

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2010.01092

开花后不同光周期条件下大豆农艺性状和品质性状的 QTL 分析

王 英 程立锐** 冷建田 吴存祥 侯文胜 韩天富*

中国农业科学院作物科学研究所 / 国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081

摘 要: 以开花期相近的 181 个大豆重组自交系(RIL)为材料, 研究开花后不同光照长度对大豆主要农艺性状的影响, 并在利用 SSR 标记构建大豆遗传图谱的基础上, 分别在长日(16 h)和短日(12 h)条件下检测与主要农艺性状及其光周期敏感度(PS)相关的 QTL。结果表明, 开花后光照处理对大豆农艺性状和品质性状有较大影响, 不同性状的光周期敏感度差异明显, 株高 > 主茎节数 > 蛋白质含量、脂肪含量 > 百粒重 > 单株荚数 > 蛋白质和脂肪总量。利用复合区间作图法检测到 12 个与株高、主茎节数、单株荚数、百粒重、蛋白质和脂肪总量等性状及各性状对开花后光周期处理的敏感度相关的 QTL, 分别定位于 A1、A2、B1、B2、C1、D1a、F、L 等 8 个连锁群上。其中, 在短日条件下检测到 4 个 QTL, 可解释的遗传变异范围在 11.37%~26.63%之间; 在长日条件下检测到 3 个 QTL, 可解释的遗传变异范围在 11.84%~27.85%之间; 检测到 5 个与不同性状光周期敏感度有关的 QTL, 可解释相对性状表型变异的范围在 6.15%~21.44%之间。针对同一性状, 未检测到在长日和短日条件下均起作用的主效 QTL, 说明开花后光周期对大豆产量和品质性状相关基因的表达有较大影响。

关键词: 大豆; 开花后光周期; 农艺性状; 品质性状; QTL 定位

QTL Mapping of Agronomic and Quality Traits in Soybean under Different Post-Flowering Photoperiods

WANG Ying, CHENG Li-Rui**, LENG Jian-Tian, WU Cun-Xiang, HOU Wen-Sheng, and HAN Tian-Fu*

Institute of Crop Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Most of agronomic and quality traits of soybean (*Glycine max* L. Merr.) are quantitatively inherited, and sensitive to photoperiod. In this study, 181 recombinant inbred lines (RIL) of F₁₀ generation were used to analyze the post-flowering photoperiod effects on yield and quality traits of soybean, and 129 SSR markers were used to map QTLs associated with the above traits under both long day (LD) and short day (SD) conditions and their photoperiod sensitivity (PS). The results showed that photoperiod greatly affected the performances of agronomic and quality traits of soybean, and the photoperiod sensitivity of the traits were plant height>node number on the main stem>protein content and oil content>100-seed weight>pod number per plant>total percentage of protein and oil. By using CIM (composite interval mapping) method, a total of 12 QTLs associated with the agronomic and quality traits and their sensitivity to the post-flowering photoperiod were identified and mapped on eight linkage groups including A1, A2, B1, B2, C1, D1a, F, and L. Among the QTLs mentioned above, four were identified under SD and could explain 11.37%–26.63% of phenotypic variation, and three were identified under LD condition and could explain 11.84%–27.85% of phenotypic variation. The other five were associated with photoperiod sensitivity of various traits and could explain 6.15%–21.44% of phenotypic variation. For the same individual agronomic or quality trait, no major QTL was detected under both SD and LD, indicating that post-flowering photoperiod dramatically regulates the expression of genes determining yield and quality traits, and the agronomic and quality traits of soybean are sensitive to environmental factors. It was drawn that photoperiod sensitivity is a key index for adaptability improvement of soybean. For breeding elite varieties with ideal yield potential, quality and stress tolerance, the photoperiod-insensitive genes related to various traits should be explored and pyramided with other needed genes.

Keywords: Soybean; Post-flowering photoperiod; Agronomic trait; Quality trait; QTL mapping

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118400), 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA100104)和农业部、财政部现代农业产业技术体系建设专项资金资助(nycyt-x-004)。

* 通讯作者(Corresponding author): 韩天富, E-mail: hantf@mail.caas.net.cn; Tel: 010-82108784

第一作者联系方式: E-mail: wying1976@yahoo.com.cn, chenglirui@sina.com **共同第一作者

Received(收稿日期): 2009-12-28; Accepted(接受日期): 2010-03-19.

大豆是典型的短日作物, 光周期是影响大豆产量和品质的重要生态因子。已有的研究表明, 大豆在开花前^[1-2]和开花后^[1-9]均对光周期反应敏感, 当种植地点、播期等条件发生变化时, 会导致开花期和成熟期因光周期不同而改变。开花至成熟期是大豆产量形成的关键阶段^[10-13], 生殖生长期长短和所处自然条件对品质性状也有明显影响^[14]。

不同大豆品种在开花后光周期敏感性方面存在一定差异。韩天富和王金陵^[6]发现, 中国大豆不同生态区品种类型开花后光周期敏感性为南方秋豆>南方夏豆>黄淮夏豆>南方春豆、黄淮春豆>北方春豆。不同性状对光周期处理的敏感性也不相同, 株高>干重>节数>荚数>单株粒数>单株产量^[7]。探讨不同光照条件下大豆农艺性状形成的遗传调控机制, 针对不同性状寻找受光周期影响较小的基因并聚合到目标品种中, 可能成为提高大豆品种丰产性和稳产性、拓展推广区域的有效途径。

分子标记已成为发掘和聚合有利基因的重要手段。在定位大豆产量和品质性状相关基因的研究^[15-30]中, 于不同群体^[15]、不同环境条件^[16-17]及不同发育时期^[18]进行定位, 目的在于寻找稳定表达及在关键发育时期或全程表达的 QTL, 以提高分子标记辅助选择的可靠性。但是, 在上述研究中多忽视了所用材料本身在开花期上的差异, 使不同基因型在产量和品质形成阶段所处的光、温条件不尽一致, 降低了开花后阶段大豆性状相关基因定位的准确性; 另外, 以前对光周期敏感性的定位研究多针对开花期和成熟期的变化^[31], 而对农艺性状及品质性状稳定性的关注不够。

本研究分析主要农艺性状和品质性状在不同光周期条件下的变化, 分别检测在短日和长日条件下与大豆主要农艺性状和品质性状相关的 QTL, 分析开花后不同光照条件对大豆主要性状 QTL 的影响, 目的在于寻找大豆主要性状的光周期钝感基因, 探讨光照条件影响大豆产量和品质性状的可能机制, 为揭示大豆产量、品质形成过程中环境和基因型互作的方式提供新的线索。

1 材料与方法

1.1 试验材料

大豆(*Glycine max* L. Merr.) F₁₀ 代重组自交系(RIL)群体包含 181 个家系。该群体的亲本叙永红豆

和保褐选 3 在南京夏播自然光照条件下营养生长期相近, 分别为 47.7 d 和 46.4 d^[32]。两亲本杂交后, 以 F₁ 自交获得 F₂ 群体, 并采用一粒传方法构建 RIL 群体。

1.2 种植方法

2006 年 5 月 2 日将 RIL 群体的不同株系盆播于中国农业科学院作物科学研究所北京国家大豆改良分中心网室, 每株系种植 1 盆, 每盆 3 株。第一个三出复叶完全展开后进行短日照处理, 初花(R1)后设置短日(12 h)和长日(16 h)两种光照处理。短日处理的光期置自然光照下, 暗期置暗室中; 长日处理于室外, 当自然光照长度短于设定光照长度时用白炽灯延长光照, 冠层上部白炽灯光强为 38.86 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (采用美国 LI-COR 公司 LI-190SA 光强测定仪测定), 光照处理采用韩天富和王金陵^[3]及 Wu 等^[4]的方法。10 月 29 日将全部株系收获。

1.3 性状调查

试验期间按照 Fehr 和 Carviness^[33]提出的大豆发育时期分期标准, 隔日记载各单株发育时期, 收获后测量株高、主茎节数、单株荚数和百粒重, 测定蛋白质、脂肪、蛋白质和脂肪总量等 7 个性状。采用德国 BRUKER 公司生产的近红外品质分析仪(MATRIS-I)单粒测定蛋白质和脂肪含量, 每株系随机选取完全成熟种子 3 粒, 每粒重复测定 2 次, 将均值用于统计分析。应用 Microsoft Excel 软件对各性状表型数据进行统计分析。各性状的光周期敏感性用光周期敏感度(photoperiod sensitivity, PS)^[34]表示。

$$PS(\%) = (V_{LD} - V_{SD}) / V_{LD} \times 100$$

其中, V_{LD} 为在长日照(LD)条件下的表型值, V_{SD} 为在短日照(SD)条件下的表型值。

1.4 遗传图谱构建及 QTL 分析

参照大豆数据库 SoyBase (<http://soybeanbreederstoolbox.org/index.php>)上的相关信息选择引物及 PCR 反应体系。自 856 对 SSR 引物中筛选出 127 对多态性 SSR 引物用于遗传图谱构建及 QTL 分析。SSR 引物由上海生工生物工程技术有限公司合成。在利用大豆 SSR 标记分析 RIL 群体基因型的基础上, 应用 Mapmaker/Exp3.0b 作图软件^[35]构建分子标记遗传图谱, 对应已公布的公共遗传图谱^[36]命名。利用复合区间作图法进行 QTL 定位, 所用软件为 QTLmapper1.6^[37], 显著性阈值设定为 $P < 0.005$ 。

2 结果与分析

2.1 大豆重组自交系主要农艺性状和品质性状在不同光周期条件下的表型分布

各性状在不同光照条件下均呈连续分布, 并有超亲表现(表 1)。除单株荚数的光周期敏感度(PS)分布明显左偏且峰度较窄外, 其他性状的表型均符合正态分布。从表 1 可以看出, 与短日照处理比较, 长日照可增加株高、节数和脂肪含量, 降低蛋白质含量及蛋白质和脂肪总量, 对单株荚数及百粒重性状影响不大。光周期敏感度(PS)为株高 > 主茎节数 > 蛋白质含量、脂肪含量 > 百粒重 > 单株荚数 > 蛋白质和脂肪总量。值得一提的是, 在长日照条件下, 亲本叙永红豆的株高和节数虽较短日照条件下略有降低, 但差异不显著, 说明叙永红豆的这两个性状对光周期反应较为钝感。

相关分析表明, 在短日照条件下, 株高与节数

呈极显著正相关($r = 0.8298$), 两者均与单株荚数呈极显著正相关, 相关系数分别为 0.4052 和 0.4270; 与百粒重呈极显著负相关, 相关系数分别为-0.3101 和-0.3354; 蛋白质含量与脂肪含量呈极显著负相关($r = -0.9162$), 与蛋白质和脂肪总量呈极显著正相关($r = 0.3152$); 百粒重与脂肪含量呈极显著正向相关($r = 0.3925$), 而与蛋白质含量相关不显著。在长日照条件下, 除株高与节数呈极显著正相关($r = 0.9204$)、蛋白质含量和脂肪含量呈极显著负相关($r = -0.9073$)外, 其余性状间的相关均不显著。

2.2 开花后不同光照条件下大豆主要农艺性状的 QTL 定位

应用 Mapmaker/Exp3.0b 对 160 个 SSR 标记的基因型数据进行分析, 构建大豆遗传连锁图谱, 其中 127 个标记连成 29 个连锁群, 覆盖基因组长度为 1 541.40 cM, 标记间遗传距离范围为 0.30~42.90 cM, 标记间平均遗传距离为 12.13 cM。

表 1 开花后不同光周期条件下大豆重组自交系的表型分析
Table 1 Phenotypic values of soybean RIL population under different post-flowering photoperiods

性状 Trait	光照处理 Photoperiod treatment	亲本 Parent		重组自交系 RIL		
		叙永红豆 Xuyonghongdou	保褐选 3 Baohexuan 3	平均数±标准差 Mean±SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
株高 Plant height (cm)	LD	58.67±6.43	72.33±13.32	82.25±23.83	0.72	0.20
	SD	59.33±3.22	64.00±1.73	57.98±11.36	0.04	0.78
	PS (%)	-2.11±14.00	19.98±3.06	25.60±20.24	-0.13	-0.28
主茎节数 Node number on the main stem	LD	12.00±1.00	17.00±3.46	18.33±5.12	0.69	0.80
	SD	13.00±1.16	15.00±1.53	14.03±1.96	0.49	0.64
	PS (%)	-12.08±17.83	7.69±14.54	19.50±21.15	-0.51	0.77
单株荚数 Pod number per plant	LD	20.00±7.02	44.00±6.51	20.48±10.01	1.06	1.54
	SD	14.00±7.57	22.00±8.00	20.21±7.40	0.77	1.43
	PS (%)	31.06±16.40	49.59±16.12	-1.45±5.88	-2.71	10.23
百粒重 100-seed weight (g)	LD	10.93±0.80	12.27±1.05	11.63±1.88	0.53	1.66
	SD	9.12±0.08	9.73±1.02	12.10±2.21	0.13	0.62
	PS (%)	16.39±6.41	20.00±14.47	-5.34±20.94	-0.12	0.94
蛋白质含量 Protein content (%)	LD	37.03±1.09	38.36±1.22	37.29±2.30	-0.01	0.52
	SD	45.19±1.38	41.38±1.93	42.15±1.80	0.47	0.84
	PS (%)	-20.79±2.33	-8.93±5.07	-13.76±7.97	-0.40	0.08
脂肪含量 Oil content (%)	LD	20.29±0.60	18.70±0.41	19.00±1.31	-0.40	0.42
	SD	15.03±0.75	16.38±1.69	16.41±1.25	-0.64	0.94
	PS (%)	25.04±3.23	14.63±7.22	13.76±7.99	-0.05	0.35
蛋白质和脂肪总量 Protein and oil content (%)	LD	57.32±0.54	57.07±1.00	56.27±1.22	-0.57	1.44
	SD	60.22±0.69	57.76±0.95	58.61±0.61	-1.05	2.43
	PS (%)	-4.79±0.44	-1.21±1.77	-0.45±2.35	-0.68	2.39

LD: 长日照; SD: 短日照; PS(%)=(V_{LD}-V_{SD})/V_{LD}×100%; V_{LD}: 16 h 下的表型值; V_{SD}: 12 h 下的表型值。

LD: long day, 16 h; SD: short day, 12 h; V_{LD}: phenotypic value under 16 h; V_{SD}: phenotypic value under 12 h.

应用复合区间作图法分别对长日、短日条件下大豆的株高、节数、单株荚数、百粒重、蛋白质含量、脂肪含量、蛋白质和脂肪总量等 7 个性状及各性状的光周期敏感度(PS)进行 QTL 检测, 共获得 12 个 QTL, 分布在 A1、A2、B1、B2、C1、D1a、F 和 L 等 8 个连锁群上(图 1), 所检测 QTL 的 *LOD* 值介于 2.79~8.68 之间, 可解释 6.15%~27.85%的表型变异(表 2)。

表 2 开花后不同光周期条件下大豆主要农艺性状和品质性状的 QTL 定位
Table 2 QTL mapping of agronomic and quality traits of soybean under different post-flowering photoperiods

性状 Trait	光周期 Photoperiod	位点 QTL	标记区间 Marker interval	连锁群 ^a LG	<i>LOD</i>	遗传贡献率 <i>R</i> ² (%)	置信区间 Confidence interval (cM)	加性效应 Additive effect
株高 Plant height (cm)	LI	<i>qPHld-c1-</i>	Sat_085–Satt_04	C	6.7	27.85	17.90–21.20	12.2
	PS	<i>qPHPS-b1-1</i>	Satt665–Satt359	B	4.8	12.37	0.00–1.60	–6.3
主茎节数 Node number on the main stem	SI	<i>qNSsd-b2-</i>	Satt126–Sat_028	B2	8.8	26.53	11.60–36.90	–0.3
	LI	<i>qNSld-c1-</i>	Sat_085–Satt_04	C	3.6	12.37	17.90–21.20	1.0
	PS	<i>qNSPS-d1-1</i>	Satt275–Sat_107	D1	8.9	21.44	51.30–73.80	9.9
	PS	<i>qNSPS-f-2</i>	Satt586–Sat_037	F	2.9	6.15	24.50–25.70	–4.7
单株荚数 Pod number per plant	SI	<i>qPP-a1-1</i>	Satt258–Satt559	A	6.1	15.77	28.40–37.10	–3.7
百粒重 100-seed weight (%)	SI	<i>qSWsd-b2-</i>	Satt126–Sat_028	B2	4.2	11.37	11.60–36.90	0.4
	LI	<i>qSWld-b2-</i>	Satt066–Satt063	B2	3.1	11.84	85.10–116.00	–0.5
	PS	<i>qSWPS-c1-1</i>	Satt294–Satt466	C	2.0	5.12	21.20–24.80	5.5
	PS	<i>qSWPS-l-2</i>	Sat_150–Satt_561	L	6.7	20.13	0.00–18.40	8.9
蛋白质和脂肪总量 Protein plus oil content (%)	SI	<i>qPOCsd-a-1</i>	Satt480–Sat_039	A2	6.5	18.55	13.20–47.20	–0.4

^a 连锁群参照大豆公共遗传图谱^[36]命名。表中缩写见表 1。
^a The linkage group is designated according to the integrated soybean genetic linkage groups^[36]. The abbreviations are the same as in Table 1.

2.2.1 短日条件下主要农艺性状的 QTL 定位
在短日条件下, 检测到 4 个分别与 4 个农艺性状相关的 QTL (表 2)。其中, 影响主茎节数的 QTL 被定位在 B2 连锁群上, 增效基因来自叙永红豆; 影响单株荚数的 QTL 被定位在 A1 连锁群上, 增效基因来自叙永红豆; 影响百粒重的 QTL 被定位在 B2 连锁群上, 增效基因来自保褐选 3; 影响蛋白质含量和脂肪总含量的 QTL 被定位在 A2 连锁群上, 增效基因来自叙永红豆。

2.2.2 长日条件下主要农艺性状的 QTL 定位
在长日条件下, 检测到 3 个与大豆农艺性状相关的 QTL。其中, 分别与株高及节数相关的 2 个 QTL 被定位在 C1 连锁群上的 Sat_085~Satt294 位点间, 能分别解释表型变异的 27.85%和 15.37%, 均呈正向加性效应, 增效基因来自叙永红豆; 与百粒重相关的 QTL 被定位在 B2 连锁群上, 能解释 11.84%的表型变异, 呈负向加性, 增效基因来自保褐选 3。未定位到与单株荚数、蛋白质含量、脂肪含量及蛋白质和脂肪总量相关的 QTL。

2.2.3 大豆各性状对光周期敏感度(PS)的 QTL 定位
除单株荚数外, 各性状的光周期敏感度均呈连续分布, 且基本符合正态分布。对上述农艺性状的光周期敏感度(PS)进行 QTL 定位, 共检测到 5 个分别与株高、主茎节数、百粒重及脂肪含量的 PS 相连锁的 QTL。其中, 位于 B1 连锁群上 Satt665~Satt359 间的 QTL 与株高的 PS 相连锁, 可解释 12.37%的表型变异, 呈负向加性效应, 增效基因来自保褐选 3; 在 2 个与主茎节数光周期敏感性相关的 QTL 中, 位于 D1a 连锁群上 Satt275~Sat_107 区间的 QTL 效应较大, 呈正向加性效应, 可解释 21.44%的表型变异, 敏感基因位点来自叙永红豆; 分别位于 C1 及 L 连锁群上 Satt294~Satt476 及 Satt_150~Satt561 的 QTL 与百粒重的 PS 相连锁, 可解释的表型变异分别为 9.12%和 20.13%, 均呈正向加性效应, 增效基因来自叙永红豆。值得一提的是, 位于 L 连锁群上的 Satt_150~Satt561 区间与大豆光敏色素基因 *E3-Gm-PhA3*^[38]相邻, 该基因对大豆生育期结构各性状的效应亦受光周期调控^[7]。

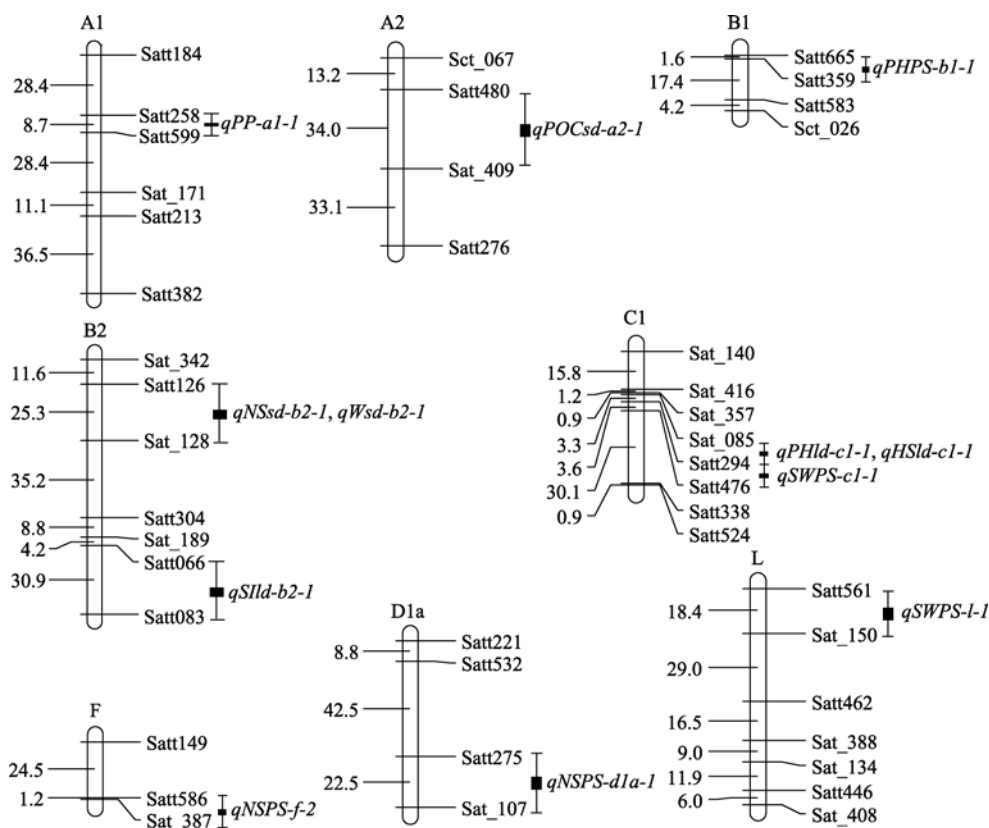


图 1 开花后不同光周期条件下大豆主要农艺和品质性状加性 QTL 位点在遗传图谱上的位置

Fig. 1 Map locations of additive QTLs associated with agronomic and quality traits of soybean under different post-flowering photoperiods

3 讨论

3.1 开花后光周期对大豆产量及品质性状的影响

本研究的结果表明, 开花后不同光周期处理会使大豆许多重要农艺性状如株高、节数、单株荚数、百粒重等发生变化。这与以前的研究结果相近^[7,10,12,39]。此外, 在不同光周期处理中, 大豆重组自交系的脂肪含量及蛋白质含量也有明显差别, 长日处理可增加脂肪含量、降低蛋白质含量及蛋白质与脂肪总含量。作者由此推测, 低纬度地区大豆蛋白质含量较高, 而高纬度地区大豆脂肪含量较高可能与生殖生长期所处的光照条件有关^[5]。

3.2 大豆光周期敏感性的评价指标

以往在对大豆光周期敏感性进行评价时, 多以不同光照条件下开花期或成熟期的变化为依据, 而较少考虑其他性状如农艺性状和品质性状的变化。在生产实践中, 一个品种的适应性不仅取决于生育期是否合适, 而且与产量、品质、抗性许多性状有关。巴西等国育成的长童期(long juvenility)品种之

所以适合热带亚热带条件, 不仅开花期较晚, 生育期适当, 而且具有在短日高温条件下植株较高、生物量大的特点, 即该类品种的主要农艺性状受短日照影响的程度较传统品种小^[40-41]。本研究着重分析了大豆农艺性状和品质性状在不同光照条件下的变化, 有助于对大豆的光周期敏感性进行更客观、全面的评价。

在衡量植物光周期敏感性的量化指标方面, 部分研究者将长日与短日间性状表型差值作为指标^[31,42-43]。由于不同性状所采用的量纲不同, 采用此指标难以进行性状间光周期敏感性的比较。以光周期敏感度(PS)为指标^[34], 可进行不同性状光周期敏感性的比较。

对大豆重组自交系群体各性状光周期敏感度(PS)的比较结果表明, 除生殖生长期长度(PS 值为 43.24%)外, 株高的光周期敏感性最强, PS 值为 25.60%, 其次是主茎节数, 为 19.50%, 而蛋白质和脂肪总量对光周期最为钝感, PS 值为-0.45%。其他性状的光周期敏感性介于主茎节数与蛋白质和脂肪总量之间。

同一基因型不同性状的光周期敏感性不同, 不同基因型对光周期反应较敏感的性状也有一定差别。例如, 亲本叙永红豆在株高、主茎节数等性状上对光周期钝感, 但在生殖生长期长度、蛋白质含量及脂肪含量上则相对敏感; 保褐选 3 的生殖生长期 PS 值为 19.84%, 而单株荚数的 PS 值达 49.56%。因此, 在评价大豆品种的光周期敏感性时, 既要重点考虑发育性状如开花期和成熟期, 也要兼顾其他性状如株型、品质、抗性产量构成因子。

3.3 大豆广适应育种的策略

大豆光周期反应敏感的特性不仅体现在开花期和成熟期等发育性状, 而且反映在农艺性状和品质性状上。在本研究检测到的与大豆农艺性状和品质性状相关的 QTL 中, 没有一个在长日及短日条件下均起重要作用。结合以往在不同种植地点检测到的主效 QTL 存在遗传贡献率相差较大的情况^[16], 可进一步确认光周期是直接影响大豆产量和品质性状相关基因表达的主要因素之一。作者提出, 改良大豆品种的适应性应从光周期敏感性入手, 不断改善大豆品种对光周期和其它环境因子的适应能力。在育种实践中, 应充分利用我国丰富的大豆种质资源, 在对光周期反应钝感材料和基因进行广泛鉴定、挖掘和聚合的基础上, 大量配制组合, 对后代进行人工光照处理、异地鉴定和多年多点鉴定, 筛选光周期反应钝感材料, 将广适应性相关基因聚合到同一遗传背景中, 并与其他优良基因结合。针对特定地区育种时, 应以当地大面积推广品种作为亲本之一, 以保留适合当地生产条件的优良基因, 同步提高育成品种的适应性和丰产性。

4 结论

开花后光周期对大豆的农艺性状和品质性状有很大影响, 长日照可增加株高、节数和脂肪含量, 降低蛋白质含量及蛋白质和脂肪总量, 对单株荚数及百粒重影响不大; 短日照的效应则相反。在不同开花后光照条件下, 检测到 7 个与株高、主茎节数、单株荚数、百粒重、蛋白质和脂肪总量等性状相关的 QTL, 5 个与大豆主要性状的光周期敏感度相关的 QTL。未检测到在长日和短日条件下均起作用的主效 QTL, 说明开花后光照长度对大豆农艺及品质性状相关基因的调控作用十分显著。

References

[1] Han T-F(韩天富), Gai J-Y(盖钧铭), Qiu J-X(邱家驯). A com-

parative study on pre- and post-flowering photoperiod response in various ecotypes of soybeans. *Soybean Sci* (大豆科学), 1998, 17(2): 129-134 (in Chinese with English abstract)

- [2] Wang Y(王英), Wu C-X(吴存祥), Zhang X-M(张学明), Wang Y-P(王云鹏), Han T-F(韩天富). Effects of soybean major maturity genes under different photoperiods. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(7): 1160-1168 (in Chinese with English abstract)
- [3] Han T-F(韩天富), Wang J-L(王金陵). Studies on the post-flowering photoperiodic responses in soybean. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1995, 37(11): 863-869 (in Chinese with English abstract)
- [4] Wu C, Ma Q, Yam K-M, Cheung M-Y, Xu Y, Han T, Lam H-M, Chong K. In situ expression of the *GmNMH7* gene is photoperiod-dependent in a unique soybean (*Glycine max* L. Merr.) flowering reversion system. *Planta*, 2006, 223: 725-735
- [5] Kantolic A G, Slafer G A. Reproductive development and yield components in indeterminate soybean as affected by post-flowering photoperiod. *Field Crops Res*, 2005, 93: 212-222
- [6] Han T-F(韩天富), Wang J-L(王金陵). A study on the responses of different ecotypes of Chinese soybeans to post-flowering photoperiod. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1996, 22(1): 20-26 (in Chinese with English abstract)
- [7] Han T-F(韩天富), Wang J-L(王金陵), Fan B-B(范彬彬), Yao W-Q(姚文秋), Yang Q-K(杨庆凯). Effect of post-flowering daylength on agronomic characters of soybean. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1996, 7(2): 169-173 (in Chinese with English abstract)
- [8] Kantolic A G, Slafer G A. Development and seed number in indeterminate soybean as affected by timing and duration of exposure to long photoperiods after flowering. *Ann Bot*, 2007, 99: 925-933
- [9] Kumudini S V, Pallikonda P K, Steele C. Photoperiod and *E*-genes influence the duration of the reproductive phase in soybean. *Crop Sci*, 2007, 47: 1510-1517
- [10] Boote K J. Response of soybeans in different maturity groups to March planting in southern USA. *Agron J*, 1981, 73: 854-859
- [11] Smith J R, Nelson R L. Relationship between seed-filling period and yield among soybean breeding lines. *Crop Sci*, 1986, 26: 469-472
- [12] Sarwar G. Impact of grain filling period and other morphological traits in soybean. *Soybean Genet Newsl*, 1996, 23: 112-116
- [13] Curtis D F, Tanner J W, Luzzi B M, Hume D J. Agronomic and phenological differences of soybean isolines differing in maturity and growth habit. *Crop Sci*, 2000, 40: 1624-1629
- [14] Han T-F(韩天富), Wang J-L(王金陵), Yang Q-K(杨庆凯), Gai J-Y(盖钧铭). Effects of post-flowering photoperiod on chemical

- composition of soybeans. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1997, 30(2): 47–53 (in Chinese with English abstract)
- [15] 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
- [16] Hyten D L, Pantalone V R, Sams C E, Saxton A M, Landau-Ellis D, Stefaniak T R. Seed quality QTL in a prominent soybean population. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 552–561
- [17] Xu P(徐鹏), Wang H(王慧), Li Q(李群), Gai J-Y(盖钧镒), Yu D-Y(喻德跃). Mapping QTLs related to oil content of soybeans. *Hereditas* (遗传), 2007, 29(1): 92–96 (in Chinese with English abstract)
- [18] Sun D S, Li W B, Zhang Z C, Chen Q S, Ning H L, Qiu L J, Sun G L. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 665–673
- [19] Csanádi 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
- [20] 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). QTLs mapping of some agronomic traits of soybean. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2001, 28(10): 947–955 (in Chinese with English abstract)
- [21] 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
- [22] 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
- [23] Zheng Y-Z(郑永战), Gai J-Y(盖钧镒), Lu W-G(卢为国), Li W-D(李卫东), Zhou R-B(周瑞宝), Tian S-J(田少君). QTL mapping for fat and fatty acid composition contents in soybean. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 32(12): 1823–1830 (in Chinese with English abstract)
- [24] Chen Q-S(陈庆山), Zhang Z-C(张忠臣), Liu C-Y(刘春燕), Xin D-W(辛大伟), Shan D-P(单大鹏), Qiu H-M(邱红梅), Shan C-Y(单彩云). QTL analysis of major agronomic traits in soybean. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2007, 40(1): 41–47 (in Chinese with English abstract)
- [25] 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)
- [26] 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
- [27] Mian M A R, Ashley D A, Vencill W K, Boerma H R. QTLs conditioning early growth in a soybean population segregating for growth habit. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 1210–1216
- [28] Panthee D R, Pantalone V R, West D R, Saxton A M, Sams C E. Quantitative trait loci for seed protein and oil concentration, and seed size in soybean. *Crop Sci*, 2005, 45: 2015–2022
- [29] Lee S H, Bailey M A, Mian M A R, Shipe E R, Ashley D A, Parrott W A, Hussey R S, Boerma H R. Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations. *Crop Sci*, 1996, 36: 728–735
- [30] Xin D W, Qiu H M, Shan D P, Shan C Y, Liu C Y, Hu G H, Staehelin C, Chen Q S. Analysis of quantitative trait loci underlying the period of reproductive growth stages in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Euphytica*, 2008, 162: 155–165
- [31] Tasma I M, Lorenzen L L, Green D E, Shoemaker R C. Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean. *Mol Breed*, 2001, 8: 25–35
- [32] Han T-F(韩天富), Gai J-Y(盖钧镒), Chen F-Y(陈风云), Qiu J-X(邱家驹). Photoperiod response and agronomic characters of soybean varieties with different growth period structures. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1998, 24(5): 550–557 (in Chinese with English abstract)
- [33] Fehr W R, Caviness C E. Stages of Soybean Development. Agric Home Econ Exp Stn Spec Rep 80, Iowa State Univ, Ames, IA, USA, 1977
- [34] Fei Z-H(费志宏), Wu C-X(吴存祥), Sun H-B(孙洪波), Hou W-S(侯文胜), Zhang B-S(张宝石), Han T-F(韩天富). Identification of photothermal responses in soybean by integrating photoperiod treatments with planting-date experiments. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(8): 1525–1531 (in Chinese with English abstract)
- [35] Lander E S, Bostein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP maps. *Genetics*, 1989, 121: 185–199
- [36] 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
- [37] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson A H. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL environment interactions by mixed

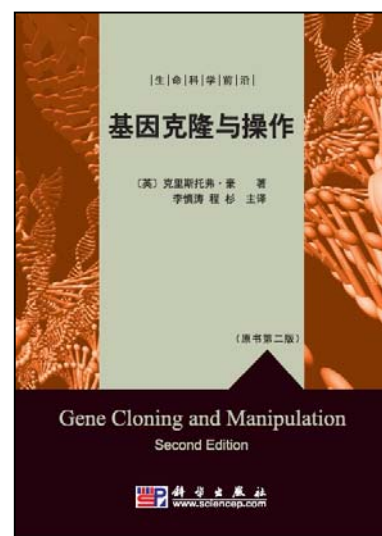
- linear model approaches. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255–1264
- [38] Watanabe S, Hideshima R, Xia Z, Tsubokura Y, Sato S, Nakamoto Y, Yamanaka N, Takahashi R, Ishimoto M, Anai T, Tabata S, Harada K. Map-based cloning of the gene associated with soybean maturity locus *E3*. *Genetics*, 2009, 182: 1251–1262
- [39] Kantolic A G, Slafer G A. Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Res*, 2001, 72: 109–118
- [40] Sinclair T R, Neumaier N, Farias J R B, Nepomuceno A L. Comparison of vegetative development in soybean cultivars for low-latitude environments. *Field Crops Res*, 2005, 92: 53–59
- [41] Tomkins J P, Shipe E R. Environmental adaptation of long-juvenile soybean cultivars and elite strains. *Agron J*, 1997, 89: 257–262
- [42] Yano M, Katayose Y, Ashikari M, Yamanouchi U, Monna L, Fuse T, Baba T, Yamamoto K, Umehara Y, Nagamura Y, Sasaki T. *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell*, 2000, 12: 2473–2483
- [43] Sourdille P, Snape J W, Cadalen T, Charmet G, Nakata N, Bernard S, Bernard M. Detection of QTLs for heading time and photoperiod response in wheat using a doubled haploid population. *Genome*, 2000, 43: 487–494

科学出版社生命科学分社新书推介

《基因克隆与操作》(生命科学前沿丛书)(原书第二版)

(英) 克里斯托弗·豪 著 李慎涛 等译
978-7-03-027438-0 ¥ 55.00 2010 年 5 月

本书作者克里斯托弗·豪是剑桥大学植物与微生物生物化学专业的教授, 教授分子生物学达 20 年。本书是对第一版的完全更新, 反映了基因克隆和操作领域最新的进展, 对重组 DNA 技术进行了全面而简洁的介绍: 首先阐释了生物化学的基本原理; 然后介绍了 PCR 以及使用大肠杆菌宿主和质粒、噬菌体和杂合载体进行克隆; 之后介绍了文库的构建和筛选, 以及如何对克隆化序列进行改造、灭活和表达; 最后讨论了在许多其他生物中进行的遗传操作, 包括细菌、真菌、藻类, 以及植物、昆虫和哺乳动物。本书是为要使用重组 DNA 技术的高年级本科生、研究生和科研工作者而作, 重点放在特定类型克隆载体上, 以帮助读者理解并能够在新的实验状态下提出适当的策略。本书还介绍了一系列“现实的”生物学问题, 以使读者能够评估自己对知识的理解并准备考试。



欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书

联系人: 科学出版社科学销售中心 周文宇 电话: 010-64031535 E-mail: zhouwenyu@mail.sciencep.com

网上订购: <http://www.dangdang.com> <http://www.amazon.cn>

联系我们: 010-64012501 <http://www.lifescience.com.cn> E-mail: lifescience@mail.sciencep.com

更多精彩图书请登陆网站, 欢迎致电索要书目