

## 绿豆主要株型性状的遗传

徐宁 曲祥春 王明海 邓昆鹏 包淑英 王桂芳 窦忠玉 窦金光 郭中校\*

(吉林省农业科学院 作物资源研究所,吉林 公主岭 136100)

**摘要** 为探索绿豆主要株型性状的遗传规律,进而为选育株型紧凑的直立型绿豆品种提供理论依据,以半蔓生型品种‘洮绿 218’和直立型品种‘吉绿 10 号’为亲本配制杂交组合,采用主基因+多基因混合遗传模型分析方法对该组合 6 世代遗传群体( $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$ 、 $B_1$  和  $B_2$ )株高、分枝数、主茎节数和分枝夹角进行遗传分析。结果表明:株高、分枝数和分枝夹角均受 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制(E-1 模型),其中,控制株高的 2 对主基因加性效应值均为 7.27,显性效应分别为 0.03 和 -0.13,主基因遗传率在  $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  中分别为 59.35%、8.23%和 41.45%,多基因遗传率分别为 2.40%、0%和 0%;控制分枝数的 2 对主基因加性效应值均为 0.33,显性效应分别为 -0.74 和 -1.55,主基因遗传率在  $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  中分别为 3.26%、7.69%和 53.10%,多基因遗传率分别为 51.39%、56.36%和 0%;控制分枝夹角的 2 对主基因加性效应值均为 2.10,显性效应分别为 -0.94 和 -1.38,主基因遗传率在  $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  中分别为 48.11%、32.45%和 64.54%,多基因遗传率均为 0%。主茎节数的最适宜模型为 D-0 模型(1 对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因混合遗传模型),主基因加性效应值和显性效应值分别为 0.10 和 -0.01,主基因遗传率在  $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  中分别为 1.39%、1.27%和 0.63%,多基因遗传率分别为 65.39%、10.81%和 47.08%。综合表明,‘洮绿 218’×‘吉绿 10 号’组合的分枝数和分枝夹角的总遗传率较大,应在早世代进行选择;株高和分枝夹角主要受主基因控制,分枝数和主茎节数大部分世代主要受多基因控制;在绿豆株型育种中要综合考虑主基因、多基因和环境因素的影响。

**关键词** 绿豆; 株型; 混合遗传模型; 遗传分析

中图分类号 S522

文章编号 1007-4333(2019)04-0024-12

文献标志码 A

## Genetic analysis of main plant type characters in mung bean

XU Ning, QU Xiangchun, WANG Minghai, DENG Kunpeng, BAO Shuying, WANG Guifang,  
DOU Zhongyu, DOU Jinguang, GUO Zhongxiao\*

(Institute of Crop Germplasm Resources, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China)

**Abstract** In order to provide a theoretical basis for breeding erect varieties of compact plant type, the main plant type characters in mung bean were explored. Six generations ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $B_1$  and  $B_2$ ) produced from a cross between semi-erect variety Taolyu 218 and erect variety Jilyu 10 were used to analyze inheritances of plant height (PH), number of branches (BN), node number of main stem (MSNN), and branch angle (BA) by the mixed major gene plus polygene inheritance model. The results showed PH, BN, and BA were dominated by two pairs of major gene with additive-dominance-epistasis effects plus polygenes with additive-dominance-epistasis (E-1 model). The additive effects of the two major genes of PH were both 7.27, and the dominance effects of the two major genes were 0.03 and -0.13, respectively, the heritability in  $B_1$ ,  $B_2$ , and  $F_2$  was 59.35%, 8.23%, and 41.45%, respectively for the major genes, and 2.40%, 0%, and 0%, respectively for the polygenes. The additive effects of the two major genes of BN were both 0.33, and the dominance effects of the two major genes were -0.74 and -1.55, respectively. The heritability of major

收稿日期: 2018-04-02

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-08-Z9);吉林省农业科技创新工程(CXGC2017TD016、CXGC2017JC001)和吉林省科技支撑计划项目(20120217、20180201071NY)

作者简介: 徐宁, 硕士研究生, E-mail: xunig2008@163.com

通讯作者: 郭中校, 研究员, 主要从事杂粮杂豆品种资源研究, E-mail: guozhx@cjaas.com

genes in  $B_1$ ,  $B_2$ , and  $F_2$  were 3.26%, 7.69%, and 53.10%, and were 51.39%, 56.36%, and 0%, respectively for the polygenes, respectively. The additive effects of the two major genes of BA were both 2.10, and the dominance effects of the two major genes were  $-0.94$  and  $-1.38$ , respectively. The heritability of major genes in  $B_1$ ,  $B_2$ , and  $F_2$  was 48.11%, 32.45%, and 64.54%, respectively. The heritability for polygenes was 0%. MSNN was dominated by a pair of major gene with additive-dominant effects plus polygenes with additive-dominance-epistasis effects (D-0 model). The additive and dominant effects of major gene of MSNN were 0.10 and  $-0.01$ . The heritability for major gene in  $B_1$ ,  $B_2$ , and  $F_2$  were 1.39%, 1.27%, and 0.63%, and were 65.39%, 10.81%, and 47.08% for polygenes, respectively. It was found that BN and BA with high total heritability in 'Taoyu 218'  $\times$  'Jilyu 10' should be selected in early generation. PH and BA were mainly dominated by major genes, and BN and MSNN were mainly dominated by polygenes. The roles of major genes and polygenes, and environmental conditions should be comprehensively considered in plant type breeding of mung bean.

**Keywords** mung bean; plant type; mixed inheritance modal; genetic analysis

绿豆是我国重要的食用豆类作物之一, 年均种植面积近  $1.0 \times 10^6 \text{ hm}^2$ <sup>[1]</sup>, 在促进农业种植业结构调整和加快经济欠发达地区脱贫致富中发挥着重要作用。随着绿豆种植规模的不断扩大, 迫切需要适宜机械化生产的绿豆品种, 直立型绿豆品种是机械化生产的首选品种。

直立型绿豆品种的主要特点是株高较矮, 节间短, 分枝少, 分枝与主茎间夹角(以下简称“分枝夹角”)较小<sup>[2]</sup>, 因此, 株高、分枝数、主茎节数和分枝夹角是绿豆株型重要组成部分。以往对株高、分枝数和主茎节数 3 个性状多是从资源评价角度开展研究<sup>[3-5]</sup>, 遗传相关研究较少。刘长友等<sup>[6]</sup>采用非完全双列杂交试验设计及混合线性模型对绿豆主要农艺性状的遗传及相关性进行研究, 结果表明株高和主茎节数主要受加性效应影响, 狭义遗传率较高, 分枝数的加加上位性效应较高, 遗传力较低。梅丽等<sup>[7]</sup>利用绿豆  $F_{10}$  RIL 群体, 定位了 8 个与株高有关的 QTL, 3 个与主茎节数有关的 QTL, 9 个与分枝数有关的 QTL, 但由于 RIL 群体自身的缺陷, 没有对这 3 个性状的显性遗传进行研究。

利用主基因十多基因混合遗传模型<sup>[8-9]</sup>的植物数量性状遗传分析方法, 已经对甘蓝型油菜分枝角度<sup>[10]</sup>、半矮秆油菜株型性状<sup>[11]</sup>、串番茄主要株型性状<sup>[12]</sup>、甘蓝型油菜角果长度<sup>[13]</sup>、不结球白菜维生素 C 含量<sup>[14]</sup>和水稻条纹叶枯病抗性<sup>[15]</sup>等作物的有关性状开展了遗传研究。目前利用遗传群体对绿豆株型性状进行系统的经典遗传研究较少, 对绿豆分枝夹角的研究也未见有报道。本研究以直立型绿豆品种‘吉绿 10 号’为亲本, 与半蔓生型绿豆品种‘洮绿 218’杂交获得  $F_1$ , 然后配制  $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  分离群体, 构建 6 世代群体( $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$ 、 $B_1$  和  $B_2$ ), 运用主基

因十多基因混合遗传模型分析株高、分枝数、主茎节数和分枝夹角等性状的遗传模式和遗传效应, 旨在探明直立型绿豆品种‘吉绿 10 号’株型相关性状的遗传规律, 可为绿豆株型相关性状的基因定位及直立型品种选育提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

母本材料为‘洮绿 218’( $P_1$ ), 父本材料为‘吉绿 10 号’( $P_2$ ), 均由吉林省农业科学院选育。2016 年 5 月, 在吉林省农业科学院公主岭试验基地种植亲本, 7 月人工去雄授粉杂交获得  $F_1$  ( $P_1 \times P_2$ ) 种子, 11 月初将亲本  $P_1$ 、 $P_2$  和  $F_1$  种植于吉林省农业科学院海南乐东南繁试验基地,  $F_1$  自交收获  $F_2$  种子, 以 2 个亲本分别与  $F_1$  回交获得  $B_1$  ( $F_1 \times P_1$ ) 和  $B_2$  ( $F_1 \times P_2$ )。2017 年 5 月, 将  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $F_2$ 、 $B_1$  和  $B_2$  共 6 个世代群体种子同期播种于吉林省农业科学院公主岭试验基地, 行距 60 cm, 株距 14 cm。试验地前茬为高粱, 土壤类型为淋溶性黑土, 肥力中等。全生育期按当地绿豆常规生产技术管理。其中,  $P_1$  群体 53 株,  $P_2$  群体 51 株,  $F_1$  群体 31 株,  $B_1$  群体 77 株,  $B_2$  群体 92 株,  $F_2$  群体 239 株, 共 543 份材料。

### 1.2 性状测定

参考《绿豆种质资源描述规范和数据标准》<sup>[2]</sup> 调查各群体株高、分枝数和主茎节数 3 个性状, 各群体每个植株的有效分枝与主茎夹角用量角器在田间测量。

### 1.3 数据统计分析

利用 Microsoft Excel 2007 软件分析基本统计量, 利用 DPS14.10<sup>[16]</sup> 进行方差分析和多重比较。利用植物数量性状主基因十多基因混合遗传模型分

析方法<sup>[8-9]</sup>,并结合可在 Windows 操作系统下运行的 SEA 软件包<sup>[17]</sup>进行遗传模型分析(分析软件由南京农业大学章元明教授提供)。最佳遗传模型的选择、适合性检验和遗传参数的估计等参照盖钧镒等<sup>[8]</sup>对 QTL 混合遗传模型扩展至 2 对主基因+多基因时的多世代联合分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 基本数据分析

通过比较 2 个亲本和 F<sub>1</sub> 群体 4 个株型性状平均值表明,‘洮绿 218’的株高、分枝数、主茎节数和分枝夹角性状值分别为 108.8、4.8、16.3 和 68.4,

而‘吉绿 10 号’4 个性状值分别为 71.8、2.3、13.2 和 44.9,2 个亲本在 4 个性状间的差异均达到极显著水平( $P < 0.01$ ),说明这 2 个亲本作为研究绿豆株型遗传规律的试验材料可行;杂种 F<sub>1</sub> 的这 4 个性状平均值分别为 81.3、3.7、14.5 和 49.4,除分枝数外,其余 3 个性状更接近于‘吉绿 10 号’(表 1)。在 3 个分离世代(B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 和 F<sub>2</sub>)中将株高、分枝数、主茎节数和分枝夹角分组,并作次数分布图(图 1、图 2、图 3 和图 4),表明 4 个性状均呈连续分布,具有典型的数量遗传特征,分离世代都呈现不同程度的单峰偏态分布或多峰现象,说明这些性状受到主基因遗传效应影响。

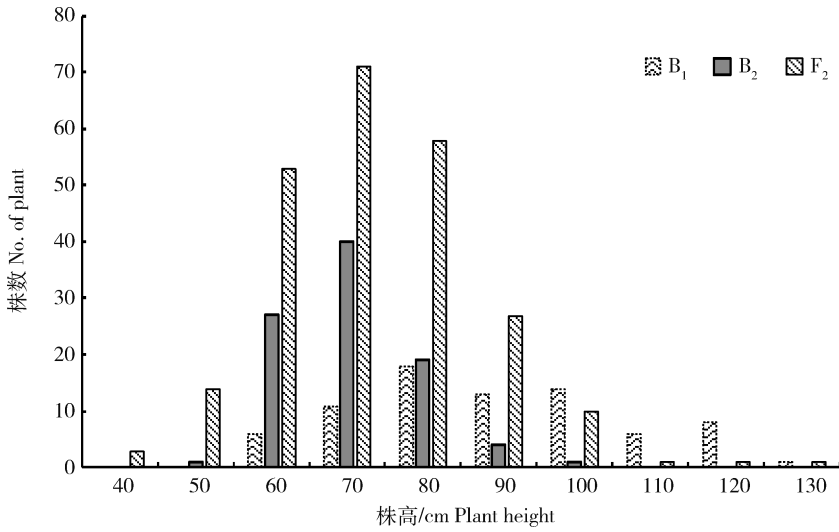
表 1 亲本和 F<sub>1</sub> 株高、分枝数、主茎节数、分枝角度次数分布

Table 1 Frequency distribution of PH, BN, MSNN, and BA in populations of P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, and F<sub>1</sub>

世代 Generation	株高/cm Plant height										样本量 Sample size	平均值 Mean
	50~60	60~70	70~80	80~90	90~100	100~110	110~120	120~130	130~140	140~150		
P <sub>1</sub>			4	6	6	12	13	7	4	1	53	108.8 A
P <sub>2</sub>	3	25	19	3	1						51	71.8 B
F <sub>1</sub>		3	14	8	5	1					31	81.3
世代 Generation	分枝数 No. of branches										样本量 Sample size	平均值 Mean
	0	1	2	3	4	5	6	7	8			
P <sub>1</sub>		1	2	5	15	14	8	6	2		53	4.8 A
P <sub>2</sub>	9	6	9	18	7	2					51	2.3 B
F <sub>1</sub>		1	2	9	14	4	1				31	3.7
世代 Generation	主茎节数 Node No. of main stem										样本量 Sample size	平均值 Mean
	11	12	13	14	15	16	17	18	19			
P <sub>1</sub>			3	4	6	12	17	10	1		53	16.3 A
P <sub>2</sub>	4	7	21	12	6	1					51	13.2 B
F <sub>1</sub>	11	12	13	14	15	16	17				31	14.5
世代 Generation	分枝角度/(°) Branch angle										样本量 Sample size	平均值 Mean
	20~30	30~40	40~50	50~60	60~70	70~80	80~90	90~100	100~110			
P <sub>1</sub>	4	8	28	49	62	60	34	7	2		254	68.4 A
P <sub>2</sub>	12	36	45	17	5	1					116	44.9 B
F <sub>1</sub>	10	22	36	32	10	3	1				114	49.4

注:P<sub>1</sub>:母本,‘洮绿 218’;P<sub>2</sub>:父本,‘吉绿 10 号’;F<sub>1</sub>:以 P<sub>1</sub> 为母本,以 P<sub>2</sub> 为父本杂交获得的杂交种。下同。标以不同字母的数值表示在 0.01 水平下差异极显著。

Note:P<sub>1</sub>:female parent,‘Taolyu 218’;P<sub>2</sub>:male parent,‘Jilyu 10’;F<sub>1</sub>:hybrids with P<sub>1</sub> as female parent and P<sub>2</sub> as male parent. The same below. Values of followed by different letters show extremely significant differences at the 0.01 probability level.



B<sub>1</sub>, 以 F<sub>1</sub> 为母本, 以 P<sub>1</sub> 为父本杂交获得的回交群体; B<sub>2</sub>, 以 F<sub>1</sub> 为母本, 以 P<sub>2</sub> 为父本杂交获得的回交群体; F<sub>2</sub>, 由 F<sub>1</sub> 自交产生的后代群体。下同。

B<sub>1</sub>, backcross generation with F<sub>1</sub> as female parent and P<sub>1</sub> as male parent; B<sub>2</sub>, backcross generation with F<sub>1</sub> as female parent and P<sub>2</sub> as male parent; F<sub>2</sub>, progeny population inbred by F<sub>1</sub>. The same below.

图 1 ‘洮绿 218’×‘吉绿 10 号’杂交组合 3 个分离世代群体株高的次数分布

Fig. 1 Frequency distribution of plant height in B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, and F<sub>2</sub> populations from the cross of ‘Taolyu 218’×‘Jilyu 10’

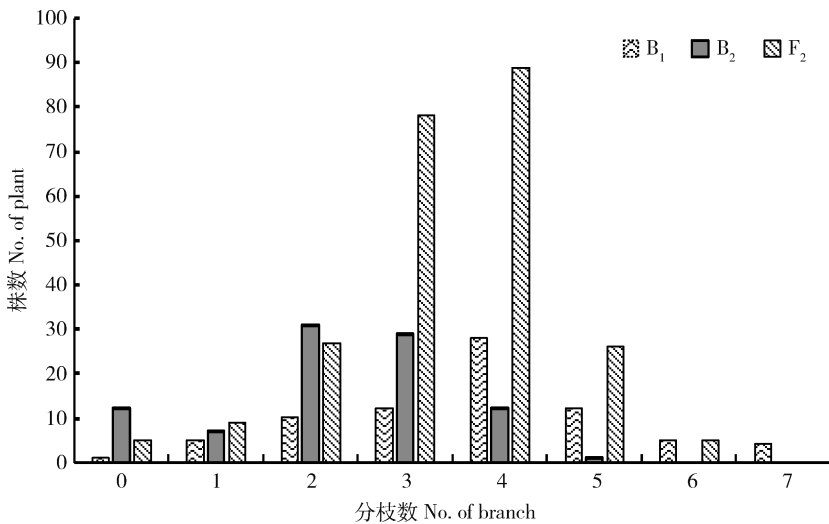


图 2 ‘洮绿 218’×‘吉绿 10 号’杂交组合 3 个分离世代群体分枝数的次数分布

Fig. 2 Frequency distribution of number of branches in B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, and F<sub>2</sub> populations from the cross of ‘Taolyu 218’×‘Jilyu 10’

## 2.2 株型性状主基因+多基因遗传分析

### 2.2.1 遗传模型的筛选

利用植物数量性状主基因+多基因混合遗传模型的 6 世代 (P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub>、F<sub>2</sub>、B<sub>1</sub> 和 B<sub>2</sub>) 联合分析, 估算获得了 5 类共 24 种遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值 (表 2)。根据 AIC 值最小的遗传模型选

取原则, 选取 AIC 值最小及与 AIC 值最接近的遗传模型作为备选模型。结果表明, 株高的 C-0 (加性-显性-上位性多基因) 和 E-1 (2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因) 模型 AIC 值相对较小, 分枝数的 C-1 (加性-显性多基因) 和 E-1 模型 AIC 值相对较小, 主茎节数的 A-4 (1 对负向完全显性基

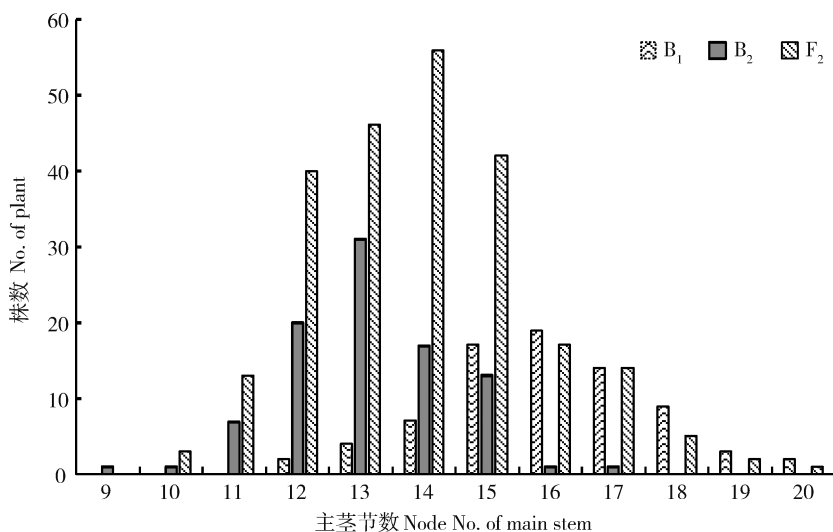


图3 ‘洮绿 218’×‘吉绿 10号’杂交组合 3 个分离世代群体主茎节数的次数分布

Fig. 3 Frequency distribution of node number of main stem in B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, and F<sub>2</sub> populations from the cross of ‘Taolyu 218’×‘Jilyu 10’

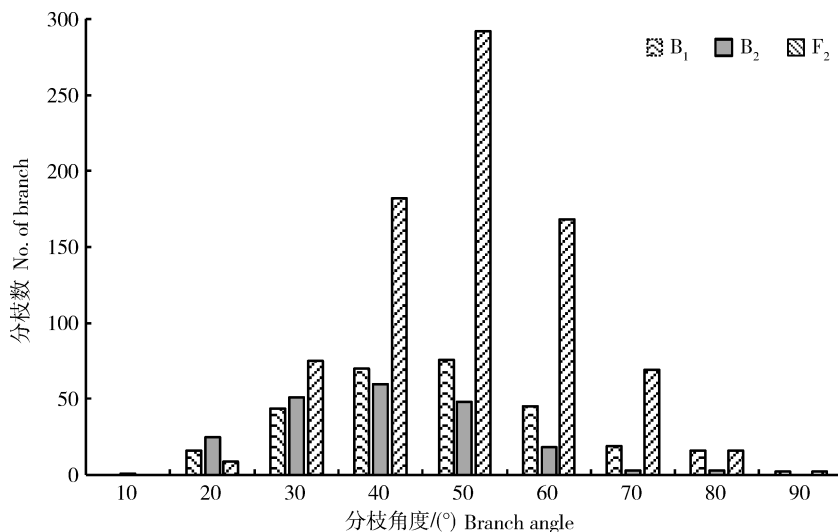


图4 ‘洮绿 218’×‘吉绿 10号’杂交组合 3 个分离世代群体分枝夹角的次数分布

Fig. 4 Frequency distribution of branch angle in B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, and F<sub>2</sub> populations from the cross of ‘Taolyu 218’×‘Jilyu 10’

因)和 D-0(1 对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因)模型 AIC 值相对较小,分枝夹角的 C-0 和 E-1 模型 AIC 值相对较小,上述模型可以作为备选模型。

### 2.2.2 候选模型的适合性检测

对 8 个备选模型进行一组 ( $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 ${}_nW^2$  和  $D_n$ ) 适合性检验(表 3),结果表明,株高的 C-0 模型和 E-1 模型没有统计量的差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ ),根据 AIC 值大小确定株高的最适模型

为 E-1(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因);分枝数的 C-1 模型中有 8 个统计量的差异达到极显著水平 ( $P < 0.01$ ),E-1 模型中差异达到显著和极显著水平的统计量分别有 2 个和 3 个,根据达到显著水平统计量最少的原则,分枝数的最适模型为 E-1(2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因);主茎节数的 A-4 模型中差异达到显著和极显著水平的统计量分别有 4 个和 1 个,D-0 模型中差异达到显著和极显著水平的统计量均有 1 个,根

表 2 各遗传模型的 AIC 值和极大似然函数值

Table 2 AIC value and max log likelihood value of different genetic model

模型 代码 Model code	模型含义 Implication of model	AIC 值 AIC value				极大似然函数值 Max log likelihood value			
		株高 Plant height	分枝数 No. of branches	主茎节数 Node No. of main stem	分枝夹角 Branch angle	株高 Plant height	分枝数 No. of branches	主茎节数 Node No. of main stem	分枝夹角 Branch angle
A-1	1MG-AD	4 373.80	1 913.58	2 110.27	8 789.43	-2 182.90	-952.79	-1 051.13	-4 390.72
A-2	1MG-A	4 448.48	1 911.65	2 134.73	8 870.26	-2 221.24	-952.83	-1 064.36	-4 432.13
A-3	1MG-EAD	4 615.14	1 934.91	2 228.90	9 116.20	-2 304.57	-964.45	-1 111.45	-4 555.10
A-4	1MG-AEND	4 384.09	1 941.77	<b><u>2 101.52</u></b>	8 791.29	-2 189.05	-967.89	-1 047.76	-4 392.65
B-1	2MG-ADI	4 369.45	1 905.52	2 115.26	8 780.71	-2 174.72	-942.76	-1 047.63	-4 380.35
B-2	2MG-AD	4 394.77	1 907.63	2 130.07	8 805.28	-2 191.39	-947.82	-1 059.04	-4 396.64
B-3	2MG-A	4 521.58	1 916.42	2 263.30	8 959.55	-2 256.79	-954.21	-1 127.65	-4 475.78
B-4	2MG-EA	4 436.50	1 900.41	2 137.43	8 876.13	-2 215.25	-947.21	-1 065.72	-4 435.07
B-5	2MG-AED	4 590.45	1 928.81	2 222.67	9 107.28	-2 291.22	-960.40	-1 107.34	-4 549.64
B-6	2MG-EEAD	4 588.45	1 926.81	2 220.67	9 105.28	-2 291.22	-960.40	-1 107.34	-4 549.64
C-0	PG-ADI	<b><u>4 364.65</u></b>	1 875.94	2 109.49	<b><u>8 773.52</u></b>	-2 172.32	-927.97	-1 044.74	-4 376.76
C-1	PG-AD	4 391.34	<b><u>1 870.22</u></b>	2 118.77	8 827.83	-2 188.67	-928.11	-1 052.39	-4 406.92
D-0	MX1-AD-ADI	4 380.55	1 873.63	<b><u>2 099.58</u></b>	8 782.28	-2 178.28	-924.82	-1 037.79	-4 379.14
D-1	MX1-AD-AD	4 399.61	1 876.79	2 120.82	8 833.90	-2 190.81	-929.40	-1 051.41	-4 407.95
D-2	MX1-A-AD	4 392.00	1 874.81	2 116.34	8 804.69	-2 188.00	-929.40	-1 050.17	-4 394.34
D-3	MX1-EAD-AD	4 404.00	1 874.88	2 120.65	8 823.84	-2 194.00	-929.44	-1 052.32	-4 403.92
D-4	MX1-AEND-AD	4 406.00	1 872.09	2 106.29	8 822.04	-2 194.00	-928.05	-1 045.14	-4 403.02
E-0	MX2-ADI-ADI	4 380.04	1 885.63	2 104.61	8 794.28	-2 172.02	-924.82	-1 034.31	-4 379.14
E-1	MX2-ADI-AD	<b><u>4 364.24</u></b>	<b><u>1 871.13</u></b>	2 101.67	<b><u>8 759.90</u></b>	-2 167.12	-920.56	-1 035.83	-4 364.95
E-2	MX2-AD-AD	4 410.00	1 880.88	2 126.64	8 829.84	-2 194.00	-929.44	-1 052.32	-4 403.92
E-3	MX2-A-AD	4 390.41	2 040.95	2 123.82	8 827.85	-2 186.20	-1 011.47	-1 052.91	-4 404.92
E-4	MX2-EA-AD	4 404.00	1 874.88	2 120.46	8 823.84	-2 194.00	-929.44	-1 052.23	-4 403.92
E-5	MX2-AED-AD	4 406.00	1 876.88	2 122.64	8 825.84	-2 194.00	-929.44	-1 052.32	-4 403.92
E-6	MX2-EEAD-AD	4 404.00	1 874.88	2 120.64	8 823.84	-2 194.00	-929.44	-1 052.32	-4 403.92

注:MG,主基因模型;MX,主基因+多基因混合模型;PG,多基因遗传模型;A,加性效应;D,显性效应;I,交互;N,负向;E,相等;例如 E-1 模型 MX2-ADI-AD,表示 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因混合遗传模型;下划线表示 AIC 值最小,用于最适遗传模型检验。下同。

Note:MG,major gene model;MX,mixed major gene and polygene model;PG,polygene model;A,additive effect;D,dominance effect;I,interaction;N,negative;E,equal;e.g. Model E-1=MX2-ADI-AD,means mixed model with two major genes of additive-dominance-epistasis effects plus additive-dominance polygene. Minimum AIC value in each cross is underlined,which is used as good-fitting model. The same below.

表3 ‘洮绿218’×‘吉绿10号’组合后代备选遗传模型的适合性检验

Table 3 Test of goodness-of-fit in the selected genetic models from the cross of ‘Taolyu 218’×‘Jilyu 10’

性状 Trait	模型 Model	世代 Generation	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	${}_nW^2$	$D_n$
株高	C-0	B <sub>1</sub>	0.099(0.754)	0.020(0.888)	0.428(0.513)	0.069(0.766)	0.016(1.000)
		B <sub>2</sub>	0.023(0.881)	0.163(0.686)	1.071(0.301)	0.128(0.467)	0.009(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.251(0.617)	0.479(0.489)	0.686(0.408)	0.111(0.542)	0.004(1.000)
PH	E-1	B <sub>1</sub>	0.436(0.509)	0.463(0.496)	0.027(0.870)	0.055(0.844)	0.011(1.000)
		B <sub>2</sub>	0.030(0.863)	0.015(0.902)	1.349(0.246)	0.120(0.500)	0.009(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.282(0.595)	0.286(0.593)	0.007(0.935)	0.081(0.685)	0.003(1.000)
分枝数	C-1	B <sub>1</sub>	47.727(0.000)**	3.182(0.075)	385(0.000)**	10.394(0.021)**	0.013(1.000)
		B <sub>2</sub>	2.087(0.149)	15.707(0.000)**	460(0.000)**	7.841(0.010)**	0.010(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.013(0.911)	76.574(0.000)**	1195(0.000)**	19.918(0.066)	0.004(1.000)
BN	E-1	B <sub>1</sub>	0.935(0.334)	1.087(0.297)	0.181(0.671)	0.472(0.048)*	0.024(1.000)
		B <sub>2</sub>	0.949(0.330)	3.938(0.047)*	17.351(0.000)**	0.998(0.003)**	0.011(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.100(0.752)	0.032(0.859)	0.263(0.608)	1.811(0.000)**	0.005(1.000)
主茎节数	A-4	B <sub>1</sub>	3.574(0.059)	2.193(0.139)	1.955(0.162)	0.608(0.022)*	0.008(1.000)
		B <sub>2</sub>	3.948(0.047)*	4.700(0.030)*	0.953(0.329)	0.856(0.005)**	0.007(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.479(0.489)	0.813(0.367)	0.857(0.355)	0.670(0.015)*	0.003(1.000)
MSNN	D-0	B <sub>1</sub>	0.399(0.527)	0.005(0.944)	7.456(0.006)**	0.424(0.065)	0.031(1.000)
		B <sub>2</sub>	0.001(0.976)	0.016(0.899)	0.388(0.533)	0.451(0.055)	0.009(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.378(0.539)	0.438(0.508)	0.072(0.789)	0.695(0.013)*	0.004(1.000)
分枝夹角	C-0	B <sub>1</sub>	10.030(0.002)**	8.950(0.003)**	0.089(0.765)	1.452(0.000)**	0.003(1.000)
		B <sub>2</sub>	0.448(0.503)	0.425(0.514)	0.000(0.986)	0.342(0.109)	0.005(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.165(0.685)	0.297(0.586)	0.369(0.544)	0.326(0.121)	0.009(1.000)
BA	E-1	B <sub>1</sub>	0.252(0.616)	0.136(0.712)	0.219(0.640)	0.325(0.121)	0.002(1.000)
		B <sub>2</sub>	0.327(0.567)	0.259(0.611)	0.033(0.857)	0.331(0.117)	0.005(1.000)
		F <sub>2</sub>	0.510(0.475)	0.467(0.495)	0.001(0.973)	0.354(0.101)	0.007(1.000)

注:  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$  为均匀性检验统计量;  ${}_nW^2$  为 Smirnov 检验统计量;  $D_n$  为 Kolmogorov 检验统计量; 括号内的数字为理论分布值。\*\* 和 \* 分别表示差异达到极显著 ( $P < 0.01$ )、显著 ( $P < 0.05$ ) 水平。

Note:  $U_1^2$ ,  $U_2^2$  and  $U_3^2$ , statistic of Uniformity test;  ${}_nW^2$ , statistic of Smirnov test;  $D_n$ , statistic of Kolmogorov; The numbers in brackets are the distribution values in theory. \*\* and \* mean extremely significant differences at the 0.01 probability level and significant differences at 0.05 probability level, respectively.

据达到显著水平统计量最少的原则, 主茎节数的最适模型为 D-0 (1 对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因); 分枝夹角的 C-0 模型中有 3 个统计量的差异达到极显著水平, E-1 模型中没有统计量的差异达到显著水平, 分枝夹角的最适模型为 E-1 (2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因)。

### 2.2.3 遗传参数的估算

根据不同模型中不同成分分布参数, 估算 4 个株型性状的一阶和二阶遗传参数 (表 4 和表 5)。

控制株高的 2 对主基因的加性效应均为 7.27, 表现为正向增效。2 对主基因的显性效应值较小。2 对主基因的加性互作效应为 15.06, 显性互作效应

为-5.71,2 对主基因加性和显性效应之间的互作分别为-1.85 和-2.68,互作效应值较大。多基因的加性累计效应为 4.30,显性效应为 12.32。B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 和 F<sub>2</sub> 分离世代群体主基因遗传率分别为 59.35%、8.23%和 41.45%,多基因遗传率分别为 2.40%、

0%和 0%,各分离世代主基因的遗传率都明显大于相应世代的多基因遗传率,表明株高在遗传上以主基因效应为主。

控制分枝数的 2 对主基因的加性效应均为 0.33,效应值较小。2 对主基因的显性效应分别为

表 4 ‘洮绿 218’×‘吉绿 10 号’杂交组合株型性状的一阶遗传参数估计值

Table 4 First order genetic parameters estimated for the fitting models of plant type traits from ‘Taolyu 218’×‘Jilyu 10’

性状 (模型) Trait (Model)	第 1 对 主基因 的加性 效应 $d_a$	第 2 对 主基因 的加性 效应 $d_b$	第 1 对 主基因 的显性 效应 $h_a$	第 2 对 主基因 的显性 效应 $h_b$	加性× 加性 交互 $i$	加性× 显性 交互 $j_{ab}$	显性× 加性 交互 $j_{ba}$	显性与 显性 交互 $l$	多基因 加性 效应 [ $d$ ]	多基因 的显性 效应 [ $h$ ]	$h_a/d_a$	$h_b/d_b$
株高 PH (E-1)	7.27	7.27	0.03	-0.13	15.06	1.85	-2.68	-5.71	4.30	12.32	0.00	-0.02
分枝数 BN (E-1)	0.33	0.33	-0.74	-1.55	-0.53	0.64	-0.16	1.94	0.60	-0.10	-2.24	-4.70
主茎节数 MSNN (D-0)	0.10		-0.01								-0.10	
分枝夹角 BA (E-1)	2.10	2.10	-0.94	-1.38	16.06	-2.95	-3.53	-5.54	7.47	17.10	-0.45	-0.66

表 5 ‘洮绿 218’×‘吉绿 10 号’杂交组合株型性状的二阶遗传参数估计值

Table 5 Second order genetic parameters estimated for the fitting models of plant type traits from ‘Taolyu 218’×‘Jilyu 10’

性状(模型) Trait (Model)	世代 Generation	表型方差 $\sigma_p^2$	主基因方差 $\sigma_{mg}^2$	多基因方差 $\sigma_{pg}^2$	主基因遗传力/% $h_{mg}^2$	多基因遗传力/% $h_{pg}^2$
株高 PH (E-1)	B <sub>1</sub>	325.24	193.05	7.79	59.35	2.40
	B <sub>2</sub>	131.06	6.66	0.00	8.23	0.00
	F <sub>2</sub>	203.75	79.35	0.00	41.45	0.00
分枝数 BN (E-1)	B <sub>1</sub>	2.34	0.08	1.20	3.26	51.39
	B <sub>2</sub>	2.95	0.23	1.66	7.69	56.36
	F <sub>2</sub>	1.75	0.69	0.00	53.10	0.00
主茎节数 MSNN (D-0)	B <sub>1</sub>	5.09	0.07	3.33	1.39	65.39
	B <sub>2</sub>	1.92	0.02	0.21	1.27	10.81
	F <sub>2</sub>	3.23	0.02	1.52	0.63	47.08
分枝夹角 BA (E-1)	B <sub>1</sub>	243.39	113.62	0.00	48.11	0.00
	B <sub>2</sub>	179.00	49.23	0.00	32.45	0.00
	F <sub>2</sub>	190.62	60.85	0.00	64.54	0.00



-0.74 和 -1.55, 均为负向效应, 效应值较大。2 对主基因的加性互作效应为 -0.53, 显性互作效应为 1.94, 2 对主基因加性和显性效应之间的互作分别为 0.64 和 -0.16, 互作效应值较大。2 对基因的显性度分别为 -2.24 和 -4.70, 均表现为负向超显性。多基因的加性累计效应为 0.60, 显性效应为 -0.10。B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 和 F<sub>2</sub> 分离世代群体主基因遗传率分别为 3.26%、7.69% 和 53.10%, 多基因遗传率分别为 51.39%、56.36% 和 0%, 表明 B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 分离世代分枝数主要受多基因影响, 而 F<sub>2</sub> 世代分枝数主要受 2 对主基因控制。控制主茎节数的 1 对主基因加性效应为 0.10, 显性效应为 -0.01, 效应值较小, 显性度为 -0.10。B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 和 F<sub>2</sub> 分离世代群体主基因遗传率分别为 1.39%、1.27% 和 0.63%, 多基因遗传率分别为 65.39%、10.81% 和 47.08%, 各分离世代多基因的遗传率都明显大于相应世代的主基因遗传率, 表明主茎节数在遗传上以多基因效应为主。

控制分枝夹角的 2 对主基因的加性效应均为 2.10, 表现为正向增效。2 对主基因的显性效应分别为 -0.94 和 -1.38, 表现为负向减效。2 对主基因的加性互作效应为 16.06, 显性互作效应为 -5.54, 2 对主基因加性和显性效应之间的互作分别为 -2.95 和 -3.53, 互作效应明显。2 对基因的显性度分别为 -0.45 和 -0.66, 均表现为负向部分显性。多基因的加性累计效应为 7.47, 显性效应为 17.10。B<sub>1</sub>、B<sub>2</sub> 和 F<sub>2</sub> 分离世代群体主基因遗传率与总遗传率一致, 分别为 48.11%、32.45% 和 64.54%, 表明分枝夹角在遗传上以主基因效应为主。

### 3 讨论

塑造作物理想株型、合理密植和配套栽培措施, 对提高作物产量、改善性状间关系意义重大<sup>[18]</sup>。株高、分枝数、主茎节数和分枝夹角是绿豆重要的株型性状, 对其遗传规律的研究是绿豆高产育种的必要前提, 也可为合理的世代选择提供理论依据。在研究方法上, 以往利用 6 个世代主基因+多基因混合遗传模型对多种作物的多个性状进行了遗传分析<sup>[19-24]</sup>, 但利用此模型对绿豆相关性状的遗传分析本研究是首次报道。

植物 QTL 作图分析为控制数量性状主基因的存在提供了直接证据<sup>[25]</sup>, 但已有的研究表明, 植物数量性状的遗传模型分析分离方法与 QTL 检

测主基因的数量相对一致<sup>[26]</sup> 或不一致<sup>[27-28]</sup> 的现象均存在。本研究结果表明, 株高、分枝数均检测到 2 对主基因, 主茎节数检测到 1 对主基因。梅丽等<sup>[7]</sup> 利用绿豆 Berken/ACC41 F<sub>10</sub> 重组近交系群体在北京和广西 2 个环境下进行相关农艺性状的 QTL 定位时, 检测到 8 个与株高有关的 QTL, 3 个与主茎节数有关的 QTL, 9 个与分枝数有关的 QTL。本研究利用主基因+多基因混合遗传模型对绿豆株高、分枝数和主茎节数的遗传分析检测到的主基因数量与梅丽等<sup>[7]</sup> 用 QTL 定位检测到的基因数量不一致, 但仍然为进一步开展绿豆株型相关性状的遗传与分子研究提供了有益参考。分枝夹角是绿豆株型的重要性状, 与提高耐密性及机械化收获程度密切相关, 已经对玉米叶夹角<sup>[29-30]</sup>、水稻剑叶角<sup>[31]</sup>、油菜分枝夹角<sup>[32]</sup> 及串番茄叶片夹角、开张角和垂角<sup>[12]</sup> 等株型重要性状的遗传进行了研究, 但对绿豆分枝夹角的研究还未见有报道。本研究中分枝夹角检测到 2 对主基因, 下一步要从资源评价和遗传定位分析等方面加大对此性状的研究力度。建议从事绿豆育种工作的科研人员, 在育种工作中也要将此性状纳入常规考种评价性状加以重视。

刘长友等<sup>[6]</sup> 以 19 个绿豆品种(系)为亲本, 采用非完全双列杂交试验设计及混合遗传模型分析主要农艺性状遗传规律的结果表明, 株高和主茎节数主要受加性效应影响, 分枝数主要受加上上位性影响。本研究结果表明(表 4), 控制株高的 2 对主基因的显性度分别为 0.00 和 -0.02, 加性效应明显大于显性效应, 但基因间存在着明显的互作。控制主茎节数的 1 对主基因显性度为 -0.10。控制分枝数的 2 对主基因的显性度分别为 -2.24 和 -4.70, 均表现为负向超显性, 加性互作效应为 -0.53, 但其他互作效应值也较大, 此性状与刘长友等<sup>[6]</sup> 的研究结果差别最大, 这可能与试验群体的遗传背景和研究方法不同有关。控制分枝夹角的主基因加性效应使分枝角度增大, 而显性效应使分枝角度减小, 基因间的互作效应均大于加性效应和显性效应。从总遗传率大小来看(表 5), 分枝数和分枝夹角的总遗传率较大, 早期选择是有效的。从遗传率的组成及大小来看, 株高和分枝夹角主要受主基因控制, 对其可采用单交重组的方法转移主基因。分枝数和主茎节数大部分世代主要受多基因控制, 对其可采用聚合回交的方法积累增效多基因。另外, 环境对株型性状的影响不能忽视, 各株型性状在 3 个分离世代的总遗传

率介于8%~67%,表明各性状的表现还有很大一部分是受环境因素的影响。梅丽等<sup>[7]</sup>对绿豆株高、主茎节数和分枝数等性状在北京和广西环境条件下分别检测到的QTL数量为4和4个、1和2个、2和7个,在不同环境下没有检测到共同的QTL。在实际生产及育种工作中,绿豆这种特色杂粮作物由于其自身优势往往被广泛种植在干旱盐碱等瘠薄地块,与科研育种单位试验地环境有很大差别,因此在今后的绿豆株型育种工作中,应在绿豆主产区(县、市)建立育种基地,将分离世代材料在主产区环境下种植、选择,这样开展绿豆株型育种工作更为有利。

## 4 结 论

绿豆品种‘吉绿10号’株高、分枝数和分枝夹角均受2对加性-显性-上位性主基因+加性-显性多基因控制(E-1模型),控制株高的2对主基因显性度接近于0,控制分枝数的2对主基因表现为负向超显性,控制分枝夹角的2对主基因表现为部分显性,且均表现明显的基因互作。主茎节数受1对加性-显性主基因+加性-显性-上位性多基因控制(D-0模型),加性及显性效应均较小。总遗传率在3个分离世代中表现为中等或偏下,且4个性状主基因、多基因在总遗传率中的比重有差异,在绿豆株型育种中要综合考虑主基因、多基因和环境因素的影响。

## 参考文献 References

[1] 王丽侠,程须珍,王素华. 绿豆种质资源、育种及遗传研究进展[J]. 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) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(5): 1519-1527 (in Chinese)

[2] 程须珍,王素华,王丽侠. 绿豆种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京:中国农业出版社,2006  
Cheng X Z, Wang S H, Wang L X. *Descriptor and Data Standard for Mungbean [Vigna radiata (L) Wilczek]* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006 (in Chinese)

[3] 刘峰,李建波. 绿豆主要农艺性状的遗传参数分析[J]. 作物杂志,2010(2):81-83  
Liu F, Li J B. Genetic parameters analysis of main agronomic traits in mungbean[J]. *Crops*, 2010(2): 81-83 (in Chinese)

[4] 郭中校,徐宁,王明海,包淑英,王桂芳,张连学. 吉林省绿豆品

种形态性状分析[J]. 作物杂志,2012(4):102-106  
Guo Z X, Xu N, Wang M H, Bao S Y, Wang G F, Zhang L X. Morphological traits of mungbean varieties released in Jilin Province[J]. *Crops*, 2012(4): 102-106 (in Chinese)

[5] 徐宁,王明海,包淑英,王桂芳,郭中校. 吉林省近年来绿豆品种遗传改良过程中主要农艺性状的变化[J]. 作物杂志,2013(4):43-47  
Xu N, Wang M H, Bao S Y, Wang G F, Guo Z X. Changes of main agronomic traits during genetic improvement of mungbean (*Vigna radiata*) varieties released from 1986 to 2011 in Jilin Province[J]. *Crops*, 2013(4): 43-47 (in Chinese)

[6] 刘长友,范保杰,曹志敏,王彦,张志肖,苏秋竹,王素华,田静. 利用混合线性模型分析绿豆主要农艺性状的遗传及相关性[J]. 作物学报,2012,38(4):624-631  
Liu C Y, Fan B J, Cao Z M, Wang Y, Zhang Z X, Su Q Z, Wang S H, Tian J. Inheritance and correlation analysis of main agronomic traits in mungbean (*Vigna radiata* L) by mixed linear models[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(4): 624-631 (in Chinese)

[7] 梅丽,程须珍,王素华,王丽侠,蔡庆生,刘春吉,徐宁,刘长友,孙蕾. 绿豆产量相关农艺性状的QTL定位[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(6):948-956  
Mei L, Cheng X Z, Wang S H, Wang L X, Cai Q S, Liu C J, Xu N, Liu C Y, Sun L. QTL mapping of yield-associated agronomic traits in mungbean[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12(6): 948-956 (in Chinese)

[8] 盖钧镒,章元明,王建康. QTL混合遗传模型扩展至2对主基因+多基因时的多世代联合分析[J]. 作物学报,2000,26(4):385-391  
Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. A joint analysis of multiple generations for QTL models extended to mixed two major genes plus polygene[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(4): 385-391 (in Chinese)

[9] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京:科学出版社,2003  
Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. *Genetic System of Quantitative Traits in Plants* [M]. Beijing: Science Press, 2003 (in Chinese)

[10] 汪文祥,胡琼,梅德圣,李云昌,周日金,王会,成洪涛,付丽,刘佳. 甘蓝型油菜分枝角度主基因+多基因混合遗传模型及遗传效应[J]. 作物学报,2016,42(8):1103-1111  
Wang W X, Hu Q, Mei D S, Li Y C, Zhou R J, Wang H, Cheng H T, Fu L, Liu J. Genetic effects of branch angle using mixture model of major gene plus polygene in *Brassica napus* L [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(8): 1103-1111 (in Chinese)

- [11] 周清元, 李军庆, 崔翠, 卜海东, 阴涛, 颜银华, 李加纳, 张正圣. 油菜半矮秆新品系 10D130 株型性状的遗传分析[J]. 作物学报, 2013, 39(2): 207-215  
Zhou Q Y, Li J Q, Cui C, Bu H D, Yin T, Yan Y H, Li J N, Zhang Z S. Genetic analysis of plant type in semi-dwarf new line (10D130) of rapeseed[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(2): 207-215 (in Chinese)
- [12] 冯辉, 王五宏, 徐娜, 鲁博, 张婷, 陈红波. 串番茄主要株型性状的遗传研究[J]. 中国农业科学, 2008, 41(12): 4134-4139  
Feng H, Wang W H, Xu N, Lu B, Zhang T, Chen H B. Inheritance of several plant type characters in truss tomato[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(12): 4134-4139 (in Chinese)
- [13] 周清元, 崔翠, 阴涛, 陈东亮, 张正圣, 李加纳. 甘蓝型油菜角果长度的主基因+多基因混合遗传模型[J]. 作物学报, 2014, 40(8): 1493-1500  
Zhou Q Y, Cui C, Yin T, Chen D L, Zhang Z S, Li J N. Genetic analysis of silique length using mixture model of major gene plus polygene in *Brassica napus* L [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(8): 1493-1500 (in Chinese)
- [14] 林婷婷, 王建军, 王立, 陈暄, 侯喜林, 李英. 不结球白菜维生素 C 含量主基因+多基因遗传分析[J]. 作物学报, 2014, 40(10): 1733-1739  
Lin T T, Wang J J, Wang L, Chen X, Hou X L, Li Y. Major gene plus polygene inheritance of vitamin C content in non-heading Chinese cabbage[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(10): 1733-1739 (in Chinese)
- [15] Zheng W J, Liu Z H, Zhao J M, Chen W F. Genetic analysis of stripe disease resistance in rice restorer line c224 using major gene plus polygene mixed effect model[J]. *Rice Science*, 2012, 19: 202-206
- [16] 唐启义. DPS 数据处理系统: 实验设计、统计分析及数据挖掘 [M]. 第 2 版. 北京: 科学出版社, 2010  
Tang Q Y. *Data Processing System: Experimental Design, Statistical Analysis and Data Mining* [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2010 (in Chinese)
- [17] 曹锡文, 刘兵, 章元明. 植物数量性状分离分析 Windows 软件包 SEA 的研制[J]. 南京农业大学学报, 2013, 36(6): 1-6  
Cao X W, Liu B, Zhang Y M. SEA: A software package of segregation analysis of quantitative traits in plants[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2013, 36(6): 1-6 (in Chinese)
- [18] 李成奇, 王清连, 董娜, 付远志, 张金宝, 连晓东. 陆地棉品种百棉 1 号主要株型性状的遗传研究[J]. 棉花学报, 2010, 22(5): 415-421  
Li C Q, Wang Q L, Dong N, Fu Y Z, Zhang J B, Lian X D. Quantitative inheritance for main plant architecture traits of upland cotton variety Baimian 1 [J]. *Cotton Science*, 2010, 22(5): 415-421 (in Chinese)
- [19] 金岩, 吕艳艳, 付三雄, 戚存扣. 甘蓝型油菜苗期耐淹性状主基因+多基因遗传分析[J]. 作物学报, 2014, 40(11): 1964-1972  
Jin Y, Lv Y Y, Fu S X, Qi C K. Inheritance of major gene plus polygene of water-logging tolerance in *Brassica napus* L [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(11): 1964-1972 (in Chinese)
- [20] 丛野, 程勇, 邹崇顺, 张学昆, 王汉中. 甘蓝型油菜发芽种子耐湿性的主基因+多基因遗传分析[J]. 作物学报, 2009, 35(8): 1462-1467  
Cong Y, Cheng Y, Zou C S, Zhang X K, Wang H Z. Genetic analysis of waterlogging tolerance for germinated seeds of rapeseed (*Brassica napus* L) with mixed model of major gene plus polygene[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(8): 1462-1467 (in Chinese)
- [21] 顾慧, 戚存扣. 甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L) 抗倒性的主基因+多基因遗传分析[J]. 作物学报, 2008, 34(3): 376-381  
Gu H, Qi C K. Genetic analysis of lodging resistance with mixed model of major gene plus polygene in *Brassica napus* L [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(3): 376-381 (in Chinese)
- [22] 张启武, 江建华, 姚瑾, 洪德林. 籼稻与粳稻恢复系 C 堡籽粒灌浆速率的特征及遗传分析[J]. 作物学报, 2009, 35(7): 1229-1235  
Zhang Q W, Jiang J H, Yao J, Hong D L. Characterization and genetic analysis of grain filling rate of Ludao and restorer line C-bao in Japonica rice (*Oryza sativa* L) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(7): 1229-1235 (in Chinese)
- [23] 李余生, 朱镇, 张亚东, 赵凌, 王才林. 水稻稻曲病抗性的主基因+多基因混合遗传模型分析[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1728-1733  
Li Y S, Zhu Z, Zhang Y D, Zhao L, Wang C L. Genetic analysis of rice false smut resistance using major gene plus polygene mixed genetic model [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(10): 1728-1733 (in Chinese)
- [24] 卞云龙, 顾啸, 孙东雷, 王益军, 印志同, 王艳秋, 邓德祥. 玉米茎秆糖含量的遗传模式分析[J]. 作物学报, 2013, 39(2): 249-257  
Bian Y L, Gu X, Sun D L, Wang Y J, Yin Z T, Wang Y Q, Deng D X. Inheritance analysis of stalk sugar content in maize [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(2): 249-257 (in Chinese)

- [25] Kearsey J, Farquhar L. QTL analysis in plants: Where are we now? [J]. *Heredity*, 1998, 80(2): 137-142
- [26] 王春娥, 盖钧镒, 傅三雄, 喻德跃, 陈受宜. 大豆豆腐和豆乳得率的遗传分析与 QTL 定位[J]. 中国农业科学, 2008, 41(5): 1274-1282  
Wang C E, Gai J Y, Fu S X, Yu D Y, Chen S Y. Inheritance and QTL mapping of tofu and soymilk output in soybean [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(5): 1274-1282 (in Chinese)
- [27] 梁慧珍, 余永亮, 杨红旗, 张海洋, 董薇, 崔暉文, 巩鹏涛, 方宣钧. 幼苗期大豆根系性状的遗传分析与 QTL 检测[J]. 中国农业科学, 2014, 47(9): 1681-1691  
Liang H Z, Yu Y L, Yang H Q, Zhang H Y, Dong W, Cui W W, Gong P T, Fang X J. Genetic and QTL analysis of root traits at seedling stage in soybean [*Glycine max* L Merr] [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(9): 1681-1691 (in Chinese)
- [28] 梁慧珍, 余永亮, 杨红旗, 许兰杰, 董薇, 牛永光, 张海洋, 刘学义, 方宣钧. 大豆异黄酮及其组分含量的遗传分析与 QTL 检测[J]. 作物学报, 2015, 41(9): 1372-1383  
Liang H Z, Yu Y L, Yang H Q, Xu L J, Dong W, Niu Y G, Zhang H Y, Liu X Y, Fang X J. Genetic analysis and QTL mapping of isoflavone contents and its components in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(9): 1372-1383 (in Chinese)
- [29] 张旷野, 孙铭泽, 闫伟, 宋茂兴, 瞿会, 吕香玲, 李凤海, 王宏伟, 钟雪梅, 朱敏. 玉米穗上叶叶夹角的遗传分析[J]. 作物杂志, 2015(6): 27-32  
Zhang K Y, Sun M Z, Yan W, Song M X, Qu H, Lv X L, Li F H, Wang H W, Zhong X M, Zhu M. Quantitative genetic analysis of leaf angle for leaves above the ear in maize [J]. *Crops*, 2015(6): 27-32 (in Chinese)
- [30] Chen Q, Zeng M H, Jiang F, Huang C W, Wang X M, Liu P F. Analysis on genetic characteristics of leaf angle in waxy corn [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2015, 16(6): 1147-1150
- [31] 马秀芳, 郝宪彬, 沈枫, 华泽田. 北方杂交粳稻株型遗传分析[J]. 中国农业科学, 2008, 41(9): 2563-2572  
Ma X F, Hao X B, Shen F, Hua Z T. Genetic analysis on plant-type of northern Japonica hybrid rice [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(9): 2563-2572 (in Chinese)
- [32] Liu J, Wang W, Mei D, Wang H, Fu L, Liu D, Li Y, Hu Q. Characterising variation of branch angle and genome-wide association mapping in rapeseed (*Brassica napus* L) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 21

责任编辑: 吕晓梅