎分枝 Number of branches per stem | <i>QNb-1</i> | 10 | <i>Block7460~Block7463***</i> | 16431849~16788088 | 16.5 |
| 籽粒分布密度 Grain density | <i>QGd-1</i> | 7 | <i>Block39242~Block39243</i> | 27056250~27336688 | 6.0 |
| | <i>QGd-2</i> | 10 | <i>Block7460~Block7463***</i> | 16431849~16788088 | 39.4 |

*、**、*** 分别为 LG3、LG5、LG10 定位重合区段

*、**、*** are overlapped QTLs on LG3、LG5 and LG10, respectively. LG: Linkage group, PVE: Phenotypic variation explained



图中 QTL 名称同表 2

The QTL names in the figure are the same as in table 2

图 2 绿豆 11 个表型性状的 QTL 定位

Fig.2 Location of QTLs related with 11 traits in mungbean

从性状来看,荚宽检测到的 QTL 位点最多,分别分布在 LG1、LG5、LG7 和 LG11,表型贡献率从 5.5%~12.3% 不等。籽粒分布密度(LG7、LG10)、初花期(LG3、LG10)及叶绿素含量(LG3、LG10)分别检测到 2 个 QTL 区间,其中位于 LG10 的区段 Block7460~Block7463 对籽粒分布密度的表型贡献率为 39.4%,对叶绿素含量的表型贡献率为 30.2%。株高(LG2、LG3)、荚长(LG5、LG7)和百

粒重(LG7、LG11)也各检测到 2 个 QTL,其中与株高相关的 2 个 QTL 区段表型贡献率分别为 15.5% 和 28.6%,百粒重相关 QTL 的表型贡献率分别为 19.7% 和 14.2%,而荚长相关的 QTL 贡献率相对较低,分别为 13.4% 和 7.6%。种皮色(LG4)、主茎分枝(LG10)和种皮光泽(LG5)仅检测到单个 QTL,表型贡献率分别为 69.7%、16.5% 和 61.0%;单荚粒数也仅在 LG10 检测到 QTL 区间,并与叶绿素含

量、主茎分枝及籽粒分布密度在该连锁群的定位区间重合(表 2)。

2.3 目标区段的候选基因分析

KEGG 通路分析发现, 14 个区段内共富集到 95 个基因参与了代谢途径, 其中在 7 号染色体荚宽相关的 QTL 区段内富集到 24 个注释基因, 10 号染色体初花期相关的 QTL 区段富集到 15 个注释基因。相反, 在 11 号染色体的百粒重、荚宽相关 QTL 区段均未富集代谢途径相关基因。进一步

对上述 14 个区段的非同义突变基因进行了筛选, 除在 7 号染色体与籽粒分布密度相关 QTL 区段 (Block39242~Block39243) 及 11 号染色体与荚宽相关 QTL 区段 (Block9623~Block9624) 分别仅检测到单个功能尚未鉴定的非同义突变编码基因外, 其余区段分别检测到多个功能鉴定的注释基因。结合 KEGG 通路分析, 共有 18 个既参与了重要代谢途径又属于非同义突变的注释基因, 极有可能为相关性状的候选基因(表 3)。

表 3 基于 SNP 变异及 KEGG 通路分析的绿豆农艺性状相关候选基因

Table 3 Candidate genes related with agronomic traits in mungbean based on SNP variation and KEGG analysis

| 染色体 Chromosome | 相关性状 Related traits | 候选基因 Candidate genes | 代谢途径描述 Description of metabolic pathways |
|-------------------|-------------------------|-------------------------|---|
| Chr.2 | 株高 | <i>LOC106778701</i> | 黄酮类生物合成 |
| Chr.3 | 株高、初花期、叶绿素含量 | <i>LOC106757404</i> | 昼夜节律几植物激素信号转导 |
| Chr.4 | 种皮色 | <i>LOC106758875</i> | 泛醌和其他萜类-醌生物合成 |
| | | <i>LOC106759267</i> | 淀粉和蔗糖代谢等 |
| Chr.5 | 种皮光泽 | <i>LOC106759749</i> | 丙酮酸及碳代谢 |
| | | <i>LOC106762554</i> | 氨基酸生物合成、RNA 降解、糖酵解 / 糖异生等糖代谢途径 |
| | 荚长、荚宽 | <i>LOC1067608966</i> | 内质网的蛋白质加工 |
| Chr.7 | 荚宽 | <i>LOC106765924</i> | 苯丙烷生物合成 |
| | | <i>LOC106768728</i> | 油菜素类固醇生物合成 |
| | 荚长 | <i>LOC106766238</i> | 核糖体代谢 |
| | | <i>LOC106766868</i> | 核糖体代谢 |
| | | <i>LOC106768474</i> | 氨基糖和核苷酸糖代谢 |
| | | <i>LOC106768945</i> | MAPK 信号通路 |
| | 百粒重 | <i>LOC106767038</i> | 硒化合物代谢 |
| Chr.10 | 单荚粒数、叶绿素含量、主茎分枝数、籽粒分布密度 | <i>LOC106774574</i> | 泛素介导的蛋白水解 |
| | | <i>LOC106776160</i> | 类固醇生物合成 |
| | | <i>LOC106776217</i> | 同源重组过程 |
| | 初花期 | <i>LOC106775972</i> | 过氧化物酶体代谢 |

3 讨论

近年来陆续有绿豆遗传图谱构建和基因定位的报道, 除了抗豆象基因的定位与克隆外^[21-23], 还有抗旱^[12, 24]、抗病^[16, 25]及产量相关^[26]、驯化相关^[11]、其他性状^[17]等基因定位。本研究首次在 SNP 高密度遗传图谱的基础上开展表型性状的 QTL 定位分析, 且鉴定出 14 个非重叠的主效 QTL 区间。与 Isemura 等^[11]利用 SSR 标记鉴定的荚长、百粒重、开花期、主茎分枝等性状相关 QTL 位点数相比, 本研究中发掘的位点数相对较少, 荚宽相关 QTL 数

量一致, 具体区间也未必重叠。推测原因可能是组合不同, 后代表型分离差异导致, 当然, 也可能是本研究设定的 QTL 定位阈值 (LOD=3) 较高导致一些微效基因未能检测出来。王建花等^[10]虽然检测到 4 个与叶绿素含量有关的 QTL, 但分别两两紧密连锁分布在两个连锁群, 这与本研究检测到的叶绿素含量有关 QTL 的数目一致。此外, 王建花等^[10]仅检测到 1 个株高有关的 QTL, 本研究中检测到 2 个, 而 Liu 等^[12]在干旱胁迫条件下检测到 7 个与株高有关的 QTL, 其中贡献率大于 5% 的有 6 个, 最高为 20.0% (LG5), 而在灌溉下检测到

9个QTL,表型贡献率高于5.0%的有7个,最大为13.9%(LG5),与干旱下的主效QTL基本重合,即株高相关QTL的表型贡献率范围基本与本研究结果相当(LG3的28.6%和LG2的15.5%)。当然,由于早期的SSR连锁群与染色体并不对应,因此,很难对上述QTL定位结果进行具体的比较。本研究中检测表型贡献率最大的是种皮色相关QTL(69.7%),这与种皮色在RIL群体中的分离统计接近单基因的遗传规律相一致;虽然种皮光泽的表型分离比不符合单基因遗传,其主效QTL的表型贡献率也达到61.0%。此外,与单荚粒数、叶绿素含量、籽粒分布密度的单一主效QTL的表型贡献率也分别超过30.0%,这与其表型的非正态分布相一致,因此,这些主效QTL也均是基因克隆选择的理想目标。本研究还发现仅后代群体中百粒重的变异符合正态分布,属于典型的微效多基因控制的性状,然而在QTL分析中仅发现两个主效QTL,且表型贡献率均低于20%,说明还有很多未检测出的微效位点存在。

通过14个非重叠QTL区段内的注释基因分析,先后鉴定出200多个非同义突变基因,包含数千个SNP突变位点。然而KEGG分析后,在上述非同义突变基因中,仅富集到18个基因参与了重要的代谢途径分析,这些基因分别参与了氨基酸代谢、糖代谢及类固醇类代谢等,涉及到本研究中所有11个性状,因此有可能是这些性状的候选基因。下一步将针对所获的候选基因开展一些功能验证和标记开发,并通过群体的扩大等途径,继续发掘与其他性状相关的候选基因,为加强种质资源中优异基因的深度发掘和在育种中的利用奠定基础。

参考文献

- [1] 郑卓杰,王述民,宗绪晓. 中国食用豆类学. 北京: 中国农业出版社, 1997: 141-163
Zheng Z J, Wang S M, Zong X X. Chinese food legumes. Beijing: China Agricultural Press, 1997: 141-163
- [2] 曲佳佳,张蕙杰,麻吉亮. 中国杂粮生产及贸易形势展望. 农业展望, 2021, 17(5): 78-85
Qu J J, Zhang H J, Ma J L. Prospect of production and trade of China's miscellaneous grains. Agricultural Outlook, 2021, 17(5): 78-85
- [3] 周俊玲,张蕙杰. 食用豆国际贸易情况分析. 中国食物与营养, 2011, 17(10): 45-47
Zhou J L, Zhang H J. The international trade situation of edible beans. Food and Nutrition in China, 2011, 17(10): 45-47
- [4] 韩昕儒,宋莉莉. 我国绿豆、小豆生产特征及产业发展趋势. 中国农业科技导报, 2019, 21(8): 1-10
Han X R, Song L L. Study on production and consumption characteristics and industrial development trends of mung bean and adzuki bean in China. Journal of Agricultural Science and Technology, 2019, 21(8): 1-10
- [5] 王丽侠,程须珍,王素华. 绿豆种质资源、育种及遗传研究进展. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1519-1527
Wang L X, Cheng X Z, Wang S H. Advances in research on genetic resources, breeding and genetics of mungbean (*Vigna radiata* L.). Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(5): 1519-1527
- [6] 王丽侠,程须珍,王素华,李金榜,李金秀. 中国绿豆应用型核心样本农艺性状的分析. 植物遗传资源学报, 2009, 10(4): 589-593
Wang L X, Cheng X Z, Wang S H, Li J B, Li J X. Genetic variability of agronomic traits in mungbean applied core collection of China. Journal of Plant Genetic Resources, 2009, 10(4): 589-593
- [7] 王丽侠,程须珍,王素华,朱旭,刘振兴. 中国绿豆核心种质资源在不同环境下的表型变异及生态适应性评价. 作物学报, 2014, 40(4): 739-744
Wang L X, Cheng X Z, Wang S H, Zhu X, Liu Z X. Adaptability and phenotypic variation of agronomic traits in mungbean core collection under different environments in China. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(4): 739-744
- [8] Wang L, Bai P, Yuan X, Chen H, Wang S, Chen X, Cheng X. Genetic diversity assessment of a set of introduced mung bean accessions (*Vigna radiata* L.). The Crop Journal, 2018, 6: 207-213
- [9] 袁兴森,张涛,程须珍,王丽侠,王素华. 我国绿豆种质资源的芽用特性评价与筛选. 植物遗传资源学报, 2012, 13(5): 879-883
Yuan X M, Zhang T, Cheng X Z, Wang L X, Wang S H. Evaluation and characterization of mungbean germplasm for sprout production. Journal of Plant Genetic resources, 2012, 13(5): 879-883
- [10] 王建华,张耀文,王丽侠,程须珍. 绿豆分子遗传图谱构建及若干农艺性状的QTL定位分析. 作物学报, 2017, 43(7): 1096-1102
Wang J H, Zhang Y W, Wang L X, Cheng X Z. Construction of genetic map and identification of QTLs related to agronomic traits in mung bean. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(7): 1096-1102
- [11] Isemura T, Kaga A, Tabata S, Somta P, Srinives P, Shimizu T, Jo U, Vaughan D A, Tomooka N. Construction of a genetic linkage map and genetic analysis of domestication related traits in mungbean (*Vigna radiata*). PLoS ONE, 2012, 7(8): e41304
- [12] Liu C Y, Wu J, Wang L F, Fan B J, Cao Z M, Su Q Z, Zhang Z X, Wang Y, Tian J, Wang S M. Quantitative trait locus mapping under irrigated and drought treatments based on a novel genetic linkage map in mungbean (*Vigna radiata* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130: 2375-2393
- [13] Ye W, Yang Y, Wang P, Zhang Y, Zhang L, Tian D, Zhang L, Zhang L, Zhou B. InDel marker development and QTL analysis of agronomic traits in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek]. Molecular Breeding, 2021, 41: 66
- [14] Kang Y J, Kim S K, Kim M Y, Lestari P, Kim K H. Genome

- sequence of mungbean and insights into evolution within *Vigna* species. *Nature Communications*, 2014, 5: 5443
- [15] Ha J M, Satyawat D, Jeong H, Lee E, Cho K H, Kim M Y, Lee S H. A near-complete genome sequence of mungbean (*Vigna radiata* L.) provides key insights into the modern breeding program. *Plant Genome*, 2021, 14(3): e20121
- [16] Mathivathana M K, Murukarthick J, Karthikeyan A, Dhasarathan M, Jagadeeshselvam N, Sudha M, Vanniarajan C, Karthikeyan G, Yang T J, Raveendran M, Pandiyan M, Senthil N. Detection of QTLs associated with mungbean yellow mosaic virus (MYMV) resistance using the interspecific cross of *Vigna radiata* × *Vigna umbellata*. *Journal of Applied Genetics*, 2019, 60: 255-268
- [17] Wang J, Li J L, Liu Z X, Yuan X X, Wang S H, Chen H L, Chen X, Cheng X Z, Wang L X. Construction of a high-density genetic map and its application for QTL mapping of leaflet shapes in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 1032
- [18] 宋绪忠, 赵永军, 张金凤, 刘莘, 陈吉虎. 茶树叶片叶绿素含量与叶色值相关性研究. *山东林业科技*, 2002(6): 10-12
Song X Z, Zhao Y J, Zhang J F, Liu P, Chen J H. Relationship between chlorophyll meter readings (SPAD readings) and chlorophyll content of tea leaves. *Shandong Forestry Science and Technology*, 2002(6): 10-12
- [19] 程须珍, 王素华, 王丽侠. 绿豆种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006: 3-38
Cheng X Z, Wang S H, Wang L X. Descriptors and data standard for mungbean. Beijing: China Agriculture Press, 2006: 3-38
- [20] Meng L, Li H, Zhang L, Wang J. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations. *The Crop Journal*, 2015, 3: 269-283
- [21] Chotechung S, Somta P, Chen J, Yimram T, Chen X, Srinives P. A gene encoding a polygalacturonase-inhibiting protein (*PGIP*) is a candidate gene for bruchid (*Coleoptera: bruchidae*) resistance in mung bean (*Vigna radiata*). *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129: 1673-1683
- [22] Kaewwongwal A, Chen J, Somta P, Kongjaimun A, Yimram T, Chen X. Novel alleles of two tightly linked genes encoding polygalacturonase inhibiting proteins (*VrPGIP1* and *VrPGIP2*) associated with the Br locus that confer bruchid (*Callosobruchus spp.*) resistance to mung bean (*Vigna radiata*) accession V2709. *Frontier in Plant Science*, 2017, 8: 1692
- [23] Wang L, Wu C, Zhong M, Zhao D, Mei L, Chen H, Wang S, Liu C, Cheng X. Construction of an integrated map and location of a bruchid resistance gene in mung bean. *The Crop Journal*, 2016, 4: 360-366
- [24] 陈吉宝. 两种水分条件下绿豆幼苗根长 QTL 定位. *四川农业大学学报*, 2020, 38(4): 416-422
Chen J B. Mapping of QTL for root length of mung bean seedlings under two water status. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2020, 38(4): 416-422
- [25] Chaitieng B, Kaga A, Han O K, Wang X W, Wongkaew S, Laosuwan P, Tomooka N, Vaughan D A. Mapping a new source of resistance to powdery mildew in mungbean. *Plant Breeding*, 2002, 121: 521-525
- [26] 陈吉宝. 绿豆产量性状的 QTL 定位. *中国农业科技导报*, 2020, 22(10): 38-48
Chen J B. QTL mapping of yield-associated trait in mung bean. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020, 22(10): 38-48