DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00821

大豆产量和产量构成因子及倒伏性的 QTL 分析

周 蓉^{1,2} 陈海峰² 王贤智² 张晓娟² 单志慧² 吴学军² 蔡淑平²
邱德珍² 周新安^{2,*} 吴江生¹

¹ 华中农业大学植物科学技术学院, 湖北武汉 430070; ² 中国农业科学院油料作物研究所, 湖北武汉 430062

摘 要: 随机选取中豆 29×中豆 32 重组自交系群体中 165 个家系作为 2 年田间试验材料, 分析大豆单株产量、产量构成因子及倒伏性的相关性和遗传效应, 并检测各性状 QTL。结果表明, 38 个与产量、产量构成因子及倒伏性状有关的 QTL 主要集中在 C2、F 和 I 连锁群。表型相关分析结果与 QTL 定位结果一致。在 F 连锁群上, 2 年均检测到倒伏 QTL *qLD-15-1*, 解释的表型变异超过 20%, 与百粒重和分枝英数 QTL 分别位于相同和相邻标记区间, 表明产量相关性状与倒伏性存在一定的关联。在 I 连锁群上, 每荚粒数 QTL 和二、三、四粒英数 QTL 不仅位于同一位置, 解释的表型变异为 32%~65%, 并且 2 个年份均重复出现。每荚粒数和四粒英数 QTL 与二、三粒英数 QTL 的增效基因分别来自不同的亲本。这 4 个粒英性状 QTL 的共位性与表型相关分析结果一致, 证实每荚粒数和四粒英数与二、三粒英数分别由不同的机制调控。

关键词: 大豆; 产量; 产量构成因子; 粒英性状; 倒伏; QTL 定位

QTL Analysis of Yield, Yield Components, and Lodging in Soybean

ZHOU Rong^{1,2}, CHEN Hai-Feng², WANG Xian-Zhi², ZHANG Xiao-Juan², SHAN Zhi-Hui², WU Xue-Jun², CAI Shu-Ping², QIU De-Zhen², ZHOU Xin-An^{2,*}, and WU Jiang-Sheng¹

¹ College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; ² Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Wuhan 430062, China

Abstract: To date, more than 80 QTLs for yield have been mapped on 18 linkage groups of soybean (*Glycine max* L. Merr.) using over 20 segregation populations. However, only QTLs that expressed stably in different populations and environments are of great value for soybean breeding. Except for QTLs associated with seed weight, there are few reports on QTLs for other yield-related traits. The objectives of this study were to detect yield-related QTLs in soybean and to compare linkage groups obtained from different mapping populations. A total of 165 recombinant inbred lines (RILs) derived from a cross between Zhongdou 29 and Zhongdou 32 were used to analyze the relationships of yield per plant, yield components, and lodging percentage as well as their genetic effects, and to map the QTLs in 2006–2007. Thirty-eight QTLs for yield, seed and pod traits, and lodging related traits were detected using composite interval mapping (CIM) method. Most of the QTLs were located on C2, F, and I linkage groups. QTL *qLD-15-1* for lodging percentage on F linkage group was detected in both years, which explained more than 20% of the phenotypic variation. This QTL had the same or adjacent marker intervals to QTLs for 100-seed weight and pod number on branch, showing correlation between yield-related traits and lodging. On I linkage group, the QTLs for seeds per pod, two-seed pods, three-seed pods, and four-seed pods were detected on the same position across years and explained 32–65% of the phenotypic variation. The positive alleles at loci of seeds per pod, four-seed pods, two-seed –pods, and three-seed pods were from different parents. The four QTLs for seed and pod traits mapped on the same position, which was consistent with the correlation analysis result of phenotypic traits. This suggests that the regulatory mechanisms of the four traits for seed and pod are different.

Keywords: Soybean; Yield; Yield components; Seed and pod traits; Lodging; QTL analysis

大豆产量是育种家致力于品种改良的重要农艺性状, 也是复杂的数量性状。大豆产量与许多性状有关, 如百粒重、单株英数、每荚粒数等产量构成因子以及倒伏性等, 这些性状均属多基因控制的

本研究由国家自然科学基金项目(30871554 和 30671313), 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA1000104), 国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD01A04-3), 转基因生物新品种培育重大专项(2008ZX08004-005)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 周新安, E-mail: xazhou@public.wh.hb.cn

第一作者联系方式: E-mail: zhourong@oilcrops.cn

Received(收稿日期): 2008-08-28; Accepted(接受日期): 2009-02-17.

数量性状,易受环境影响,因此仅以表型选择其准确性不高。随着分子标记技术的发展,确定产量性状的重要基因位点,发展大豆分子标记辅助选择技术对于大豆高产育种具有重要意义。据 SoyBase 资料和相关文献^[1-15]报道,目前国内外已在 20 多个分离群体检测出 80 多个与大豆产量有关的 QTL,分布于 18 个连锁群,主要集中在 C2、M、K、G 等连锁群,有 10 个连锁群仅检测到 2~3 个 QTL。有些群体检测的产量 QTL 处于相同或相邻位置,表明所检测的 QTL 得到相互佐证,但各个位点解释的表型变异值差异较大,如 Orf 等^[2]、Specht 等^[4]和 Zhang 等^[9]分别以不同的群体在 M 连锁群 Satt150 标记附近均检测出 1 个产量 QTL,解释的表型变异分别为 19%、37.6%和 9.8%。只有在不同群体中检测出稳定的 QTL,才可能对作物育种具有实用价值。因此有关大豆产量 QTL 定位还有待于更多的群体作进一步研究证实。改良大豆产量构成因子可达到提高大豆产量的目的,但是除了大豆粒重(百粒重或单粒重)的 QTL 研究报道^[1,2,6,9,16-21]较多外,其他有关研究报道较少。由于我国南方大豆每荚粒数偏低是影响产量的主要构成因子^[22],因此研究每荚粒数等性状对于提高品种产量潜力有着重要作用。大豆植株倒伏会引起一定程度的产量损失和品质下降,虽然已有许多关于大豆倒伏 QTL 的研究^[1,2,4,6,9-11,13-15,19],但是倒伏性状与产量构成因子是否存在关联也少见报道。本文研究单株产量和产量构成因子及植株倒伏的关系,并进行 QTL 检测和遗传效应分析,以期探讨品种改良途径和标记辅助选择提供基础和依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

重组自交系(RIL)群体 soy01 来自中豆 29 和中豆 32 杂交组合,2 个亲本均属多粒型品种,其单株产量和部分产量相关性状以及抗倒伏性差异较大。RIL 以单粒传法培育而成,包括 406 个家系,从 soy01 群体中随机抽取 165 个 F₁₀ 家系作为研究材料。

1.2 田间试验和性状调查

于 2006 年 4 月 3 日和 2007 年 4 月 4 日在中国农业科学院油料作物研究所试验农场种植 RIL 群体及其亲本,行长 3.5 m,2 次重复,随机区组设计,田间管理同一般大田生产。收获时每家系随机并连续取样 5 株进行室内考种,调查百粒重、单株粒重、单株荚数、单株粒数、主茎荚数、分枝荚数、一粒

荚数、二粒荚数、三粒荚数和四粒荚数等。均以 2 次重复平均值作为各性状的观测值。

参照邱丽娟等^[23]的方法调查倒伏性,在成熟期观察并记录小区倒伏植株(主茎与地面倾斜角度小于 30°)占该小区全部植株的比率。以 2 次重复平均值作为观测值。田间倒伏分级标准以小区植株无倒伏为 1 级倒伏性,0 < 倒伏植株比率 25%为 2 级(轻倒),25% < 倒伏植株比率 50%为 3 级(中倒),50% < 倒伏植株比率 75%为 4 级(重倒),倒伏植株比率 > 75%为 5 级(严重倒伏)。

1.3 统计分析

利用 SPSS 程序对两年试验数据进行联合方差分析^[24],按照马育华^[25]方法估算各性状遗传参数, $\sigma^2_G = (\sigma^2_g - \sigma^2_{gy}) / ry$, $\sigma^2_P = [\sigma^2_G + (\sigma^2_{GE} / y) + (\sigma^2_e / ry)]$,其中 $\sigma^2_{GE} = \sigma^2_{gy} / r$,遗传率 $h^2 = \sigma^2_G / \sigma^2_P$ 。这里 σ^2_g 为家系方差, σ^2_{gy} 为家系与年份互作方差, σ^2_e 为误差方差, y 为年份数, r 为试验的重复次数。

1.4 标记分析

苗期在每一家系内随机选取等量(5~10 株)新鲜叶片,以 SDS 方法提取家系及亲本总 DNA。参照 Song 等^[26]公共图谱选择座位分布均匀的 SSR 引物,按照 SoyBase (<http://soybase.org/resources/ssr.php>)提供的 SSR 序列,由北京三博志远生物公司合成引物 322 对。PCR 体系和扩增条件均按照 SoyBase 网址所提供的方法操作。

1.5 连锁作图和 QTL 分析

运用 Joinmap 3.0 软件进行连锁图谱的构建。以 $LOD > 3.0$ 进行标记间连锁分组。Joinmap 参数设置为: Rec = 0.40, LOD = 2.0, Jump = 5,用以决定多态性标记在连锁群中的顺序。采用 Kosambi 函数将重组率转换成图距单位(cM)。利用 Windows QTL Cartographer Version 2.5 软件对数据进行分析,采用复合区间作图法(CIM)进行 QTL 定位。以排列测验法确定每个性状 LOD 的阈值,重复抽样 1 000 次,显著水平定为 0.05。QTL 置信区间为 LOD 峰值两侧降低 1 个 LOD 值时所对应的区间。采用 McCouch 等^[27]的方法命名 QTL。

2 结果与分析

2.1 不同性状在 RIL 群体中的变异及相关性分析

RIL 群体的单株产量和产量相关性状以及倒伏性的变异幅度较大,表现超亲分离(表 1)。对亲本进行 t 测验表明,双亲间除了百粒重、单株粒数、主茎

英数、一粒英数和二粒英数外, 其他性状均表现极显著差异。RIL 群体各性状的遗传参数估算显示, 三粒英数和四粒英数的遗传率较高(> 80%), 二粒英数、每英粒数、百粒重和倒伏株率(70%左右), 单株粒重、单株英数、单株粒数、主茎英数、分枝英数和一粒英数的遗传率较低(< 60%); 这些遗传率较低的性状大都表现基因型 $\times$ 环境互作效应大于基因型效应; 四粒英数、二粒英数、倒伏株率及一粒英数的遗传变异系数较高(37.25%~76.28%)。联合方差分析(表 2)表明, 除主茎英数和四粒英数等性状家系间差异极显著而年份间差异不显著外, 其他性状均表现家系间和年份间极显著差异; 百粒重、单株粒重、单株英数、单株粒数、每英粒数、主茎英数、二粒英数、三粒英数和四粒英数等性状的年份 $\times$ 家系互作方差达显著或极显著水平。

相关分析(表 3)显示, 倒伏与百粒重、单株粒重、单株英数和单株粒数等均表现显著负相关, 表明受植株倒伏影响而减少产量和粒重。将单株英数分解为主茎英数和分枝英数来看, 倒伏与主茎英数为显著负相关, 与分枝英数为显著正相关, 说明分枝和分枝英数过多会加重倒伏。由于 RIL 群体由多粒型亲本杂交衍生而来, 因此试验对不同粒英性状与产量性状的关系也进行了分析, 结果表明, 群体中一、二、三粒英数与每英粒数为显著负相关, 四粒英数与每英粒数为显著正相关; 相反, 一、二、三粒英数与单株英数为显著正相关, 四粒英数与单株英数为负相关, 其原因在于四粒英数与百粒重存在显著负相关。这些与前人有关粒英性状研究结果^[28]基本一致。

2.2 连锁图谱的构建

以合成的 322 对 SSR 引物进行扩增, 其中 128 个标记在亲本之间存在多态性。通过绘制连锁图谱, 得到一张包括 28 个连锁群的分子遗传图谱(图 1), 图谱上的 SSR 标记数为 112 个, 有 16 个 SSR 标记未能整合到连锁群上。与公共图谱比较, 28 个连锁群与其群一致, 有 8 个连锁群分为 2 或 4 个片段, 但是缺少与公共图谱中 A1 和 D2 连锁群相对应的连锁群。参照盖钧镒等^[29]的方法对定位群体进行均等性检验和对称性检验, 结果表明, 均等性检验的 $\chi^2_c=0.12$, 小于 $\chi^2_{0.05}$ (3.84), 说明群体内亲本中豆 29 的标记频率与中豆 32 的标记频率差异不显著, 符合 1:1 的理论比例, 群体的均等性良好。对称性检验结果表明, $\chi^2_c=3.51$, 小于 $\chi^2_{0.05}$ (3.84), 家系符合 1:1 的比例, 群体基本符合对称性的要求。

2.3 QTL 定位及效应分析

表 4 表明, 控制大豆产量及其相关 12 个性状的 QTL 定位于 8 个连锁群中, 并主要集中于 C2、F 和 I 连锁群。

2.3.1 产量和产量构成因子 QTL 分析 两年试验共检测出 14 个与单株产量和产量构成因子(单株英数、百粒重、每英粒数)有关的 QTL, 其中在 C2 连锁群上检测出 2 个单株粒重 QTL, 在 C2 和 I 连锁群上检测出 3 个单株英数 QTL, 在 A2、C2、E、F 和 I 连锁群上检测出 6 个百粒重 QTL。除 3 个百粒重 QTL、1 个单株粒重 QTL 和 1 个单株英数 QTL 可解释的表型变异超过 10%外, 其他 QTL 的效应值均低于 10%; 此外, 这些 QTL 均未能在两年重复检测出。3 个每英粒数 QTL 中, 1 个位于 F 连锁群, 另 2 个位于 I 连锁群 Sat_268~Sat671 标记区间, 两年重复出现, 标记位置相同, 置信区间重叠, 增效基因均来自母本中豆 29, 可解释表型变异 51.2%和 55.9%, 认为是每英粒数主效 QTL。

2.3.2 粒英性状 QTL 分析 两年试验共检测出 18 个与大豆单株粒数、主茎英数、分枝英数以及一、二、三、四粒英数有关的 QTL, 分布于 A2、C2、F、G 和 I 连锁群。其中在 C2 连锁群上检测出 3 个主茎英数 QTL, 在 C2 和 I 连锁群上检测出 3 个单株粒数 QTL, 在 F 连锁群还检测出 1 个分枝英数 QTL, 这些 QTL 的贡献率均低于 10%, 并未能在两年重复检测出。在 I 连锁群检测到 6 个粒英性状 QTL, 包括 2 个二粒英数 QTL、2 个三粒英数 QTL 和 2 个四粒英数 QTL, 均位于 Sat_268~Sat671 标记区间。三粒英数 QTL *qThP-19-1* 和四粒英数 QTL *qFP-19-1* 均在 2 年重复出现, 并位置相同, 置信区间重叠; 三粒英数 QTL 增效基因来自父本中豆 32, 解释的表型变异在 40%以上, 而四粒英数 QTL 的增效基因来自母本中豆 29, 解释的表型变异达 60%以上, 因此均可视为粒英性状主效 QTL。另外, 两年均在同一标记区间检测出二粒英数 QTL *qTP-19-1* 和 *qTP-19-2*, 只是位置有所差异, 即 *qTP-19-1* 距离 Sat_268 标记 0.0 cM, 而 *qTP-19-2* 距离 Sat_268 标记 2.0 cM, 置信区间重合, 增效基因均来自中豆 32, 贡献率均在 30%以上, 认为是同一 QTL。

2.3.3 倒伏 QTL 及其与产量性状的关系 两年共检测到 6 个与倒伏有关的 QTL, 分布于 C1、F 和 L 连锁群上, 与前期研究结果^[30]一致。除 C1 和 L 连锁群的 QTL 贡献率小于 10%外, F 连锁群上 4 个 QTL

表 1 大豆 RIL 群体和亲本的产量构成因子及倒伏性的表现和遗传参数估值

Table 1 Yield and its components and lodging percentage of soybean RILs and their parents, and estimates of genetic parameters

性状 Trait	RIL 群体 RIL population				亲本 Parents			遗传参数 Genetic parameter			
	平均值 Mean	变异范围 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	中豆 29 Zhongdou 29	中豆 32 Zhongdou 32	<i>t</i> 值 <i>t</i> -value	σ^2_G	σ^2_{GE}	<i>GCV</i> (%)	h^2 (%)
百粒重 100-seed weight (g)	16.94	12.71–23.07	0.229	0.105	16.89	17.91	2.10	1.57	0.53	7.40	76.96
单株粒重 Seed weight per plant (g)	13.99	3.92–27.85	0.227	0.344	9.28	19.33	5.62**	3.69	4.14	13.73	52.64
单株荚数 Pods per plant	36.26	16.00–61.00	0.235	0.151	23.25	42.35	3.14**	12.12	19.30	9.60	45.60
单株粒数 Seeds per plant	105.28	44.00–175.40	0.165	0.010	74.40	116.35	2.26	107.51	188.79	9.85	43.71
每荚粒数 Seeds per pod	2.90	2.05–3.66	0.335	−0.436	3.20	2.78	3.88**	0.05	0.02	7.71	71.43
主茎荚数 Pods on main stem	20.33	3.00–37.40	−0.033	0.982	18.10	23.35	1.56	5.36	7.21	11.39	49.04
分枝荚数 Pods on branch	15.93	3.20–39.40	0.440	0.130	5.15	19.00	4.29**	9.13	1.85	18.97	58.04
一粒荚数 Number of one-seed-pods	0.93	0.00–5.60	1.526	3.044	0.80	0.45	1.03	0.12	0.02	37.25	48.00
二粒荚数 Number of two-seed-pods	5.98	0.00–19.40	0.734	0.545	2.45	6.90	2.02	5.75	0.83	40.10	76.77
三粒荚数 Number of three-seed-pods	20.50	2.60–42.80	0.343	−0.387	9.30	29.30	4.56**	30.07	2.35	26.75	84.28
四粒荚数 Number of four-seed-pods	7.69	0.00–36.40	0.997	0.228	10.20	3.55	7.97**	34.41	2.17	76.28	92.25
倒伏株率 Lodging percentage (%)	51.69	0.00–100.00	0.153	−1.552	16.98	71.64	5.49**	428.45	30.18	40.04	68.58

*和**分别表示 0.05 和 0.01 显著水平。 σ^2_G : 遗传方差； σ^2_{GE} : 基因型与环境互作方差；*GCV*: 遗传变异系数； h^2 : 遗传率。*and **: significantly different at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively. σ^2_G : genetic variance; σ^2_{GE} : genotype by environment variance; *GCV*: genetic coefficient of variation; h^2 : heritability.

表 2 大豆 RIL 群体产量性状及倒伏性 2 年数据的联合方差分析

Table 2 Variance analysis for yield traits and lodging of soybean RIL population in two years

变异来源 Source	<i>df</i>	百粒重 100-seed weight		单株粒重 Seed weight per plant		单株荚数 Pods per plant		单株粒数 Seeds per plant		每荚粒数 Seeds per pod		主茎荚数 Pods on main stem	
		<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
家系间 Line	164	8.14	4.33**	28.02	2.11**	106.32	1.84**	983.84	1.78**	0.24	5.06**	43.69	1.96**
年份间 Year	1	163.35	86.89**	155.40	11.72**	1427.66	24.68**	7148.84	12.91**	0.22	4.62*	34.73	1.56
年份×家系 Year×line	164	1.88	2.26**	13.26	2.67**	57.85	3.01**	553.80	3.14**	0.05	2.61**	22.28	2.83**
区组间 Block	2	0.50	0.60	8.61	1.73	68.14	3.54*	454.02	2.58	0.004	0.20	50.98	6.48**
误差 Error	328	0.83		4.98		19.25		176.23		0.02		7.87	

变异来源 Source	<i>df</i>	分枝荚数 Pods per branch		一粒荚数 Number of one-seed-pods		二粒荚数 Number of two-seed-pods		三粒荚数 Number of three-seed-pods		四粒荚数 Number of four-seed-pods		倒伏率 Lodging percentage	
		<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>
家系间 Line	164	59.21	2.61**	0.98	1.92**	28.29	5.36**	142.70	6.36**	149.21	12.89**	2500.89	3.18**
年份间 Year	1	1017.05	44.82**	132.30	259.41**	437.45	82.85**	96.75	4.31**	1.09	0.09	48259.28	61.31**
年份×家系 Year×line	164	22.69	1.19	0.51	1.09	5.28	1.45**	22.44	1.26*	11.57	1.59**	787.09	1.08
区组间 Block	2	32.31	1.70	0.39	0.83	4.91	1.35	116.53	6.56**	3.54	0.49	10820.54	14.89**
误差 Error	328	19.00		0.47		3.63		17.75		7.24		726.73	

*和**分别表示 0.05 和 0.01 显著水平。* and **: significantly different at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 3 大豆 RIL 群体产量性状与倒伏性的相关系数
Table 3 Correlation coefficients between yield traits and lodging percentage in RILs population

性状 Trait	百粒重 100-seed weight	单株粒重 Seed weight per plant	单株荚数 Pods per plant	单株粒数 Seeds per plant	每荚粒数 Seeds per pod	主茎荚数 Pods on main stem	分枝荚数 Pods on branch	一粒荚数 Number of one-seed-pods	二粒荚数 Number of two-seed-pods	三粒荚数 Number of three-seed-pods	四粒荚数 Number of four-seed-pods
单株粒重 Seed weight per plant	0.423**										
单株荚数 Pods per plant	-0.051	0.636**									
单株粒数 Seeds per plant	-0.015	0.623**	0.840**								
每荚粒数 Seeds per pod	-0.187*	0.035	-0.134	0.402**							
主茎荚数 Pods on main stem	0.021	0.462**	0.686**	0.648**	0.049						
分枝荚数 Pods on branch	-0.088	1.459**	0.744**	0.565**	-0.220**	0.036					
一粒荚数 Number of one-seed-pods	0.125	0.106	0.194*	-0.070	-0.439**	0.157*	0.119				
二粒荚数 Number of two-seed-pods	0.154*	0.219**	0.512**	0.011	-0.795**	0.316**	0.410**	0.490**			
三粒荚数 Number of three-seed-pods	0.149	0.395**	0.681**	0.260**	-0.647**	0.356**	0.622**	0.155*	0.715**		
四粒荚数 Number of four-seed pods	-0.243**	0.063	-0.078	0.452**	0.924**	0.078	-0.178*	-0.288**	-0.753**	-0.726**	
倒伏率 Lodging percentage	-0.268**	-0.234**	-0.190*	-0.219**	-0.010	-0.289**	0.303**	-0.110	-0.081	-0.037	0.076

*和**分别表示 0.05 和 0.01 显著水平。* and **: significantly different at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

图 1 大豆 SSR 分子标记框架图谱

Fig. 1 A linkage map of soybean constructed by SSR markers

括号内为对应的公共图谱连锁群编号; 箭头所示位置为 2 年重复检测到的 QTL。

Symbols in parentheses are the codes for linkage groups. Arrows denote the linkage location of steady putative QTLs.

效应值较高, 解释的倒伏表型变异为 15.7%~50.1%, 增效基因均来源于父本中豆 32。两年试验均在 F 连锁群的同一位置检测出倒伏 QTL *qLD-15-1*, 置信区间重合, 可解释的倒伏表型变异最高, 认为是控制倒伏的主效 QTL。

在 F 连锁群不仅测出 4 个与倒伏有关的 QTL, 而且还检测出百粒重、每荚粒数等产量构成因子 QTL, 以及二、四粒荚数 QTL 和分枝荚数 QTL 等。

倒伏 QTL *qLD-15-1* 与百粒重 QTL *qSW-15-1* 相距约 6 cM, 与分枝荚数 QTL *qPNB-15-1* 相距约 17 cM, 与每荚粒数 QTL *qNSP-14-1*、四粒荚数 QTL *qFP-14-1*、二粒荚数 QTL *qTP-14-1* 和 *qTP-14-2* 等相距约 50~55 cM。此外, 倒伏 QTL *qLD-15-3* 和 *qLD-15-2* 分别与百粒重 QTL *qSW-15-1* 相距约 8 cM 和 21 cM, 分别与分枝荚数 QTL *qPNB-15-1* 相距约 31 cM 和 46 cM。这些结果表明, 控制倒伏性的 QTL

位点与控制百粒重或其他产量相关性状的 QTL 位点处于同一区域或相邻区域, 相对来说倒伏 QTL 与百粒重 QTL 和分枝荚数 QTL 的距离较近, 与其他有关性状 QTL 的距离较远, 这同表型相关分析结果基本一致(表 3), 说明这些产量相关性状与倒伏性存在一定的关联。

2.3.4 相关性状 QTL 的共位性 在 C2、F 和 I 连锁群上部分性状 QTL 存在共位性。如在 C2 连锁群, 单株粒重 QTL *qSWP-7-1* 和单株粒数 QTL *qSNP-7-1* 于相同位点, 距离 Satt281 标记 6.8 cM; 百粒重 QTL *qSW-8-1*、单株荚数 QTL *qPNP-8-1* 和主茎荚数 QTL *qPNMS-8-1* 于相同位置, 距离 Satt277 标记 0.0 cM; 另一个单株荚数 QTL *qPNP-8-2* 和主茎荚数 QTL *qPNMS-8-2* 也于同一位置, 距离 Satt557 标记 3.9 cM。在 I 连锁群, 除单株粒数 QTL *qSNP-19-1* 和百粒重 QTL *qSW-19-1* 于相同位置外, 值得注意的是, 三粒荚数 QTL *qThP-19-1*、四粒荚数 QTL *qFP-19-1*、每荚粒数 QTL *qNSP-19-1* 及二粒荚数 QTL *qTP-19-2* 不仅于同一位置, 并且在 2 个年份环境均重复出现, 反映粒荚性状具有较好的稳定性; 另外, 四粒荚数和每荚粒数 QTL 的增效基因都来自中豆 29, 解释的遗传变异较大, 均超过 50%, 而三粒荚数和二粒荚数 QTL 的增效基因都来自中豆 32, 相对前者解释的遗传变异较小, 均在 30% 以上。另一方面, 相关分析(表 3)显示, 四粒荚数与每荚粒数为显著正相关, 相关系数最高(0.924), 但四粒荚数和每荚粒数分别与二、三粒荚数为显著负相关, 其相关系数也较高(0.647~0.795)。综合分析认为, 这些粒荚性状 QTL 的共位性与表型相关分析结果一致, 证实了周新安等^[28]认为二、三粒荚形成和四粒荚的形成分别由不同机制控制的观点, 并进一步推断四粒荚数和每荚粒数受相同的主效 QTL 调控^[31], 而二、三粒荚数受另一主效 QTL 调控。

3 讨论

植株倒伏对大豆籽粒产量影响明显, 选育抗倒性品种是大豆育种的重要目标之一。Wang 等^[11]利用 IA2008×soja (PI468916) BC₂F₄ 群体在 K 连锁群定位 1 个产量 QTL, 与 1 个倒伏和株高 QTL 处于 Satt137~Satt178 标记区间的相同位置。许多研究定位了与大豆倒伏有关的形态性状 QTL, 如株高、主茎节数等, 本实验室在前期^[30]倒伏性 QTL 定位研究工作基础上进一步开展了有关产量性状与倒伏 QTL 关系的研

究, 虽然目前没有获得产量与倒伏 QTL 的直接作用结果, 但是明确了有些产量性状与倒伏性存在一定的关联。例如单株荚数由主茎荚和分枝荚组成, 本研究在 C2 连锁群检测到 3 个主茎荚数 QTL, 与单株荚数、百粒重 QTL 处在同一位点, 与单株产量、单株粒数 QTL 位于相同标记区间; 在 F 连锁群检测到 1 个分枝荚数 QTL, 位于倒伏 QTL 附近。实际上有些产量较高而不易倒伏的家系即表现相对分枝数较少、主茎荚数多, 植株重心低而稳。RIL 群体的表型相关分析显示小区倒伏株比率与主茎荚数显著负相关, 与分枝荚数显著正相关, 表明 QTL 定位结果与表型相关分析一致。

本研究 2 年检测到 38 个与大豆产量性状和倒伏性有关的 QTL, 主要聚集在 C2(11 个)、F(10 个)和 I(11 个)连锁群上, 其他连锁群仅检测到 1~2 个 QTL。有关研究^[1-21]表明, 大豆籽粒产量和粒重(百粒重和单粒重)QTL 均广泛分布于 18 个连锁群, 以 C2 连锁群上定位的产量 QTL 数量最多(16 个), L 连锁群上粒重 QTL 最多(10 个)。Specht 等^[4]和 Mansur 等^[1]分别在 C2 连锁群上 Satt281 和 Satt079 标记附近定位了产量 QTL, 贡献率为 3.6% 和 6.6%, 本研究在这 2 个标记附近也检测到单株粒重 QTL, 贡献率分别为 7.7% 和 10.3%, 与前人研究结果相同。Orf 等^[2]、Specht 等^[1]、Hyten 等^[21]、吴晓雷等^[6]和 Zhang 等^[9]在 C2、A2、E、F 和 I 等连锁群定位了许多百粒重或单粒重 QTL, 本研究也在这些连锁群上检测出 6 个百粒重 QTL(表 4), 除在 C2 连锁群 Satt277 标记位点的 QTL 与 Orf 和 Hyten 等定位区域相同外, 其他 5 个位点的百粒重 QTL 均与前人研究测定的区域不同, 例如前人^[2,4,9,20]在 A2 连锁群 Satt187、Satt525、Satt508、Satt407 等标记附近定位了一些粒重 QTL, 位于公共图谱 55~116 cM 之间, 而本研究在 A2 连锁群 Satt390 标记附近检测到 1 个百粒重 QTL, 与公共图谱比较位于 A2 连锁群前端约 19.4 cM 处。因此这些百粒重 QTL 以前未见报道, 可能是新的百粒重 QTL, 但是这些 QTL 均未在 2 个年份重复出现, 表明不同年份环境对百粒重 QTL 定位的影响较大。另一方面, 本研究构建的大豆遗传图谱包含的 SSR 标记偏少, 初定位结果的准确性会受到一定的影响。目前本实验室正在继续开展相关工作, 对该图谱进行加密和完善, 以获得更为精确的定位结果。

除了产量和粒重 QTL 外, 本研究还检测到一些产量构成因子如单株荚数、每荚粒数 QTL 以及粒荚

表 4 大豆产量性状和倒伏性的 QTL 分析
Table 4 Putative QTL of yield traits and lodging in soybean

性状 Trait	年份 Year	QTL	连锁群 Linkage group	标记区间 Maker flanking	距两侧标记距离 ^b Distance (cM)		置信区间 Confidence interval	LOD	贡献率 R^2 (%)	加性效应 ^c Additive
百粒重 100-seed weight	2006	<i>qSW-8-1</i>	8(C2)	Satt277–Satt489	0.0	2.8	14.9–21.1	5.8	11.0	0.51
		<i>qSW-11-1</i>	11(E)	Satt384–Satt212	4.0	6.0	0.0–8.0	4.6	10.3	–0.49
		<i>qSW-19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671	0.0	21.2	0.0–9.7	3.1	5.8	–0.38
	2007	<i>qSW-1-1</i>	1(A2)	Satt390–Sct_067	0.1	9.4	7.5–18.1	2.9	5.8	–0.40
		<i>qSW-8-2</i>	8(C2)	Satt489–Satt557	2.1	7.9	20.9–24.8	5.1	15.0	0.79
		<i>qSW-15-1</i>	15(F)	Sat_375–Satt554	20.0	3.1	13.8–34.7	3.3	8.9	0.52
单株粒重 Seed weight per plant	2006	<i>qSWP-7-1</i>	7(C2)	Satt281–Sat_153	6.0	8.9	0.0–14.2	2.7	7.7	–0.76
	2007	<i>qSWP-8-1</i>	8(C2)	Satt079–Satt643	2.1	4.0	4.2–11.8	3.7	10.3	–1.18
单株荚数 Pods per plant	2006	<i>qPNP-8-1</i>	8(C2)	Satt277–Satt489	0.0	2.8	15.0–19.8	4.2	8.3	–1.74
		<i>qPNP-8-2</i>	8(C2)	Satt489–Satt557	6.1	3.9	22.5–27.8	4.8	11.7	–2.07
	2007	<i>qPNP-19-1</i>	19(I)	Sat_418–Satt330	0.0	1.6	21.3–24.5	3.0	6.8	–1.91
单株粒数 Seeds per plant	2006	<i>qSNP-7-1</i>	7(C2)	Satt281–Sat_153	6.0	8.9	0.0–16.5	3.1	7.4	–5.08
		<i>qSNP-19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671	0.0	21.2	0.0–8.7	3.5	6.6	4.94
	2007	<i>qSNP-8-1</i>	8(C2)	Satt079–Satt643	4.1	2.0	7.2–17.5	3.1	8.7	–6.28
每荚粒数 Seeds per pod	2006	<i>qNSP14-1</i>	14(F)	Satt595–Satt663	2.0	3.4	18.6–36.4	4.9	6.0	–0.06
		<i>qNSP19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671 ^a	2.0	19.2	0.0–4.6	28.1	51.2	0.19
	2007	<i>qNSP19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671	2.0	19.2	0.0–4.1	28.5	55.9	0.24
主茎荚数 Pods on main stem	2006	<i>qPNMS-7-1</i>	7(C2)	Satt281–Sat_153	2.0	12.9	0.0–11.5	3.2	7.6	–0.94
		<i>qPNMS-8-1</i>	8(C2)	Satt277–Satt489	0.0	2.8	10.1–19.8	3.8	7.9	–0.96
		<i>qPNMS-8-2</i>	8(C2)	Satt489–Satt557	6.1	3.9	19.8–27.8	3.9	9.6	–1.06
分枝荚数 Pods on branch	2006	<i>qPNB-15-1</i>	15(F)	Sct_188–Sat_375	0.0	3.5	0.0–3.5	4.0	8.2	–1.26
一粒荚数 Number of one-seed-pods	2006	<i>qOP-2-1</i>	2(A2)	Sat_129–Sat_097	18.0	3.8	30.3–42.3	5.4	19.0	0.33
二粒荚数 Number of two-seed-pods		<i>qTP-14-1</i>	14(F)	Satt659–Satt663	20.0	12.4	5.2–34.4	2.8	8.8	0.88
		<i>qTP-16-1</i>	16(G)	AF162283–Satt472	2.0	1.6	14.7–23.7	3.3	5.5	0.72
		<i>qTP-19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671 ^a	0.0	21.2	0.0–3.1	18.2	35.8	–1.84
	2007	<i>qTP-14-2</i>	14(F)	Satt595–Satt663	0.0	5.4	20.0–34.4	3.9	5.8	0.71
		<i>qTP-19-2</i>	19(I)	Sat_268–Satt671	2.0	19.2	0.0–6.1	16.4	32.7	–1.79
三粒荚数 Number of three-seed-pods	2006	<i>qThP-19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671 ^a	2.0	19.2	0.0–6.4	19.5	40.5	–3.94
	2007	<i>qThP-19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671	2.0	19.2	0.0–6.5	18.8	42.0	–4.86
四粒荚数 Number of four-seed-pods	2006	<i>qFP-14-1</i>	14(F)	Satt595–Satt663	2.0	3.4	22.0–36.4	2.9	2.6	–1.04
		<i>qFP-19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671 ^a	2.0	19.2	0.0–5.1	44.5	62.0	5.34
	2007	<i>qFP-19-1</i>	19(I)	Sat_268–Satt671	2.0	19.2	0.0–5.1	42.8	65.4	5.62
倒伏性 Lodging	2006	<i>qLD-6-1</i>	6(C1)	Satt646–Satt661	0.0	5.8	24.0–29.9	2.9	4.6	5.98
		<i>qLD-15-1</i>	15(F)	Sat_375–Satt554 ^a	14.0	9.1	9.8–24.0	6.7	23.5	–13.36
		<i>qLD-15-2</i>	15(F)	AW75693–Satt656	4.0	4.8	35.0–40.9	7.8	15.7	–11.40
	2007	<i>qLD-15-1</i>	15(F)	Sat_375–Satt554	14.0	9.1	13.9–22.0	15.9	50.1	–22.06
		<i>qLD-15-3</i>	15(F)	Satt55–AW756935	4.0	4.3	30.4–33.8	10.7	22.3	–15.84
		<i>qLD-24-1</i>	24(L)	Sat_150–Satt166	6.0	2.4	2.7–10.4	4.7	9.0	–9.37

^a : 表示 2 个年份重复检测到的 QTL; ^b : 距两侧标记距离; ^c : 加性效应为正值, 供体亲本为中豆 29, 加性效应为负值, 供体亲本为中豆 32。

^a: QTLs detected in two years; ^b: distance to left and right flanking markers; ^c: donor for the positive additive effect is from Zhongdou 29, and donor for negative additive effect is from Zhongdou 32.

性状 QTL 等, 特别是粒英性状 QTL 与本项目的部分前期结果^[31]一致, 进一步证实前期研究结果的可靠性。有关每荚粒数和四粒英数等性状 QTL 的研究报道较少, Tischner 等^[32]以区间作图法在 J 和 F 连锁群定位了 3 个每荚粒数 QTL, 在 I 连锁群定位到 1 个四粒英数 QTL, 其 *LOD* 值较小(3.1~6.3), 贡献率也较小(6%~13%), 而本研究在 I 连锁群检测到的每荚粒数 QTL 和四粒英数 QTL 处于同一位点, 2 个年份环境均稳定检测出, 其 *LOD* 值很高(28.1~44.5), 贡献率也很高(51%~65%), 对育种上进一步探讨以改良大豆粒英性状等产量因素为途径提高大豆产量, 提供了重要依据。

4 结论

两年检测到 38 个与单株产量、产量构成因子和倒伏性有关的 QTL, 主要聚集在 C2、F 和 I 连锁群。某些 QTL 具共位性。QTL 定位结果与表型相关分析结果一致, 产量相关性状与倒伏性存在一定的关联。每荚粒数和四粒英数与二、三粒英数分别由不同的机制调控。

References

- [1] Mansur L M, Orf J H, Chase K, Jarvik T, Cregan P B, Lark K G. Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean. *Crop Sci*, 1996, 36: 1327-1336
- [2] Orf J H, Chase K, Jarvik T, Mansur L M, Cregan P B, Adler F R, Lark K G. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Sci*, 1999, 39: 1642-1651
- [3] Hnetkovsky H, Chang S J C, Doubler T W, Gibson P T, Lightfoot D A. Genetic mapping of loci underlying field resistance to soybean sudden death syndrome (SDS). *Crop Sci*, 1996, 36: 393-400
- [4] Specht J E, Chase K, Macrander M, Graef G L, Chung J, Markwell J P, Germann M, Orf J H, Lark K G. Soybean response to water: A QTL analysis of drought tolerance. *Crop Sci*, 2001, 41: 493-509
- [5] Yuan J, Njiti V N, Meksem K, Iqbal M J, Triwitayakorn K, Kassem My A, Davis G T, Schmidt M E, Lightfoot D A. Quantitative trait loci in two soybean recombinant inbred line populations segregating for yield and disease resistance. *Crop Sci*, 2001, 42: 271-277
- [6] Wu X-L(吴晓雷), Wang Y-J(王永军), He C-Y(贺超英), Chen S-Y(陈受宜), Gai J-Y(盖钧镒), Wang X-C(王学臣). QTL mapping of some agronomic traits of soybean. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2001, 28(10): 947-955 (in Chinese with English abstract)
- [7] Chung J, Babka H L, Graef G L, Staswick P E, Lee D J, Cregan P B, Shoemaker R C, Specht J E. The seed protein, oil, and yield QTL on soybean linkage group I. *Crop Sci*, 2003, 43: 1053-1067
- [8] Concibido V C, Vallee B La, Mcclaird P, Pineda N, Meyer J, Hummel L, Yang J, Wu K, Delannay X. Introgression of a quantitative trait locus for yield from *Glycine soja* into commercial soybean cultivars. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 575-582
- [9] Zhang W K, Wang Y J, Luo G Z, Zhang J S, He C Y, Wu X L, Gai J Y, Chen S Y. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 1131-1139
- [10] Kabelka E A, Diers B W, Fehr W R, LeRoy A R, Baianu I C, You T, Neece D J, Nelson R L. Putative alleles for increased yield from soybean plant introductions. *Crop Sci*, 2004, 44: 784-791
- [11] Wang D, Graef G L, Procopiuk A M, Diers B W. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 458-467
- [12] Yang Z(杨喆), Guan R-X(关荣霞), Wang Y-J(王跃进), Liu Z-X(刘章雄), Chang R-Z(常汝镇), Wang S-M(王曙明), Qiu L-J(邱丽娟). Construction of genetic map and QTL analysis for some agronomic traits in soybean. *J Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2004, 5(4): 309-314 (in Chinese with English abstract)
- [13] Brucher E, Niblack T, Kopisch-Obuch F J, Diers B W. The effect of *rhg1* on reproduction of *Heterodera glycines* in the field and greenhouse and associated effects on agronomic traits. *Crop Sci*, 2005, 45: 1721-1727
- [14] Kabelka E A, Carlson S R, Diers B W. *Glycine soja* PI 468916 SCN resistance loci's associated effects on soybean seed yield and other agronomic traits. *Crop Sci*, 2006, 46: 622-629
- [15] Guzman P S, Diers B W, Neece D J, Martin S K St, LeRoy A R, Grau C R, Hughes T J, Nelson R L. QTL associated with yield in three backcross-derived populations of soybean. *Crop Sci*, 2007, 47: 111-122
- [16] Maughan P J, Saghai Maroof M A, Buss G R. Molecular-marker analysis of seed-weight: Genomic locations, gene action, and evidence for orthologous evolution among three legume species. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 574-579
- [17] Lee S H, Park K Y, Lee H S, Park E H, Boerma H R. Genetic mapping of QTLs conditioning soybean sprout yield and quality. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 702-709
- [18] Csanadi G, Vollmann J, Stift G, Lelley T. Seed quality QTLs identified in a molecular map of early maturing soybean. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 912-919
- [19] Chapman A, Pantalone V R, Ustun A, Allen F L, Landau-Ellis D, Trigiano R N, Gresshoff P M. Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in an F₂ and F_{4:6} soybean population. *Euphytica*, 2003, 129: 387-393
- [20] Hoeck J A, Fehr W R, Shoemaker R C, Welke G A, Johnson S L, Cianzio S R. Molecular marker analysis of seed size in soybean. *Crop Sci*, 2003, 43: 68-74
- [21] Hyten D L, Pantalone V R, Sams C E, Saxton A M, Landau-Ellis D, Stefaniak T R, Schmidt M E. Seed quality QTL in a prominent soybean population. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 552-561
- [22] Cui Z-L(崔章林), Gai J-Y(盖钧镒), Carter T E Jr, Qiu J-X(邱家

- 驯), Zhao T-J(赵团结). Pedigree Analyses for Released Chinese Soybean Cultivars(1923–1995) (中国大豆育成品种及其系谱分析) (1923—1995). Beijing: China Agriculture Press, 1998 (in Chinese)
- [23] Qiu L-J(邱丽娟), Chang R-Z(常汝镇). Descriptors and Data Standard for Soybean (*Glycine* spp.) (大豆种质资源描述规范和数据标准). Beijing: China Agriculture Press, 2006 (in Chinese)
- [24] Gai J-Y(盖钧镒). Statistical Methods for Experiments (试验统计方法), 3rd edn. Beijing: China Agriculture Press, 2000. pp 248–252 (in Chinese)
- [25] Ma Y-H(马育华). Basis of Quantitative Genetics in Plant Breeding (植物育种的数量遗传学基础). Jiangsu: Jiangsu Sci & Tech Press, 1984. pp 442–445 (in Chinese)
- [26] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, Lark K G, Concibido V C, Delannay X, Specht J E, Cregan P B. A new integrated genetic linkage map of the soybean. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 122–128
- [27] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [28] Zhou X-A(周新安), Wang X-Z(王贤智), Cai S-P(蔡淑平), Wu X-J(吴学军), Sha A-H(沙爱华), Qiu D-Z(邱德珍), Zhang X-J(张晓娟). Relation of three-seed and four-seed pods with yield of RIL in soybeans. *Chin J Oil Crop Sci* (中国油料作物学报), 2005, 27(4): 22–25 (in Chinese with English abstract)
- [29] Gai J-Y(盖钧镒), Zhang Y-M(章元明), Wang J-K(王健康). Genetic System of Quantitative Traits in Plants (植物数量性状遗传体系). Beijing: Science Press, 2003. pp 341–350 (in Chinese)
- [30] Zhou R(周蓉), Wang X-Z(王贤智), Chen H-F(陈海峰), Zhang X-J(张晓娟), Shan Z-H(单志慧), Wu X-J(吴学军), Cai S-P(蔡淑平), Qiu D-Z(邱德珍), Zhou X-A(周新安), Wu J-S(吴江生). QTL analysis of lodging and related traits in soybean. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(1): 57–65 (in Chinese with English abstract)
- [31] Wang X-Z(王贤智), Zhang X-J(张晓娟), Zhou R(周蓉), Sha A-H(沙爱华), Wu X-J(吴学军), Cai S-P(蔡淑平), Qiu D-Z(邱德珍), Zhou X-A(周新安). QTL analysis of seed and pod traits in soybean RIL population. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(3): 441–448 (in Chinese with English abstract)
- [32] Tischner T, Allphin L, Chase K, Orf J H, Lark K G. Genetics of seed abortion and reproductive traits in soybean. *Crop Sci*, 2003, 43: 464–473