

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.01021

多种环境下大豆单株粒重 QTL 的定位与互作分析

范冬梅^{1,**} 孙殿君^{2,**} 马占洲¹ 刘春燕² 杨振¹ 曾庆力¹ 辛大伟¹
蒋洪蔚² 邱鹏程³ 陈庆山^{1,4,*} 胡国华^{2,4,*}

¹ 东北农业大学农学院, 黑龙江哈尔滨 150030; ² 黑龙江省农垦科研育种中心, 黑龙江哈尔滨 150090; ³ 鄂尔多斯市农牧业科学研究院, 内蒙古鄂尔多斯 017000; ⁴ 国家大豆工程技术研究中心, 黑龙江哈尔滨 150050

摘要: 定位大豆单株粒重 QTL、分析 QTL 间的上位效应及 QTL 与环境互作效应, 有利于大豆单株粒重遗传机制的深入研究。利用 147 个 F_{2:14}~F_{2:18} RIL 群体, 在 5 年 2 点多环境下以 CIM 和 MIM 方法同时定位大豆单株粒重 QTL, 检测到 17 个控制单株粒重的 QTL, 分别位于 D1a、B1、B2、C2、F、G 和 A1 连锁群上, 贡献率为 6.0%~47.9%; 用 2 种方法同时检测到 3 个 QTL, 即 *qSWPP-D1a-3*、*qSWPP-F-1* 和 *qSWPP-D1a-5*, 贡献率为 6.3%~38.3%; 2 年以上同时检测到 4 个 QTL, 即 *qSWPP-D1a-1*、*qSWPP-D1a-2*、*qSWPP-B1-1* 和 *qSWPP-G-1*, 贡献率为 8.1%~47.9%; 利用 QTLMapper 分析 QE 互作效应和 QTL 间上位效应, 7 种环境下的数据联合分析得到 1 个 QE 互作 QTL 和 4 对上位效应 QTL, 贡献率和加性效应都较小。在分子标记辅助育种中应该同时考虑主效 QTL 及各微效 QTL 之间的互作。

关键词: 大豆; 单株粒重; QTL 分析; QE 互作; 上位互作

QTL Mapping and Interaction Analysis of Seed Weight per Plant in Soybean among Different Environments

FAN Dong-Mei^{1,**}, SUN Dian-Jun^{2,**}, MA Zhan-Zhou¹, LIU Chun-Yan², YANG Zhen¹, ZENG Qing-Li¹, XIN Da-Wei¹, JIANG Hong-Wei², QIU Peng-Cheng³, CHEN Qing-Shan^{1,4,*}, and HU Guo-Hua^{2,4,*}

¹ College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; ² Land-Reclamation Research and Breeding Center of Heilongjiang, Harbin 150090, China; ³ Erdos Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Inner Mongolia Erdos 017000, China; ⁴ National Research Center of Soybean Engineering and Technology, Harbin 150050, China

Abstract: The objectives of this study were to map QTLs, which stably controlled seed weight per plant in soybean and analyze their epistatic effects and QTL × environment (QE) interactions. A set of F_{2:14}–F_{2:18} RIL populations with 147 lines were planted in two sites in Heilongjiang Province, China from 2006 to 2010, and the QTLs were deduced using CIM and MIM models simultaneously. Seventeen QTLs for seed weight per plant were located in D1a, B1, B2, C2, F, G, and A1 linkage groups, which explained 6.0–47.9% of the phenotypic variation. Three QTLs could be detected by both methods, with phenotypic contributions ranging from 6.3% to 38.3%. Four QTLs could be found in at least two years, which explained the variation in seed weight per plant by 8.1–47.9%. Data from seven environments were used to detect QE interaction effects and epistatic effects using QTLMapper. One QE QTL and four pairs of epistatic QTLs were detected, but their additive effects and phenotypic contributions were small. These results indicated that both major and minor QTLs with epistatic and QE interaction effects should be considered in soybean breeding aiming at seed weight improvement.

Keywords: Soybean; Seed weight per plant; QTL analysis; QTL×environment interaction; Epistatic effects

近年中国由大豆出口国变为最大进口国, 主要原因大豆的播种面积减小及产量难以提高。提高

本研究由黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD201213), 国家公益性行业(农业)科研专项(200903003), 国家现代农业产业体系建设专项(CARS-04-02A), 国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAD35B06-1)和黑龙江省普通高等学校新世纪优秀人才计划(1252-NCET-004)项目资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 胡国华, E-mail: hugh757@vip.163.com, Tel: 0451-55199475; 陈庆山, E-mail: qshchen@126.com, Tel: 0451-55191945

第一作者联系方式: E-mail: fandongmeiqq@126.com **同等贡献(Contributed equally to this work)

Received(收稿日期): 2012-08-13; Accepted(接受日期): 2013-01-15; Published online(网络出版日期): 2013-03-22.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130322.1737.004.html>

大豆单产是改变目前被动局面的最有效办法。在一定栽培模式下,大豆产量主要取决于单株产量,因此提高大豆单株粒重也就是育种选择的关键。大豆单株粒重属多基因控制的复杂数量性状,前人研究了产量相关性状,如株高、单株荚数、单株粒数等性状与单株粒重的关联度分析^[1-3]。

自1990年Keim等^[4]开始大豆性状的QTL分析以来,分子标记技术快速发展,许多有关大豆产量、品质性状的QTL已经定位到大豆遗传图谱上。对于大豆产量相关性状QTL研究,国外主要集中在定位控制小区产量QTL^[5-8],国内主要集中在定位控制大豆百粒重和单株粒重QTL^[9-21]。杨竹丽等^[19]、陈庆山等^[20]、蒋春志等^[21]在单年单点环境下定位了控制单株粒重的QTL,分布在M、A1、A2和C2连锁群上,荆慧贤^[17]利用2套RIL群体在2年3点5个环境下共定位到2个控制单株粒重的QTL,均分布在C2连锁群上。Main等^[22]利用2个大豆群体进行了单株粒重的QTL分析,检测到在不同环境、不同年份间和不同群体内均表现一致的2个QTL,分别位于F和K连锁群上。

性状是基因和环境因素共同作用下的产物,基因与环境普遍存在互作效应,环境条件变化会导致基因,特别是数量性状基因的表达方式或表达水平变化。2003年Campbell等^[23]研究了小麦在A3连锁群上的农艺性状QTL与环境的互作。2011年胡霞等^[24]对水稻穗部性状及籽粒碾磨品质的QTL及其环境互作分析发现,2个环境下检测到影响整精米率的6个QTL中,4个表现出环境互作,说明该性状的遗传率较低,受环境影响较大。1909年,Bateson^[25]提出上位性(Epistasis)是描述一对基因对另一对基因的掩盖作用,上位性互作是复杂性状的重要遗传组成部分。1996年,Eshed等^[26]认为QTL上位性是决定表型值的重要因素。1997年,Yu等^[27]研究表明加×加上位性互作是水稻产量性状及构成因子性状的重要基础。QTL间上位效应和QE互作效应分析已成为数量性状研究的重点。近年来报道水稻、小麦和大豆等作物许多数量性状存在QTL与环境间的互作效应及上位效应^[28-31]。2008年单大鹏等^[32]利用QTLMapper对大豆油分QTL间的上位效应和QE互作效应研究发现,在加性效应显著的QTL间通常存在上位效应。2011年,赵芳明等^[33]研究水稻粒型性状QTL上位性效应认为,通过分子标记手段改良粒型时,不仅要考虑目标QTL的加性效应,更要重视

基因聚合后产生的上位性效应。

本研究利用WinQTL Cartographer V. 2.5及QTLMapper遗传分析软件,对Charleston和东农594的147个F_{2:14}~F_{2:18}永久重组自交系在5年2种种植环境下控制大豆单株粒重的QTL进行定位,分析其与环境互作及上位效应,以期找到在不同年份、不同地点间能够稳定表达的QTL,为提高大豆单株粒重的分子标记辅助育种提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 供试材料

利用中国农业科学院作物科学研究所提供的美国半矮秆大豆品种Charleston(♂)和东北农业大学大豆研究所提供的东农594(♀)组建的F_{2:14}~F_{2:18}重组自交系,含147个单株,于2006—2010年5年在黑龙江省农垦科研育种中心基地(A地点,简称农垦基地),和2009—2010年连续2年在黑龙江省红兴隆科研所农场(B地点,简称红兴隆农场),将其种植,行长1 m,2006年和2007年分别为2次重复,2008—2010年分别为3次重复,随机区组设计,田间管理同大田生产。

本群体的遗传图谱已经由陈庆山等^[34]完成,该图谱总长度1913.5 cM,标记间平均距离为11.89 cM。每个连锁群长度变动在0.4~309.5 cM间,连锁群上的标记数为2~28个。

1.2 性状调查

单株粒重:用1%天平测量单株全部正常籽粒质量(g)。

1.3 数据统计分析

利用Windows QTL Cartographer V. 2.5进行复合区间作图、多重区间作图扫描农艺性状的QTL,以似然比LR(likelihood ratio)大于11.5,即对应LOD值大于2.5作为QTL存在的阈值,根据LOD值的峰值两侧各下降1个LOD值而确定置信区间。

将不同年份作环境因子处理,采用QTLMapper1.6进行单株粒重QTL与环境互作效应及上位性效应分析,以 $P<0.005$ 和 $LOD>2.5$ 为阈值来判断QTL的存在。

1.4 QTL命名原则

按照McCouch等^[35]提出的QTL命名法。

2 结果与分析

2.1 单株粒重在双亲及群体中的表现

两个亲本单株粒重性状差异较大(表1),RIL群体的单株粒重均呈现近似正态分布(图1)。

表 1 2006–2010 年 RIL 群体及其亲本单株粒重
Table 1 Seed weight per plant of the parents and RIL population from 2006 to 2010

年份/地点 Year/site	亲本 Parent		群体 Population						
	Charleston (♀) (g)	东农 594 Dongnong594 (♂) (g)	最大值 Max (g)	最小值 Min (g)	平均值 Mean (g)	标准差 SD	变异系数 CV (%)	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
2006/A	13.90	17.58	30.84	7.30	15.54	4.28	1.80	0.77	0.78
2007/A	12.66	16.32	28.35	7.85	14.54	3.30	1.47	3.10	1.28
2008/A	21.74	24.59	32.50	8.00	17.40	4.18	1.62	1.30	0.68
2009/A	16.32	19.81	31.70	8.59	14.40	3.69	2.10	3.97	1.46
2010/A	11.21	14.27	24.90	8.58	16.10	3.54	1.83	0.19	0.32
2009/B	18.75	20.58	34.84	11.30	19.50	4.28	1.45	0.77	0.78
2010/B	16.21	19.79	25.63	9.89	16.60	2.95	2.27	0.18	0.21

A:农垦基地; B:红兴隆农场。A: Nongken Farm; B: Hongxinglong Farm.

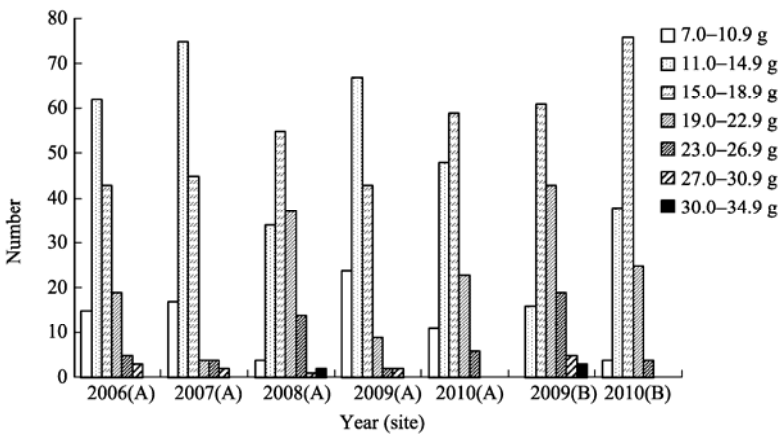


图 1 2006–2010 年 2 个地点单株粒重频率分布图

Fig. 1 Frequency distribution of soybean seed weight per plant of RIL population from 2006 to 2010 in two sites

2.2 单株粒重表型重复间、年份间和地点间的显著性分析

利用数据分析软件 Minitab, 分析表型数据稳定性表明, 2006—2010 年单株粒重各年重复间的 $|t|$ 值均小于 $t_{0.05(147)}=0.675$, 因此, 2006—2010 年农垦基地群体重复平均值在 0.05 水平上差异不显著; 2009—2010 年红兴隆农场群体重复平均值在 0.05 水平上差异不显著(表 2)。

以 2006 年群体重复平均值为准, 计算表型数据年份间稳定性表明, 2006—2010 年年份间群体单株粒重平均值在 0.05 水平上差异达到显著水平。

以各年农垦基地平均值为准, 计算表型数据 2 个地点间表型数据的稳定性(2006—2008 年只有农垦基地数据, 不做比较)。2009—2010 年单株粒重性状 2 个地点数据平均值在 0.05 水平上差异达到显著水平。

2.3 单株粒重 QTL 的定位

控制大豆单株粒重的 13 个 QTL 分别定位在大豆 20 个连锁群中的 7 个连锁群上(表 3)。利用 CIM 算法共检测到 9 个控制单株粒重的 QTL。2006 年农垦基地种植环境下检测到 2 个 QTL, 均位于 D1a 连锁群上, LOD 值分别为 3.2 和 3.1, 贡献率均为 12.0%,

表 2 单株粒重性状重复间、年份间和地点间的 t 值
Table 2 t -value in seed weight per plant among duplications, years, and sites

项目 Item	2006	2007	2008	2009(A)	2010(A)	2009(B)	2010(B)
重复 Duplication	0.02	0.07	0.23	0.07	0.16	0.36	0.23
年份 Year		2.24	4.66	1.08	0.75	8.01	0.86
地点 Site						8.86	9.94

A: 农垦基地; B: 红兴隆农场。A: Nongken Farm; B: Hongxinglong Farm.

加性效应分别为-2.08 和-2.24。2007 年农垦基地种植环境下检测到 2 个 QTL, 分别位于 A1 和 D1a 连锁群上, LOD 值分别为 3.0 和 2.7, 贡献率均为 8.0%, 加性效应分别为-1.13 和-1.16; 2008 年农垦基地种植环境下检测到 1 个 QTL, LOD 值为 3.7, 贡献率为 13.0%, 加性效应为-1.97。2009 年农垦基地种植环境下检测到 2 个 QTL, 均位于 D1a 连锁群上, LOD 值分别为 3.1 和 2.6, 贡献率分别为 18.6%和 7.0%, 加性效应分别为-2.15 和-1.51。2009 年红兴隆农场种植环境下检测到 1 个 QTL, 分别位于 C2 连锁群上, LOD 值为 3.2, 贡献率为 9.0%, 加性效应为-1.47; 2010 年农垦基地种植环境下检测到 2 个 QTL, 分别位于 D1a 和 F 连锁群上, LOD 值分别为 3.2 和 3.1, 贡献率分别为 10.0%和 9.0%, 加性效应分别为-1.37 和 1.25。2010 年红兴隆农场种植环境下检测到 1 个 QTL, 位于 D1a 连锁群上, LOD 值为 4.6, 贡献率为 14.0%, 加性效应为 1.32。在 CIM 算法中, 2 个 QTL 被 2 年以上同时检测到, *qSWPP-D1a-1* 在 2006 年和 2008 年农垦基地同时被检测到, *qSWPP-D1a-2* 在 2006 年和 2009 年农垦基地同时被检测到。

利用 MIM 算法共检测到 7 个控制单株粒重的 QTL。2006 年农垦基地种植环境下检测到 1 个 QTL, 位于 B1 连锁群上, LOD 值分别为 3.7, 贡献率为 47.9%, 加性效应为-3.24。2007 年农垦基地种植环境下检测到 1 个 QTL, 位于 D1a 连锁群上, LOD 值为 2.8, 贡献率为 38.3%, 加性效应为-4.68; 2008 年农垦基地种植环境下检测到 1 个 QTL, 位于 B2 连锁群上, LOD 值为 2.6, 贡献率为 11.9%, 加性效应分别为 1.63。2009 年农垦基地种植环境下检测到 2 个 QTL, 分别位于 B1 和 G 连锁群上, LOD 值为 3.2 和 2.7, 贡献率为 35.8%和 8.1%, 加性效应为-3.06 和-2.73。2009 年红兴隆农场种植环境下检测到 1 个 QTL, 位于 G 连锁群上, LOD 值为 2.7, 贡献率为 16.1%, 加性效应为-2.97。2010 年农垦基地种植环境下检测到 1 个 QTL, 位于 F 连锁群上, LOD 值为 2.6, 贡献率为 6.3%, 加性效应为 1.14。2010 年红兴隆农场种植环境下检测到 2 个 QTL, 均位于 D1a 连锁群上, LOD 值分别为 2.7 和 3.4, 贡献率分别为 6.0%和 9.3%, 加性效应分别为 1.11 和 1.03。在 MIM 算法中, 2 个 QTL 被 2 年以上同时检测到, *qSWPP-B1-1* 在 2006 和 2009 年农垦基地同时被检测

表3 单株粒重QTL的分析结果
Table 3 Analytical QTL results of seed weight per plant

年份/地点 Year/site	方法 Method	QTL	连锁群 LG	置信区间 C.I.	标记区间 Marker interval	QTL 位置 QTL position	阈值 LOD	加性效应 Additive effect	贡献率 R^2 (%)
2006/A	CIM	<i>qSWPP-D1a-1</i>	D1a	202.6–210.1	Sat_062–Sat_106	207.3	3.2	-2.08	12.0
		<i>qSWPP-D1a-2</i>	D1a	211.3–215.0	Sat_106–Satt370	212.5	3.1	-2.24	12.0
	MIM	<i>qSWPP-B1-1</i>	B1	107.7–123.1	Sat_113–Satt521	116.1	3.7	-3.24	47.9
2007/A	CIM	<i>qSWPP-A1-1</i>	A1	205.6–218.6	Satt390–Satt218	212.6	3.0	-1.13	8.0
		<i>qSWPP-D1a-3</i>	D1a	185.9–190.8	Satt373–Satt482	188.1	2.7	-1.16	8.0
	MIM	<i>qSWPP-D1a-3</i>	D1a	184.0–188.4	Satt373–Satt482	188.2	2.8	-4.68	38.3
2008/A	CIM	<i>qSWPP-D1a-1</i>	D1a	199.6–210.3	Sat_062–Sat_106	205.3	3.7	-1.97	13.0
	MIM	<i>qSWPP-B2-1</i>	B2	3.0–11.6	Satt094–Satt556	7.2	2.6	1.63	11.9
2009/A	CIM	<i>qSWPP-D1a-2</i>	D1a	211.0–214.8	Sat_106–Satt370	212.5	3.1	-2.15	18.6
		<i>qSWPP-D1a-4</i>	D1a	231.4–232.7	Satt402–Satt515	232.4	2.6	-1.51	7.0
	MIM	<i>qSWPP-B1-1</i>	B1	109.8–121.8	Sat_113–Satt521	117.7	3.2	-3.06	35.8
		<i>qSWPP-G-1</i>	G	16.9–17.4	Satt138–Sat_094	17.2	2.7	-2.73	8.1
2009/B	CIM	<i>qSWPP-C2-1</i>	C2	149.0–160.2	Satt289–Satt341	154.4	3.2	-1.47	9.0
	MIM	<i>qSWPP-G-1</i>	G	17.1–17.5	Satt138–Sat_094	17.3	2.7	-2.97	16.1
2010/A	CIM	<i>qSWPP-D1a-7</i>	D1a	100.2–110.9	Satt495–Sat_124	107.6	3.2	-1.37	10.0
		<i>qSWPP-F-1</i>	F	20.8–23.0	GMRUBP–Satt146	21.9	3.1	1.25	9.0
	MIM	<i>qSWPP-F-1</i>	F	21.6–22.1	GMRUBP–Satt146	21.9	2.6	1.14	6.3
2010/B	CIM	<i>qSWPP-D1a-5</i>	D1a	206.3–223.9	Satt482–Satt383	217.0	4.6	1.32	14.0
	MIM	<i>qSWPP-D1a-6</i>	D1a	155.7–170.9	Sat_112–Sat_062	159.5	2.7	1.11	6.0
		<i>qSWPP-D1a-5</i>	D1a	1207.6–222.7	Satt482–Satt383	216.3	3.4	1.03	9.3

A: 农垦基地; B: 红兴隆农场。A: Nongken Farm; B: Hongxinglong Farm.

到, *qSWPP-G-1* 在 2009 年农垦基地和 2009 年红兴隆农场同时被检测到。

检测到的 13 个单株粒重 QTL, 最高贡献率为 47.9%。在单年内 3 个单株粒重 QTL 同时被 2 种算法检测到, 分别为 *qSWPP-D1a-3*、*qSWPP-F-1* 和 *qSWPP-D1a-5*; 2 年以上重复检测到 4 个单株粒重 QTL, 分别为 *qSWPP-D1a-1*、*qSWPP-D1a-2*、*qSWPP-G-1* 和 *qSWPP-B1-1*, 最低贡献率为 8.1%, 最高贡献率为 47.9%。

2.4 单株粒重 QTL 与环境互作效应及 QTL 间上位性效应分析

将不同年份不同地点作环境因子处理, 各个环境下的数据联合分析, 对单株粒重数据进行 QTL 与环境互作效应及 QTL 间上位性效应分析。在与环境互作效应分析中检测到 1 个 QTL 与 7 种不同环境间存在互作, 为 *qSWPP-H-1*, 位于 H 连锁群 Sat₁₁₇~Sat₁₉₁ 之间, LOD 值为 3.30, 加性效应为 -0.201, 对性状贡献率为 4.75%, 表现为遗传负效应, 与环境互作效应的贡献率为 0.929%, 小于其自身的加性效应贡献率。在 2006—2010 年农垦基地种植环境下, *qSWPP-H-1* 与环境互作效应分别为 -0.116、0.252、-1.160、0.197 和 0.696; 在 2009 年和 2010 年红兴隆农场地种植环境下, *qSWPP-H-1* 与环境互作效应分别为 -0.248 和 0.382; *qSWPP-H-1* 与环境互作效应在 2006 年和 2010 年农垦基地分别达到极显著和显著水平。

在 QTL 间上位性效应分析中, 检测到 4 对影响单株粒重的加性×加性互作效应 QTL (表 4), 上位效应值在 0.0166~0.0237 之间, 贡献率在 0.202%~0.760% 之间, 解释该性状总变异的 1.017%。其中, *qSWPP-I-1* 分别与 *qSWPP-B1-2* 和 *qSWPP-J-1* 均存在上位性效应, 上位效应值分别为 0.0185 和 0.0184, 贡献率分别为 0.202% 和 0.760%; *qSWPP-B2-1* 和

qSWPP-N-1 存在互作上位性, 上位效应值为 0.0166, 贡献率为 0.419%; *qSWPP-D1a-6* 和 *qSWPP-D1b-1* 存在互作上位性, 上位效应值为 0.0237%, 贡献率为 0.32%。4 对互作效应值均为正值, 即亲本型大于重组型。4 对加性×加性上位效应均检测到与环境的互作。*qSWPP-I-1* 与 *qSWPP-B1-2* 之间存在的互作效应在 2006 年农垦基地达到极显著水平, *qSWPP-B2-1* 与 *qSWPP-N-1* 之间存在的互作效应在 2006 年农垦基地和 2009 年红兴隆农场同时达到极显著水平, *qSWPP-D1a-6* 和 *qSWPP-D1b-1* 之间存在的互作效应在 2006 年农垦基地达到显著水平。

3 讨论

本研究利用的亲本材料在品质、产量和农艺性状上具有较大的差异, 将其后代 RIL 群体用于 QTL 定位具有更多优势, 有利于发现更多的 QTL 位点。使用 WinQTL Cart 和 QTL Mapper 两种 QTL 分析软件, 采用复合区间作图法 (CIM)、多重区间作图法 (MIM) 和基于混合线性模型的复合区间作图法 (MCIM) 对大豆单株粒重进行 QTL 定位、QTL 与环境互作和上位性效应进行研究。检测到 17 个控制单株粒重的 QTL, 分别位于 D1a、B1、B2、C2、F、G 和 A1 等 7 个连锁群上, 前人研究单株粒重 QTL 主要集中在 D1a、C2、A2、F 和 M 连锁群上。本研究在 A2 和 M 连锁群上未发现 QTL 位点, 可能与群体材料和相应连锁群标记数目和定位方法有关。李杰勤等^[36]等通过对 4 种不同作图方法的比较研究, 发现不同作图方法 QTL 数目的能力不同, 其中 CIM 法发现 QTL 的能力最强, 不同作图方法定位的同一 QTL 贡献率也有差异; 一个性状 QTL 分布的真实模型和总体参数均未知, 在某一位置是否存在 QTL 还有待重复实验检测。1999 年 Kao 等^[37]用 CIM、IM 和 MIM 对松树的 F₂ 群体比较分析, 认为 MIM 具有更强的 QTL 检测能

表 4 单株粒重 QTL 上位效应
Table 4 Epistatic effects QTL of seed weight per plant

QTL	标记区间 Interval	QTL	标记区间 Interval	上位效应 AAij	贡献率 H ² (%)	AAEij1	AAEij2	AAEij3	AAEij4	AAEij5	AAEij6	AAEij7
<i>qSWPP-B1-2</i>	Satt233-Satt426	<i>qSWPP-I-1</i>	Satt530-Satt440	0.0185	0.202	-0.826**	0.421	0.144	0.313	0.200	-0.447	0.195
<i>qSWPP-B2-1</i>	Satt094-Satt556	<i>qSWPP-N-1</i>	Satt551-Satt022	0.0166	0.419	-1.250**	0.520	0.408	0.434	0.491	-1.050**	0.453
<i>qSWPP-D1a-6</i>	Sat ₁₁₂ -Sat ₀₆₂	<i>qSWPP-D1b-1</i>	Satt271-Satt274	0.0237	0.320	0.934*	-0.074	-0.059	-0.903	-0.669	0.699	0.067
<i>qSWPP-I-1</i>	Satt530-Satt440	<i>qSWPP-J-1</i>	Sat ₀₉₃ -Sat ₀₇₆	0.0184	0.760	0.354	-0.081	0.013	-0.212	0.024	0.318	-0.415

***P*<0.005; **P*<0.05。AAij 表示整体的上位效应。AAEij1、AAEij2、AAEij3、AAEij4、AAEij5、AAEij6 和 AAEij7 表示 2006(A)、2007(A)、2008(A)、2009(A)、2010(A)、2009(B) 和 2010(B) 年 7 个环境下 QTL 与环境互作的上位效应。

***P*<0.005; **P*<0.05。AAij indicates the total epistatic effect. AAEij1, AAEij2, AAEij3, AAEij4, AAEij5, AAEij6, and AAEij7 indicate the epistatic effects of QTL × environment interactions in 2006(A), 2007(A), 2008(A), 2009(A), 2010(A), 2009(B), and 2010(B), respectively.

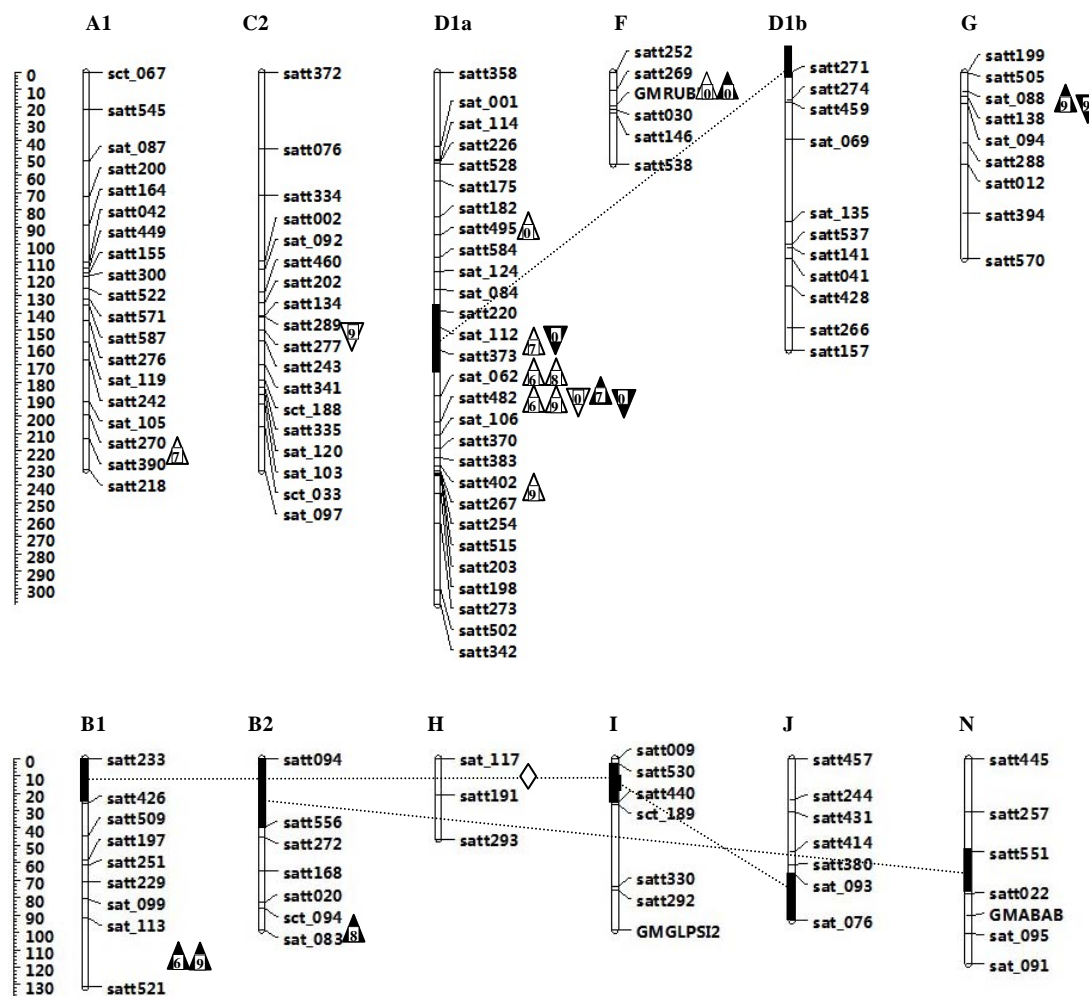


图 2 检测到的 QTL 及加性效应 QTL 在连锁群上的分布

Fig. 2 Location of QTLs and epistatic effects QTLs on linkage groups

△A 地点单株粒重(CIM); ▽B 地点单株粒重(CIM); ▲A 地点单株粒重(MIM); ▼B 地点单株粒重(MIM)。小图框中的数字表示年份, 6、7、8、9、0 分别代表 2006、2007、2008、2009 和 2010 年。◇加性效应的单株粒重 QTL, ■上位效应的单株粒重 QTL。
△Seed weight per plant in site A by CIM; ▽Seed weight per plant in site A by MIM; ▲Seed weight per plant in site B by CIM; ▼Seed weight per plant in site B by MIM. The number of in the mini-figure represents the different years, 6 means 2006, 7 means 2007, 8 means 2008, 9 means 2009, 0 means 2010. ◇QTL of seed weight per plant with additive effects; ■QTL of seed weight per plant with epistatic effects.

力和精确定位能力, 与李杰勤等^[36]研究不一致。CIM 和 MIM 两种方法定位结果的不同与估算方法、不同作物、作图群体的样本大小和作图群体容纳的标记密度与作图方法之间的关系有关, 找到不同作物不同性状与定位方法之间的合适模型来定位相关 QTL 还需进一步研究。单年单环境利用 2 种方法同时检测到 3 个控制单株粒重的 QTL, 分别为 *qSWPP-D1a-3*、*qSWPP-F-1* 和 *qSWPP-D1a-5*, 通过比较大豆图谱 SoyMap2 发现, *qSWPP-D1a-5* 与朱晓丽^[16]利用东北春大豆在 D1a 连锁群上定位到的控制单株粒重的 QTL 位点位置完全一致。利用 MIM 方法 2 次检

测到的单株粒重 QTL 位点 *qSWPP-B1-1* 贡献率较高, 分别为 47.9% 和 35.8%, 受环境影响小, 遗传较稳定, 具有较高的可靠性。

前人在单一环境下定位 QTL, 无法评价该 QTL 定位结果的稳定性, 基于目前多种 QTL 定位的方法只是将定位结果简单比较, 在多环境下定位 QTL 是非常必要的。本研究利用 WinQTL Cart 对同一研究材料在 5 年 2 点多种环境条件下定位到 13 个控制单株粒重的 QTL, 分布在 7 个连锁群, 分别为 D1a、B1、B2、C2、F、G 和 A1 连锁群上, 其中 *qSWPP-D1a-1*、*qSWPP-D1a-2*、*qSWPP-B1-1* 和 *qSWPP-G-1* 4 个 QTL

在两年以上同时被检测到, 受环境影响较小, 具有一定的遗传稳定性。通过比较大豆图谱 Soymap2 发现, 仅在 2009 年红兴隆农场检测到的 *qSWPP-C2-1* 位点的左标记 Satt289 与荆慧贤^[17]利用大豆 138 群体定位的位点 Satt289 一致、与 Zhang 等^[13]定位的单株粒重 QTL 位点 yd5 标记 Satt557 差 0.16 cM、与蒋志春等^[21]在 C2 连锁群上定位的单株粒重 QTL 位点右标记 Satt365 差 0.67 cM; *qSWPP-B1-1* 的贡献率最高, 为 47.9%, 仅在本研究被发现, 有待进一步鉴定; 在 D1a 连锁上的 QTL 主要集中在 Sat_112-Satt383 之间, 存在主效 QTL 的可能性较大。Fulton 等^[38]认为在多种环境中检测到的 QTL 可能比那些表现出更高效应值但是只能在一种环境中检测到的 QTL 更有用, 这样的 QTL 在转移到新的遗传背景或在不同的环境条件下评价时更稳定。

数量性状受多基因控制, 表型易受环境影响, 研究基因与环境的互作关系, 发现特定环境下特异表达的 QTL 以及在各种环境条件下都可以稳定遗传的 QTL, 为分子辅助育种奠定理论基础。本研究检测到 1 个 QTL 与环境互作, 但是在 CIM 或 MIM 两种定位方法定位到的主效 QTL 中这个 QTL 并未被检测到。Guzman 等^[39]对 2 个大豆群体进行基因与环境互作研究, 认为未被检测到的主效 QTL 或效应较弱的 QTL 与环境存在较有意义的互作现象。上位性效应是基因座位间的非加性遗传效应, 是偏离单个基因独立存在时效应总和的效应, 上位效应是复杂性状的主要遗传基础^[40-44], 利用 QTLMapper 联合分析了 7 种环境下的数据, 得到 4 对上位效应 QTL, *qSWPP-I-1* 分别与 *qSWPP-B1-2* 和 *qSWPP-J-1* 存在上位性互作, *qSWPP-B2-1* 在 2008 年省农垦育种基地被 MIM 方法检测到, 加性效应为 1.63, *qSWPP-D1a-6* 在 2010 年红兴隆农场被 MIM 方法检测到, 加性效应为 1.11。上位性分为 2 种类型, 条件型互作, 指某个单位点对性状的效应依赖于另一位点的某一基因型存在; 互适型互作, 指 2 个位点单独存在时对性状无效应, 而当这两个位点在一起时却能产生作用。在 7 个环境条件下分析的互作效应中, 不论是 QE, 还是 QTL 间上位性效应, 效应值和贡献率都很低, 受到环境因素影响的同时, 也受到其他控制单株粒重 QTL 位点的影响, 甚至还有环境和遗传相互作用的

影响。

遗传图谱质量、环境条件对定位 QTL 的数量有限制性, 而与作物相关性状准确的分析方法, 相应

的分析模型, 对定位 QTL 结果的可靠性有较大的影响。比较前人研究结果, 本研究单年单一环境下利用两种方法同时检测到的位点 *qSWPP-D1a-3*、*qSWPP-F-1* 和 *qSWPP-D1a-5*, 2 年以上同时被检测到位点 *qSWPP-D1a-1*、*qSWPP-D1a-2*、*qSWPP-B1-1* 和 *qSWPP-G-1* 及单年检测到的位点 *qSWPP-C2-1* 均为进一步研究大豆单株粒重提供参考性价值。大豆单株粒重是大豆重要的产量性状, 对于评估产量具有直观性, 运用分子手段初步定位控制单株粒重的主效 QTL、研究 QTL 与环境、QTL 间的上位性效应, 利用表型与基因型相结合, 了解基因之间的互作关系, 分析互作效应对性状的影响, 为分子辅助育种及聚合育种奠定理论基础, 对培育大豆高产品种具有重要的实践意义。

4 结论

在五年两点多种环境条件下定位 17 个控制单株粒重的 QTL, 4 个 QTL 在 2 年以上同时被检测到; 7 种环境下的数据联合分析得到 1 个 GE 互作 QTL 和 4 对上位性效应 QTL。2 年以上检测到较稳定的主效 QTL, 对于性状的贡献率较大; 与环境互作的 QTL 及上位互作的微效 QTL 效应和贡献率均较小。初步分析了互作效应对性状的影响, 为单株粒重分子辅助育种的实现提供了理论指导。

References

- [1] Shan C-Y(单彩云), Wei Y-G(魏玉光), Zhang Y-J(张延军), Li X-H(李晓辉), Nie L(聂录), Dong X-L(董秀兰), Liu C(刘成). Grey correlation degree analysis on main traits of soybean varieties in Heilongjiang Province. *Soybean Sci* (大豆科学), 2009, 28(5): 945-948 (in Chinese with English abstract)
- [2] Hu Z-B(胡振帮), Zhu R-S(朱荣胜), Gao Y-L(高运来), Liu C-Y(刘春燕), Jiang H-W(蒋洪蔚), Han D-W(韩冬伟), Hu G-H(胡国华), Chen Q-S(陈庆山). Grey correlation degree analysis between seed weight per plant and other major agronomic traits with soybean varieties in Heilongjiang Province. *J Northeast Agric Univ* (东北农业大学学报), 42(11): 57-62 (in Chinese with English abstract)
- [3] Xu Z-R(徐泽茹), Cao J-F(曹金锋), Wang R-F(王茹芳), Hu T-H(胡铁欢), Lu S-H(卢思慧), Gao G-J(高广居), Wu F-X(吴凤训). Grey relational grade analysis on yield and main agronomic characters of soybean. *J Hebei Agric Sci* (河北农业科学), 2010, 14(2): 1-2 (in Chinese with English abstract)
- [4] Keim P, Diers B W, Olson T C, Shoemaker R C. RFLP mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits. *Genetics*, 1990, 126: 735-742
- [5] 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
- [6] Wang D, Graef G L, Procopiuk A M, Diers B W. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean back-cross populations. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 458–467
- [7] 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
- [8] Li D D, Pfeiffer T W, Cornelius P L. Soybean QTL for yield and yield components associated with *Glycine soja* alleles. *Crop Sci*, 2008, 48: 571–581
- [9] Huang Z-W(黄中文), Zhao T-J(赵团结), Yu D-Y(喻德跃), Chen S-Y(陈受宜), Gai J-Y(盖钧铭). Detection of QTLs of yield related traits in soybean. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, 2009, 42(12): 4155–4165 (in Chinese with English abstract)
- [10] Sun Y N, Pan J B, Shi X L, Du X Y, Wu Q, Qi Z M, Jiang H W, Xin D W, Liu C Y, Hu G H, Chen Q S. Multi-environment mapping and meta-analysis of 100-seed weight in soybean. *Mol Biol Rep*, 2012, 39: 9435–9443
- [11] 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 yield, yield components, and lodging in soybean. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2009, 35(5): 821–830 (in Chinese with English abstract)
- [12] Qi Z-M(齐照明), Sun Y-N(孙亚男), Chen L-J(陈立君), Guo Q(郭强), Liu C-Y(刘春燕), Hu G-H(胡国华), Chen Q-S(陈庆山). Meta-analysis of 100-seed weight QTLs in soybean. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, 2009, 42(11): 3795–3803 (in Chinese with English abstract)
- [13] 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
- [14] Li W X, Zheng D H, Van K, Lee S H. QTL Mapping for major agronomic traits across two years in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *J Crop Sci Biotech*, 2008, 11: 171–90
- [15] Wang Z(王珍). Construction of Soybean SSR Based Map and QTL Analysis Important Agronomic Traits. MS Thesis of Guangxi University, 2004 (in Chinese with English abstract)
- [16] Zhu X-L(朱晓丽). Constructing of Genetic Linkage Map and QTL Mapping of Important Agronomic Traits in Two Soybean Populations. MS Thesis of Northeast Agricultural University, 2006 (in Chinese with English abstract)
- [17] Jing H-X(荆慧贤). QTL analysis of Quality and Yield related Traits in Soybean. MS Thesis of Hebei Normal Univerisity, 2008 (in Chinese with English abstract)
- [18] Wang X(汪霞), Xu Y(徐宇), Li G-J(李广军), Li H-N(李河南), Gen W-Q(艮文全), Zhang Y-M(章元明). Mapping quantitative trait loci for 100-seed weight in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2010, 36(10): 1674–1682 (in Chinese with English abstract)
- [19] Yan Z-L(杨竹丽), Li G-Q(李贵全). The QTL analysis of important agronomic traits on a RIL population from a cross between Jinda 52 and Jinda 57. *Acta Agric Boreali Sin (华北农学报)*, 2010, 25(2): 88–92 (in Chinese with English abstract)
- [20] 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, 6(4): 399–405 (in Chinese with English abstract)
- [21] Jiang C-Z(蒋春志), Pei C-J(裴翠娟), Jing H-X(荆慧贤), Zhang M-C(张孟臣), Wang T(王涛), Di R(邸锐), Liu B-Q(刘兵强), Yan L(闫龙). QTL analysis of soybean Quality and Related character. *Acta Agric Boreali Sin (华北农学报)*, 2011, 26(5): 127–130 (in Chinese with English abstract)
- [22] Mian M A R, Bailey M A, Tamulonis J P, Shipe E R, Carter T E Jr, Parrott W A, Ashley D A, Hussey R S, Boerma H R. Molecular markers associated with seed weight in two soybean populations. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 1011–1016
- [23] Campbell B T, Baenziger P S, Gill K S, Eskridge K M, Budak H, Erayman M, Dweikat I, Yen Y. Identification of QTLs and Environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat. *Crop Sci*, 2003, 43: 1493–1505
- [24] Hu X(胡霞), Shi Y-M(石瑜敏), Jia Q(贾倩), Xu Q-Q(徐琴), Wang Y(王韵), Chen K(陈凯), Sun R(孙勇), Zhu L-H(朱苓华), Xu J-L(徐建龙), Li Z-K(黎志康). Analyses of QTLs for rice panicle and milling quality traits and their interaction with environment. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2011, 37(7): 1175–1185 (in Chinese with English abstract)
- [25] Bateson W. Mendel's Principles of Heredity. Cambridge: Cambridge University Press, 1909
- [26] Eshed Y, Zamir D. Less-than-additive epistatic interactions of quantitative trait loci in tomato. *Genetics*, 1996, 143: 1807–1817
- [27] Yu S B, Li J X, Xu C G, Tan Y F, Gao Y J, Li X H, Zhang Q. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in anelite rice hybrid. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 9226–9231
- [28] 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
- [29] Jansen R C, Van Ooijen J M, Stam P. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 33–37
- [30] Veronica C, Pablo F R, Valeria B, Gerardo L. Cervigni, Ruben M, Carlos A J, Viviana C E. Mapping of main and epistatic effect QTLs associated to grain protein and gluten strength using a RIL population of durum wheat. *J Appl Genet*, 2011, 52: 287–298
- [31] Gao Y-M(高用明), Zhu J(朱军), Song Y-S(宋佑胜), He C-X(何慈信), Shi C-H(石春海), Xing Y-Z(邢永忠). Use of permanent F₂ population to analyze epistasis and their inter-action effects with environments for QTLs controlling heading date in rice. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2004, 30(9): 849–854 (in Chinese with English abstract)

- [32] Shan Q-P(单大鹏), Qi Z-M(齐照明), Qiu H-M(邱红梅), Shan C-Y(单彩云), Liu C-Y(刘春燕), Hu G-H(胡国华), Chen Q-S(陈庆山). Epistatic effects of QTLs and QE interaction effects on oil content in soybean. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(6): 952–957 (in Chinese with English abstract)
- [33] Zhao Z-M(赵芳明), Zhang G-Q(张桂权), Zeng R-Z(曾瑞珍), Yang Z-L(杨正林), Ling Y-H(凌英华), Sang X-C(桑贤春), He G-H(何光华). Analysis of epistatic and additive effects of QTLs for grain shape using single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2011, 37(3): 469–476 (in Chinese with English abstract)
- [34] Chen Q-S(陈庆山), Zhang Z-C(张忠臣), Liu C-Y(刘春燕), Wang W-Q(王伟权), Li W-B(李文滨). Construction and analysis of soybean genetic map using recombinant inbred line of Charleston \times Dongnong 594. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2005, 38(7): 1312–1316 (in Chinese with English abstract)
- [35] 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
- [36] Li J-Q(李杰勤), Zhang Q-J(张启军), Ye S-P(叶少平), Zhao B(赵兵), Liang Y-S(梁永书), Peng Y(彭勇), Wu F-Q(吴发强), Wang S-Q(王世全), Li P(李平). Comparative research on four mapping methods of QTLs. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 11: 1473–1477
- [37] Kao C H, Zeng Z B, Teasdale R D. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. 1999, 152: 203–216
- [38] Fulton T M, Beck-Bunn T, Emmatty D, Eshed Y, Lopez J, Petiard V, Uhlig J, Zamir D, Tanksley S D. QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 881–894
- [39] 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
- [40] Liao C Y, Wu P, Hu B, Yi K K. Effects of genetic background and environment on QTL and epistasis for rice (*Oryza sativa* L.) panicle number. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 104–111
- [41] Jiang L-R(江良荣), Wang W(王伟), Huang J-X(黄建勋), Huang R-Y(黄荣裕), Zheng J-S(郑景生), Huang Y-M(黄育民), Wang H-C(王侯聪). Analysis of epistatic and QE interaction effects of QTLs for grain shape in rice. *Mol Plant Breed* (分子植物育种). 2009, 7(4): 690–698 (in Chinese with English abstract)
- [42] Chase K, Adler F R, Lark K G. Epistat: a computer program for identifying and testing interactions between pairs of quantitative trait loci. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 724–730
- [43] Liu G F, Yang J, Xu H M, Zhu J. Influence of epistasis and QTL \times environment interaction on heading date of rice (*Oryza sativa* L.). *J Genet Genom*, 2007, 34: 608–615
- [44] Li Z, Pinson S R, Park W D, Paterson A H, Stansel J W. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, 1997, 145: 453–465