

# 两个大豆开花期 QTL 定位及对农艺性状的影响分析

王 涛<sup>1 2</sup> 杨春燕<sup>2</sup> 赵青松<sup>2</sup> 闫 龙<sup>2</sup> 肖付明<sup>3</sup> 智海剑<sup>1</sup> 张孟臣<sup>2</sup>

(1. 国家大豆改良中心 南京农业大学大豆研究所 作物遗传与种质创新国家重点实验室 江苏 南京 210095;

2. 河北省农林科学院 粮油作物研究所 国家大豆改良中心石家庄分中心 农业部黄淮海大豆生物学与遗传

育种重点实验室 河北省作物遗传育种重点实验室 河北 石家庄 050031; 3. 邯郸市农业科学院 河北 邯郸 056001)

**摘要:**以冀豆 12 为母本,冀 nf 58 为父本通过杂交构建包含 175 个家系的  $F_{9:11}$  重组自交系群体为试验材料。采用 134 个 SSR 标记,利用 Kosambi 函数绘制了一张包含 117 个标记,长度为 1 373.6 cM 的遗传图谱。运用 QTL Cartographer v2.5 软件的复合区间作图法(CIM)和 QTL Network 2.0 软件的基于混合线性模型的区间作图法(NWIM)同时检测到 2 个控制开花期性状的 QTL。其中  $qFTO-1$  定位在 O 连锁群标记区间 Satt581 ~ Sat\_190 内,加性效应值分别为 2.49 和 2.02,增效基因来自 nf 58,贡献率最高为 27.2%;  $qFTC2-1$  定位在 C2 连锁群标记区间 Satt557 ~ Sat\_251 内,加性效应值分别为 -3.50 和 -3.84,增效基因来自冀豆 12,贡献率最高为 55.6%。2 个连锁群上 QTL 间存在加性 × 加性上位互作效应。效应值为 -0.672 8,重组型大于亲本型。2 个 QTL 对产量相关性状有显著影响,与表型相关分析结果的趋势一致。其中  $qFTO-1$  平均提高单株产量 2.62 g,  $qFTC2-1$  平均提高单株产量 2.26 g。这些研究为分子标记辅助育种及分子克隆提供理论依据。

**关键词:**大豆;开花期;相关分析;QTL;上位互作效应

中图分类号: S565.03 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)02-0063-07

## Two Quantitative Trait Loci for Flowing Time and Their Effect on Agronomic Traits in Soybean

WANG Tao<sup>1 2</sup>, YANG Chun-yan<sup>2</sup>, ZHAO Qing-song<sup>2</sup>, YAN Long<sup>2</sup>, XIAO Fu-ming<sup>3</sup>,  
ZHI Hai-jian<sup>1</sup>, ZHANG Meng-chen<sup>2</sup>

(1. National Center for Soybean Improvement, Soybean Research Institute, Nanjing Agricultural University, National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang Branch Center of National Center for Soybean Improvement, North China Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Soybean, Hebei Genetic Breeding Laboratory, Shijiazhuang 050035, China; 3. Handan Agriculture Academy of Sciences, Handan 056001, China)

**Abstract:** A cross of Jidou 12 and nf 58 was made to construct a recombinant inbred line of  $F_{9:11}$  population which has 175 progenies as the experimental material. A genetic linkage map of soybean genome was constructed, which include 117 markers and covering 1 373.6 cM. CIM method of QTL Cartographer v2.5 software and NWIM method of QTL Network 2.0 were used to identify quantitative trait loci and two QTLs were detected.  $qFTO-1$  were located in the marker interval Satt581 ~ Sat\_190 of O linkage group, additive value were 2.49 and 2.02, favorable gene from nf 58 and the highest genetic contribution rate is 27.2%.  $qFTC2-1$  was located in the marker interval Satt557 ~ Sat\_251 of C2 linkage group, additive value were -3.50 and -3.84, favorable gene from Jidou 12 and the highest genetic contribution rate is 55.6%. Additive × Additive epistatic effect was existent between the two QTLs. The value is -0.672 8 and the recombinant type is better than the parent. The two QTL effected on yield related

收稿日期: 2012-01-08

基金项目: 国家“863”计划(2012AA101106); 国家自然科学基金(31000719); 国家转基因生物新品种培育重大专项(2011ZX08009-088B); 国家现代农业产业技术体系(CARS-004-PS06)

作者简介: 王 涛(1985-),男,河北邢台人,硕士,主要从事大豆分子数量遗传与育种研究。

通讯作者: 张孟臣(1956-),男,河北衡水人,研究员,硕士,主要从事大豆遗传育种研究。

智海剑(1957-),男,河北元氏人,教授,博士,主要从事大豆抗病育种研究。

traits obviously and consistent to the result of phenotype analysis. qFTO-1 can increase 2.62 g of yield per plant and qFTC2-1 can increase 2.26 g. These studies provide a theoretical basis for marker-assisted breeding and molecular cloning.

**Key words:** Soybean; Flowering time; Correlation analysis; Quantitative trait loci; Epistatic effect

生育期是大豆最重要的生态性状。大豆开花期是重要的生育期性状之一,是控制营养生长与生殖生长转化的重要因素。开花期的早晚对多个产量相关性状都有影响,从而影响产量。关于开花期与产量性状的相关研究已有不少报道<sup>[1-3]</sup>,但由于试验材料、试验气候条件的差异以及记载结果受人为因素的影响而导致结果不尽相同。

前人有很多研究都检测到了与开花期和成熟期相关主基因的存在。早在 1971 年, Bernard<sup>[4]</sup>以 Clark 为轮回亲本构建的近等基因系为材料,研究大豆开花期和成熟期的遗传,发现有 2 对主基因与这 2 个性状有关,其中供体亲本 T175 携带晚熟基因 *E1*, T245 携带早熟基因 *e2*。*E1* 延长出苗到开花的时间,缩短开花到成熟的时间;*E2* 则同时延长开花期和成熟期。但就全生育期而言, *E1* 的基因效应大于 *E2*。由于近等基因系群体的遗传背景相近,所以 Bernard 的结果可靠,被广泛认可。Buzell 等<sup>[5-6]</sup>发现的 *E3e3* 和 *E4e4* 基因不但与大豆开花期和成熟期有关,同时也与光周期反应敏感性有关,显性基因型延迟开花和成熟,对光周期反应敏感;纯合隐性基因型提早开花和成熟,对光周期反应钝感。*E3* 基因的效应大于 *E4*,且对 *e4* 有上位性作用<sup>[7]</sup>。*E1*、*E2*、*E3* 基因之间存在互作,且基因与环境之间也存在互作<sup>[8]</sup>。McBlain<sup>[9]</sup>在研究 L64-4830 × Haroso 的  $F_2$  群体时发现, L64-4830 中存在控制开花期和成熟期的基因 *E5e5*,显性基因延迟开花和成熟,隐性基因促进开花和成熟<sup>[10]</sup>。*E6e6* 基因是在短日条件下研究大豆开花期和成熟期遗传时被发现的,所用群体为栽培品种及其自发突变体的杂交后代,隐性基因型延迟开花和成熟,显性基因型促进开花和成熟<sup>[11]</sup>。Cober 和 Voldeng<sup>[12]</sup>在 2001 年发现了控制大豆开花期和成熟期的新基因 *E7*,其显性基因延长开花期和成熟期,但遗传效应较小。*E7E7* 基因型对光质敏感<sup>[13]</sup>。

随着分子标记的发展,特别是 SSR 标记的出现,大豆一些重要性状的 QTL 逐步被定位到相应连锁群上。自 Keim 等<sup>[14]</sup>首次对大豆开花期和成熟期相关基因进行定位以来,已在不同群体定位到至少 42 个与开花期性状相关的标记位点,46 个与成熟期性状相关的标记位点<sup>[15-23]</sup>,所得标记能解释的表型变异

范围在 3.80% ~ 69.7%,分布在 A2、B1、C1、C2、F1、F2、E、G、H、I、J、K、L、M、N2 等连锁群上。Mansur<sup>[18]</sup>以 Minsoy × Noir 1 杂交  $F_2$  群体为材料,在 C2 连锁群上定位了一个重要的控制大豆花期的 QTL 位点。Lee 等<sup>[24]</sup>利用 PI97100 × Coker237 杂交获得的  $F_2$  群体,在 K 连锁群上定位了与大豆开花期和成熟期性状相关的 QTL 位点,可以解释 26.2% ~ 31.2% 的表型变异。Tasma<sup>[23]</sup>以 PI317.336 × Corsoy 杂交获得的  $F_{6:7}$  RIL 群体的 101 个子代与 PI317.334B × Corsoy 杂交获得的  $F_{6:7}$  RIL 群体的 100 个子代为材料,在 2 个群体的 C2 连锁群上同时定位了控制 R1、R3、R7 和光周期不敏感的 QTL 位点。这些 QTL 位点可解释的表型变异范围是 3.9% ~ 18.3%。Zhang 等<sup>[22]</sup>利用科丰 1 号 × 南农 1138-2 杂交获得 182 个重组自交系构建遗传图谱,定位到了 8 个开花期性状 QTL 位点和 11 个成熟期性状 QTL 位点,分别位于 B1、C2 和 E 连锁群上,其中 fd5、fd6 和 fd73 个位点分别可以解释 20% 以上的表型变异。吴晓雷等<sup>[25]</sup>利用科丰 1 号 × 南农 1138-2 杂交获得的 RIL 群体在 C2、F、N 连锁群上定位了控制大豆开花期的 QTL 位点。值得提及的是, Yamanaka 等<sup>[15]</sup>以 Misuzudaizu × Moshidou Gong 503 杂交  $F_2$  群体为材料,定位到的位于 C2 连锁群上的标记位点 AG36d 可解释高达 69.7% 的表型变异。他们利用 RHL 群体将标记位点与基因 FT1 间距离缩小到 0.1 cM<sup>[16]</sup>,所得标记 Satt365 恰与 Molnar 等<sup>[17]</sup>利用近等基因系定位到的 *E1* 等位。因此, Satt365 可作为 *E1* 基因的标记位点。宁慧霞等<sup>[26]</sup>归纳了前人研究结果中与开花期基因 *E1* 紧密连锁的分子标记,包括 Satt277、Satt286、Satt289、Satt365 和 Satt577,不同研究者结果略有差异。丛花等<sup>[27]</sup>利用重组自交系群体对大豆开花期的 QTL 进行定位分析,定位于 O 连锁群上的 QTL 两年可重复检测到,位于标记 Satt581 ~ Sat\_307 区间内, LOD 值介于 3.37 ~ 3.56,可解释的遗传变异在 14.9% ~ 15.7%,与 Yamanaka 等<sup>[15]</sup>定位于 O 连锁群上的开花期 QTL 共同对应于大豆的 *E2* 开花期基因。

大豆在不同地区有其特有的生育期遗传结构<sup>[28-30]</sup>。不同研究者所用群体材料、试验条件和试验方法的不同以及环境效应的影响,致使定位结果

不尽相同。目前对大豆开花期性状 QTL 的定位研究大多限于单位点的主效应 QTL,很少考虑 QTL 间的上位效应及与环境的互作效应。此外,关于开花期与重要农艺性状的相关性研究较多,但利用开花期 QTL 对重要农艺性状进行影响分析的研究少有报道。本研究以冀豆 12  $\times$  nf 58 构建的  $F_{9:11}$  重组自交系群体为研究对象,在石家庄环境下对各性状间进行相关性研究,定位控制开花期性状的 QTL 和进行 QTL 间的互作效应分析,并利用定位的 QTL 来研究对重要农艺性状的影响,为分子标记辅助育种和分子克隆提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

以河北农林科学院粮油作物研究所育成的 2 个大豆品种冀豆 12 和 nf 58 通过杂交利用单粒传法构建的  $F_{9:11}$  重组自交系群体(138RIL 群体)为试验材料,共 175 个家系。冀豆 12 夏播至开花期 43 d,生育期 95 d,属于中早熟高蛋白大豆品种。nf 58 夏播至开花期 35 d,生育期 109 d,属于黄淮海夏大豆中熟高油品种。

### 1.2 试验方法

1.2.1 田间设计和性状调查 重组自交系群体及亲本于 2011 年在石家庄藁城试验站夏播种植。3 次重复,随机区组设计,行长 2.0 m,行距 0.5 m。待群体每家系内开花株数和成熟株数达到 50% 时开始调查开花期和成熟期性状并记录。成熟后每重复每家系取中间 10 株进行室内考种。各农艺性状的数据来自 3 次重复的平均值。

1.2.2 SSR 引物筛选 参照 Cregan 的“大豆公共图谱”选择 SSR 引物。从 347 对引物中筛选在母本冀豆 12 与父本冀 nf 58 之间有差异的 SSR 引物 134 对用于后代群体扩增。

1.2.3 DNA 提取、PCR 扩增反应和扩增产物检测 在田间各株系和亲本内随机选取等量的新鲜叶片,按照 SDS 方法提取亲本及后代群体 DNA。

PCR 扩增反应采用 20  $\mu$ L 反应体系:总 DNA 20

ng,每条引物 0.3  $\mu$ L,dNTP 1.5  $\mu$ L,10  $\times$  Buffer 2.0  $\mu$ L,Taq 聚合酶 0.2  $\mu$ L,用 ddH<sub>2</sub>O 补足至 20  $\mu$ L。PCR 反应条件为:94  $^{\circ}$ C 预变性 5 min,进入循环:94  $^{\circ}$ C 变性 30 s;47  $^{\circ}$ C 复性 30 s;72  $^{\circ}$ C 延伸 30 s;循环 35 次后在 72  $^{\circ}$ C 延伸 5 min,置于 4  $^{\circ}$ C 保存。

变性聚丙烯酰胺凝胶电泳方法:取 10  $\mu$ L PCR 样品,在 95  $^{\circ}$ C 变性 3 min,立即放至冰上冷却。PCR 产物在 6% 的聚丙烯酰胺测序胶上,90 W 恒功率下电泳,约 90 min 分离(根据片段大小确定)。染色方法采用银染。显影结束后拍照记录数据。

1.2.4 数据记录 对于共显性 SSR 标记,根据其特点及扩增的电泳结果,将与冀豆 12 相同的 SSR 标记带型记为 A,与 nf 58 带型相同的记为 B。杂合带型记为 H,缺失或模糊带型记为\_。

1.2.5 数据分析与 QTL 定位 表型数据分析:运用 SPSS Statistics 17.0 和 SAS 9.1 统计分析软件。

遗传图谱构建:应用 Map Manager QTXb20 软件构建群体分子遗传图谱,用 Kosambi 函数将重组率转换成图距单位(cM)。

QTL 定位分析:利用 Windows QTL Cartographer v2.5 软件的复合区间作图法(CIM)<sup>[31]</sup>和 Network 2.0 软件的基于混合线性模型的区间作图法(NWIM)定位 QTL。测试窗口均设定为 10 cM,Walk speed 分别为 2,1 cM 2 个软件均进行 1 000 次排列获得 QTL 显著的 LOD 阈值和  $F$  值( $P < 0.05$ )。

互作效应分析:利用 QTLNetwork 2.0 软件进行 QTL 间的互作效应分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 开花期性状表型分析及对主要农艺性状的影响

利用 SPSS 17.0 分析软件对  $F_{9:11}$  群体开花期性状进行表型分析(表 1),发现群体的开花期性状分离明显,呈现连续变异,表现为数量性状的特征。各性状均表现有超亲分离现象,差异明显。峰度及偏度的绝对值均小于 1,基本符合正态分布,满足 QTL 定位的要求。

表 1 RIL 群体开花期性状表型特征值

Tab. 1 Phenotypic characteristics for flowering time in population of RIL

| 开花期性状<br>Flower time trait | 冀豆 12/d<br>JD 12 | nf 58/d<br>nf 58 | 最大值/d<br>Max | 最小值/d<br>Min | 平均值/d<br>Average | 极差/d<br>Range | 峰度<br>Kurt | 偏度<br>Skew | 标准差<br>SD |
|----------------------------|------------------|------------------|--------------|--------------|------------------|---------------|------------|------------|-----------|
| 重复 1 Repeat 1              | 44               | 38               | 54           | 32           | 39.98            | 21            | 0.191      | 0.654      | 4.92      |
| 重复 2 Repeat 2              | 43               | 35               | 53           | 32           | 40.81            | 22            | -0.075     | 0.519      | 5.02      |
| 重复 3 Repeat 3              | 42               | 35               | 28           | 53           | 40.65            | 25            | 0.127      | 0.592      | 4.91      |
| 平均值 Average                | 43               | 36               | 32           | 51           | 40.48            | 19            | -0.183     | 0.625      | 4.63      |

对  $F_{9:11}$  群体开花期性状 3 次重复间做单因素方

差分析(表 2)。显著性分析结果为 0.257 7 > 0.05,

说明  $F_{9:11}$  群体的开花期性状在 3 次重复间差异不显著,受环境效应的影响小,数据可靠。

如表 3 所示,开花期与株高、主茎节数、单株荚数、单株粒质量、单株粒数和成熟期均呈极显著正相

关,与百粒质量呈不显著正相关,与成熟期的相关系数最高,达到 0.866。由此可得,开花期适当地延长会不同程度地增加株高、主茎节数、有效荚数和单株粒数,从而提高单株产量,但同时伴随成熟期的延长。

表 2 RIL 群体开花期性状 3 次重复间的单因素方差分析

Tab. 2 One-way ANOVA for trait of flowering time between three repeats in population of RIL

| 原材料 Source | 自由度 Df | 均方差 Mean square | F 值 F value | 显著性 $Pr > F$ |
|------------|--------|-----------------|-------------|--------------|
| 3 次重复      | 2      | 33.31           | 1.36        | 0.257 7      |

表 3 开花期与主要农艺性状的相关系数

Tab. 3 Correlatin coefficient between flowering time and main agronomic traits

| 性状 Traits | 株高 PH    | 主茎节数 NMSN | 单株荚数 NPP | 单株粒质量 SWP | 单株粒数 NSP | 百粒质量 100SW | 成熟期 MT   |
|-----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|------------|----------|
| 开花期 FT    | 0.600 ** | 0.585 **  | 0.549 ** | 0.568 **  | 0.564 ** | 0.038      | 0.866 ** |

注 “\*\*”表示在 0.01 水平上差异显著。

Note “\*\*” indicates significance at the 0.01.

## 2.2 开花期 QTL 定位及互作效应分析

对在冀豆 12 × nf 58 的后代群体中分离的 134 个 SSR 标记进行连锁分析,利用 Map Manager QTXb20 软件构建了一张包含 117 个 SSR 标记,长度为 1 373.6 cM 的遗传连锁图谱。利用 Windows QTL Cartographer v2.5 软件采用复合区间作图法 (CIM) 共检测到 2 个控制开花期性状的 QTL,为 qFTO-1 和 qFTC2-1。其中 qFTO-1 定位于 O 连锁群标记区间 Satt581 ~ Sat\_190 内,加性效应为 +2.49,增效基因来自于父本 nf 58,LOD 值为 18.95,贡献率为 27.2%。qFTC2-1 定位于 C2 连锁群标记区间 Satt557 ~ Sat\_251 内,加性效应为 -3.50,增效基因来自母本冀豆 12,LOD 值为 37.90,贡献率为 55.6%。利用 QTLNetwork 2.0 定位软件采用区间作图法 (NWIM) 检测到 2 个 QTL 与上述软件定位结果所在的连锁群和标记区间相同,加性效应为 2.02

和 -3.84,LOD 值为 14.63 和 38.80,可解释的表型变异分别为 7% 和 50.8%。2 个 QTL 均可被 2 个软件检测到,证明其存在可信度较高(表 4、图 1)。

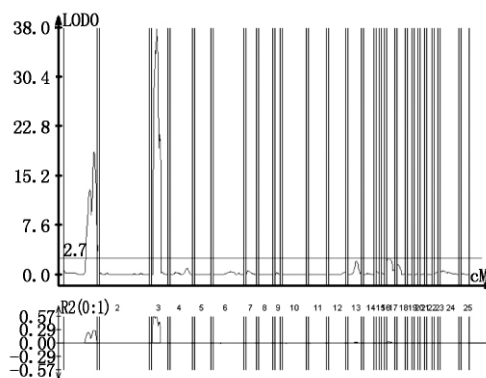


图 1 群体开花期性状 QTL 定位的似然比图谱

Fig. 1 Likelihood ratio maps of QTL mapping for flowering time in the population

表 4 群体开花期性状 QTL 定位结果

Tab. 4 QTL mapping for flowering time in the population

| QTL                          | 连锁群 Linkage group | 加性效应 Additive | LOD 值 LOD score | 位置 /cM Position | 置信区间 /cM Confidence interval | 标记区间 Marker interval | 解释效应 /% $R^2$ |
|------------------------------|-------------------|---------------|-----------------|-----------------|------------------------------|----------------------|---------------|
| WinQTLcart v2.5 复合区间作图 (CIM) |                   |               |                 |                 |                              |                      |               |
| qFTO-1                       | O                 | 2.49          | 18.95           | 117.67          | 114.5 ~ 120.4                | Satt581 ~ Sat_190    | 27.2          |
| qFTC2-1                      | C2                | -3.50         | 37.90           | 17.90           | 17.5 ~ 18.9                  | Satt557 ~ Sat_251    | 55.6          |
| QTL Network 2.0 区间作图 (NWIM)  |                   |               |                 |                 |                              |                      |               |
| qFTO-1                       | O                 | 2.02          | 14.63           | 111.50          |                              | Satt581 ~ Sat_190    | 7.0           |
| qFTC2-1                      | C2                | -3.84         | 38.80           | 13.90           |                              | Satt557 ~ Sat_251    | 50.8          |

注: 对于 138RIL 群体,加性效应为正时供体亲本是冀 nf 58,为负时供体亲本是冀豆 12。

Note: As RIL population 138, positive additive effect is from nf 58 while that with negative one is from Jidou 12.

为验证定位于 C2 和 O 连锁群上的 QTL 之间是否存在互作效应,将 2 个连锁群上的 QTL 作为 2 个固定因素,开花期表型值作为独立变量,通过双因素方差分析来确定 2 个连锁群上的 QTL 是否存在互

作。分析结果为  $0.015 2 < 0.02$ ,达到显著水平,证明 C2 和 O 连锁群上的 QTL 间存在互作效应(表 5)。

利用 QTLNetwork 2.0 软件对定位到的 QTL 进行

交互效应分析发现 2 个 QTL 间存在加性 × 加性上位 重组型大于亲本型( 表 6、图 2) 。  
交互效应 贡献率为 1.57% ,效应值为 -0.672 8 ,为

表 5 以 C2 和 O 连锁群上 QTL 为固定因素的双因素方差分析表

| Tab.5 Two-way analysis of variance for the QTL in the C2 and O linkage group as fixed factors |           |                    |                |               |
|---|-----------|--------------------|----------------|---------------|
| 因素<br>Factor  | 自由度<br>Df | 均方差<br>Mean square | F 值<br>F value | 显著性<br>Pr > F |
| qFTC2-1   | 1         | 489.69             | 61.63          | <0.000 1      |
| qFTO-1  | 1         | 946.66             | 238.28         | <0.000 1      |
| qFTC2-1 × qFTO -1   | 1         | 48.10              | 6.05           | 0.015 2       |

表 6 C2 和 O 连锁群上 QTL 间交互效应分析

| Tab.6 QTL Interaction effect in the C2 and O linkage group |                   |       |                   |            |                             |           |                |
|--|-------------------|-------|-------------------|------------|-----------------------------|-----------|----------------|
| QTL-1  | 标记区间<br>Interval  | QTL-2 | 标记区间<br>Interval  | 上位效应<br>AA | 贡献率<br>H <sup>2</sup> ( aa) | 标准差<br>SE | P 值<br>P-Value |
| C2   | Satt557 ~ Sat_251 | O     | Satt581 ~ sat_190 | -0.672 8   | 0.015 7                     | 0.228 4   | 0.003 221      |

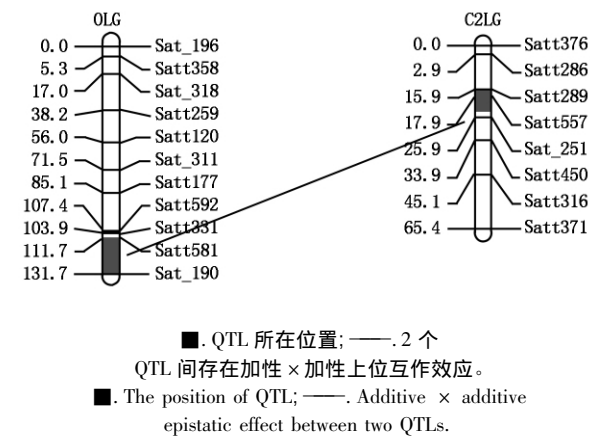


图 2 控制开花期性状的 QTL 在分子遗传图谱上的位置  
Fig.2 QTL position controlling flower time in genetic map

2.3 两个开花期 QTL 对主要农艺性状的影响分析

由表 7 可见 2 个控制开花期的 QTL 对各个农艺性状的影响除百粒质量外都达到极显著水平。利用定位在 O 连锁群上的 QTL 对性状的影响分析发现 ,在此 QTL 区段内 ,亲本 nf 58 的等位变异较冀豆 12 等位变异而言 ,对株高、主茎节数、单株荚数和单株粒数均有不同程度的促进作用 ,对百粒质量有负向效应 ,但效应值较小 ,整体而言提高了单株产量 ,大小为 2.62 g;但同时也使成熟期延长了 7.62 d。对定位在 C2 连锁群上的 QTL 对各农艺性状的影响分析发现 亲本冀豆 12 的等位变异较 nf 58 等位变异而言 ,对各性状均有不同程度的促进作用。其中 ,对单株产量提高了 2.26 g 但伴随成熟期延长了 8.55 d。

表 7 开花期 QTL 对主要农艺性状的影响分析

| Tab.7 Analysis of the two QTLs effect on main agronomic traits |                          |           |           |                |                     |                           |           |           |                |                     |
|--|--------------------------|-----------|-----------|----------------|---------------------|---------------------------|-----------|-----------|----------------|---------------------|
| 性状<br>Trait  | O( LG) Satt581 ~ Sat_190 |           |           | F 值<br>F Value | 显著性<br>Significance | C2( LG) Satt557 ~ Sat_251 |           |           | F 值<br>F Value | 显著性<br>Significance |
|  | A 类<br>均值                | B 类<br>均值 | BA<br>均值差 |                |                     | A 类<br>均值                 | B 类<br>均值 | AB<br>均值差 |                |                     |
| 株高/cm PH   | 41.17                    | 54.98     | 13.81     | 16.12          | 0.000               | 55.31                     | 41.83     | 13.48     | 19.61          | 0.000               |
| 主茎节数 NMSN  | 11.26                    | 13.46     | 2.20      | 17.12          | 0.000               | 13.37                     | 11.26     | 2.11      | 19.73          | 0.000               |
| 单株荚数 NPP   | 28.82                    | 35.67     | 6.85      | 27.45          | 0.000               | 35.24                     | 29.27     | 5.97      | 23.37          | 0.000               |
| 单株粒数 NSP   | 56.98                    | 73.16     | 16.18     | 31.02          | 0.000               | 70.72                     | 59.14     | 11.58     | 17.72          | 0.000               |
| 百粒质量/g 100SW   | 18.51                    | 18.22     | -0.29     | 0.82           | 0.367               | 18.56                     | 18.28     | 0.28      | 1.10           | 0.296               |
| 单株粒质量/g SWP  | 10.30                    | 12.92     | 2.62      | 23.26          | 0.000               | 12.77                     | 10.51     | 2.26      | 21.55          | 0.000               |
| 成熟期/d MT   | 105.64                   | 113.26    | 7.62      | 45.89          | 0.000               | 114.01                    | 105.46    | 8.55      | 66.30          | 0.000               |

注: A 类均值和 B 类均值指在定位的目标区段上分别利用冀豆 12 分子带型和 nf 58 分子带型将各性状表型值归类并求得平均值。 <0.01 指对目标性状影响极显著 ,>0.05 指对目标性状影响不显著。  
Note: Average value of type A and B mean the average which is obtained from the classification of phenotypic characteristics use Jidou 12 or nf 58 molecular type in the target segment. <0.01 means very significant effect on target trait and >0.05 means no significant effect.

3 讨论

本研究通过 2 个定位软件可重复检测到 2 个控制开花期性状的 QTL ,分布在 C2 和 O 连锁群。Ya-manaka 等<sup>[15-16]</sup>通过 RIL 群体衍生的 RHL 群体将 C2 连锁群的 QTL( FT1) 精细定位于距离标记

Satt365 只有 0.1 cM 的位置 ,与本研究定位到的 qFTC2-1 相距不到 5 cM。苏成付、卢卫国等<sup>[28]</sup>以成熟期 V 组的 Essex 为母本 ,Ⅱ 组的 ZDD2315 为父本和轮回亲本创建的 BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> 群体为材料 ,将开花期 QTL-Flwdt7 初定位在 C2 连锁群的 Satt643 和 Sat\_213 之间 ,贡献率 11.0% 。又利用该群体 BC<sub>1</sub>F<sub>5</sub>

家系中的杂合单株构建剩余杂合系群体,将此开花期 QTL-Flwdt7 精细定位在 C2 连锁群 Satt277 ~ Satt489 区间内,距离 Satt277 和 Satt489 分别为 1.40 0.45 cM,贡献率上升为 36.8%。本研究定位到的 qFTC2-1 与此区间重叠,LOD 值分别为 37.9 和 38.8,可解释的遗传变异分别为 55.6% 和 50.8%。Zhang 等<sup>[22]</sup> 定位于 C2 连锁群上的 3 个 QTL (fd5、fd6、fd7) 与 FT1 ~ 3 处于同一区域,这 3 个 QTL 比其他 QTL 的效应大,可解释的变异均在 20% 以上,因此 Zhang 等<sup>[22]</sup> 认为,控制开花期的主效基因可能位于 C2 连锁群上。而本研究在 C2 连锁群定位到的 QTL 的贡献率最高,为 55.6%,可以肯定为主效 QTL。通过与前人的定位结果比较,本研究定位结果很可能是 FT1,有待通过精细定位做进一步验证。本研究在 O 连锁群上检测到的 QTL 位于标记区间 Satt581 ~ Sat\_190 内。丛花等<sup>[27]</sup> 利用重组自交系群体对大豆开花期的 QTL 进行定位分析,在日本筑波环境下定位到的位于 O 连锁群上的 QTL 两年均可重复检测到,位于标记 Satt581 ~ Sat\_307 区间内,LOD 值介于 3.37 ~ 3.56,可解释的遗传变异在 14.9% ~ 15.7%。丛花等的定位结果与本研究定位的标记区间 Satt581 ~ Sat\_190 重叠,而本研究的 LOD 值分别为 18.95 和 14.63,贡献率最高为 27.2%,可能为主效 QTL。Yamanaka 等在 O 连锁群定位到的开花期 QTL 也位于此标记区间内。根据本研究在 O 连锁群定位的 QTL 周围分子标记的信息,其可能对应于大豆的 E2 开花期基因,有待精细定位做进一步验证。QTL 研究表明,上位性效应对数量性状有重要的作用<sup>[32-33]</sup>,但是关于大豆开花期的上位性效应研究报道很少,本研究通过对定位于 C2 和 O 连锁群上的 QTL 进行分析发现,2 个 QTL 间存在加性 × 加性上位互作效应,没有检测到这对上位效应与环境的互作,这与缺少多年多点环境有关,应当增加环境做进一步补充。

大豆同拟南芥、水稻、小麦等一样,是自花授粉作物,相比玉米等异花授粉作物而言,基因重组率较低,遗传上表现较稳定;因此,在此类物种中定位到贡献率较高的主效 QTL 较多,且在不同群体中重复性较好。对主效 QTL 研究的最终目的就是通过精细定位使其转变成单个孟德尔因子,从而将控制 QTL 性状的基因分离克隆,实现对数量性状分子水平的剖析。然而,同拟南芥、水稻等模式生物相比,大豆的全基因组序列研究开展较晚,对 QTL 的研究大多只停留在主效 QTL 的定位和进而开展的精细定位水平上,而对最终的分子克隆也只能通过比较

作图的方法,利用与模式生物的 QTL 同源区域比来确定候选基因,这在一定程度上限制了大豆基因克隆的研究。随着基因型分析工具的快速发展,相信不久的将来,主效 QTL 的分离克隆会迎来一个高潮。

通过性状间的相关性研究,可以了解对一个性状的选择会相应引起其他性状的变化趋势,从而利于间接选择。本研究相关分析结果表明,开花期与除百粒质量外的其他产量相关性状均呈极显著正相关;与成熟期的相关系数最高,且两者与株高、主茎节数、单株荚数、单株粒数和单株粒质量也呈极显著正相关。由此可见,凡开花较晚的材料,植株高大,主茎节数较多,荚数和粒数亦多,与此同时成熟期也较晚。这与常汝镇等<sup>[1]</sup> 的研究结果一致。通过对开花期长短的选择,便可间接地对株高、主茎节数、单株荚数和单株粒数选择,也就对单株高产进行了选择,但伴随着成熟期的延长是育种工作者所不期望看到的。从提高产量的角度而言,田间选择应该兼顾各性状对其的影响并寻找平衡点,才能达到育种效果。

本研究定位的 2 个开花期 QTL, qFTO-1 和 qFTC2-1 的等位变异均对株高、主茎节数、单株荚数和单株粒数性状起促进作用。而对成熟期的影响方面分别延长了 7.62 8.55 d。qFTO-1 较 qFTC2-1 的等位变异对单株产量作用高 0.36 g, qFTC2-1 较 qFTO-1 等位变异使成熟期延长 0.93 d。对于育种而言,往往渴望选择产量较高而成熟较早的品种作为育种目标。因此,对此进行深入研究,探讨其遗传机制,不仅能把分子标记辅助选择推向实用化,同时也可加快有利基因整合育种。

#### 参考文献:

- [1] 常汝镇. 大豆几种农艺性状的遗传与相关的研究[J]. 作物学报, 1980, 6(2): 111-118.
- [2] 张建新, 胡根海. 春大豆主要农艺性状的相关分析[J]. 新疆农业科学, 2003, 40(1): 16-19.
- [3] 王英. 大豆生育期结构性状的遗传分析及相关基因的分子标记[D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.
- [4] Bernard R L. Two genes for time of flowering in soybean[J]. Crop Sci, 1971, 11: 242-244.
- [5] Buzzell R I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions[J]. Can J Cytol, 1971, 13: 703-707.
- [6] Buzzell R I, Voldeng H D. Inheritance of insensitivity to long daylength[J]. Soybean Genet News, 1980, 7: 26-29.
- [7] Saindon G, Voldeng H D, Beversdorf W D et al. Genetic

- control of long daylength response in soybean [J]. *Crop Sci* ,1989 ,29: 1436 – 1439.
- [8] Summerfield R J ,Asumadu H ,Ellis R H *et al.* Characterization of the photoperiodic response of post-flowering development in maturity isolines of soybean [*Glycine max* ( L. ) *Merrill*] Clark' [J]. *Annals of Botany* ,1998 ,82: 765 – 771.
- [9] McBlain B A ,Bernard R L. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybean [J]. *Hered* ,1987 ,78: 160 – 162.
- [10] McBlain B A ,Hesketh J D ,Bernard R L. Genetic effects on reproductive phenology in soybean isolines differing in maturity genes [J]. *Can J Plant Sci* ,1987b ,67: 105 – 116.
- [11] Bonato E R ,Vello N A. *E6* a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybean [J]. *Genet Mol Biol* ,1999 ,22: 229 – 232.
- [12] Cober E R ,Voldeng H D. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to *E1* and *T* [J]. *Crop Sci* 2001 ,41: 698 – 701.
- [13] Cober E R ,Voldeng H D. A new soybean maturity and photoperiod sensitivity locus linked to *E1* and *T* [J]. *Crop Sci* 2001 ,41: 698 – 701.
- [14] Keim P ,Diers B W ,Olson T C *et al.* RFLP mapping in soybean association between marker loci and variation in quantitative traits [J]. *Genetics* ,1990 ,126: 735 – 742.
- [15] Yamanaka N ,Ninomiya S ,Hoshi M *et al.* An informative linkage map of soybean reveals QTLs for flowering time , leaflet morphology and regions of segregation distortion [J]. *DNA Research* 2001 ,8: 61 – 72.
- [16] Yamanaka N ,Watanabe S ,Toda K *et al.* Fine mapping of the *FT1* locus for soybean flowering time using a residual heterozygous line derived from a recombinant inbred line [J]. *Theor Appl Genet* 2005 ,110: 634 – 639.
- [17] Molnar S J ,Rai S ,Charette M *et al.* Simple sequence repeat( SSR) markers linked to *E1* ,*E3* ,*E4* and *E7* maturity genes in soybean [J]. *Genome* ,2003 ,46: 1024 – 1036.
- [18] Mansur L M ,Orf J H ,Chase K *et al.* Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean [J]. *Crop Sci* ,1996 ,36: 1327 – 1336.
- [19] Mansur L M ,Lark K G ,Kross H *et al.* Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive morphological , and seed traits of soybean ( *Glycinemax* ( L. ) *Merr.* ) [J]. *Theor Appl Genet* ,1993 ,86: 907 – 913.
- [20] Orf J H ,Chase K ,Jarvik T *et al.* Genetics of soybean agronomic traits: Comparison of three related recombinant inbred populations [J]. *Crop Sci* ,1999 ,39: 1642 – 1651.
- [21] 王永军. 大豆重组自交系群体的构建与调整及其在遗传作图、抗花叶病毒基因定位和农艺品质性状 QTL 分析中应用 [M]. 南京: 南京农业大学 2001: 61.
- [22] Zhang W K ,Wang Y J ,Luo G Z *et al.* QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean genetic map and their association with EST markers [J]. *Theor Appl Genet* 2004 ,108: 1131 – 1139.
- [23] Tasma I M ,Lorenzen L L ,Green D E *et al.* Mapping genetic loci for flowering time ,maturity and photoperiod insensitivity in soybean [J]. *Mol Breed* 2001 ,8( 1) : 25 – 35.
- [24] Lee S H ,Bailey M A ,Mian M A R *et al.* Identification of quantitative trait loci for plant height ,lodging and maturity in a soybean population segregating for growing habit [J]. *Theor Appl Genet* ,1996 ,92: 516 – 523.
- [25] 吴晓雷 ,王永军 ,贺超英 ,等. 大豆重要农艺性状的 QTL 分析 [J]. *遗传学报* 2001 ,28( 10) : 947 – 955.
- [26] 宁慧霞 ,常汝镇 ,关荣霞 ,等. 大豆生育期研究进展 [C]. 2005 年全国作物遗传育种学术研讨会暨中国作物学会分子育种分会成立大会论文集 2005.
- [27] 丛 花 ,王宏飞 ,章艳凤 ,等. 中国和日本不同生态条件下大豆开花期的 QTL 分析 [J]. *新疆农业科学* ,2010 ,47( 12) : 2516 – 2521.
- [28] 苏成付 ,卢卫国 ,赵团结 ,等. 利用目标区段剩余杂合系进行大豆开花期 QTL 的验证和精细定位 [J]. *科学通报* 2010 ,55: 332 – 341.
- [29] 任 君 ,刘学义 ,朱保葛. 大豆油分含量 SSR 标记及 QTL 定位 [J]. *山西农业科学* ,2011 ,39( 3) : 210 – 212.
- [30] 蒋春志 ,裴翠娟 ,荆慧贤 ,等. 大豆品质及农艺性状的 QTL 分析 [J]. *华北农学报* 2011 ,26( 5) : 127 – 130.
- [31] Wang S C ,Basten C J ,Zeng Z B. Cartographer V2. 5 [20060510 ] <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTL-Cart.Htm>.
- [32] Orf J H ,Chase K ,Jarvik T *et al.* Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations [J]. *Crop Sci* ,1999 ,39: 1642 – 1651.
- [33] Specht J E ,Chase K ,Macrander M *et al.* Soybean response to water: A QTL analysis of drought tolerance [J]. *Crop Sci* 2001 ,41: 493 – 509.