

不同发育阶段大豆株高和茎粗 QTL 的动态分析

周 蓉, 陈海峰, 王贤智, 张晓娟, 单志慧, 吴学军, 邱德珍, 伍宝朵, 沙爱华, 杨中路, 周新安

(中国农业科学院油料作物研究所/农业部油料作物生物学重点开放实验室, 武汉 430062)

摘要:利用中豆 29 × 中豆 32 的重组自交系, 以复合区间作图法对不同发育阶段的大豆株高和茎粗同时进行非条件和条件 QTL 定位, 在 11 个连锁群检测到 18 个株高 QTL, 在 9 个连锁群检测到 19 个茎粗 QTL。不同发育时期影响大豆株高和茎粗 QTL 的数量、加性效应和贡献率均不相同, QTL 表达具有时序性和选择性, 有些 QTL 仅表达 1 次, 有些可多次连续表达。有 3 个株高 QTL 和 1 个茎粗 QTL 在 3 个年度重复表达, 有 6 个株高 QTL 和 2 个茎粗 QTL 在 2 个年度重复表达。F 连锁群上株高和茎粗 QTL 存在共位性, R1 ~ R4 期均有株高和茎粗 QTL 同时表达, 但株高和茎粗 QTL 的增效基因不同, 株高 QTL 表达次数多而茎粗 QTL 表达次数较少, 前期 (V4 ~ R3) QTL 表达数量多而后期 (R4 ~ R5) 表达数量较少。株高和茎粗 QTL 的动态变化与表型相关分析结果一致, 对于适期选择粗秆抗倒的高产材料具有指导作用。

关键词:大豆; 株高; 茎粗; 发育阶段; QTL

Dynamic Analysis of QTL for Plant Height and Stem Diameter at Different Developmental Stages in Soybean

ZHOU Rong, CHEN Hai-feng, WANG Xian-zhi, ZHANG Xiao-juan, SHAN Zhi-hui,
WU Xue-jun, QIU De-zhen, WU Bao-duo, SHA Ai-hua, YANG Zhong-lu, ZHOU Xin-an

(Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/

Key Laboratory of Oil Crops Biology of the Ministry of Agriculture, Wuhan 430062)

Abstract: Plant height and stem diameter are important agronomic traits in soybean, which have effect on yield and lodging. The objective of this study was to molecularly map the QTL conditioning plant height and stem diameter at different developmental stages of soybean growth. A population of 165 recombinant inbred lines (RILs) derived from a cross between Zhongdou 29 and Zhongdou 32 was used in this study. Based on unconditional and conditional QTL mapping methods, 18 QTLs for plant height and 19 QTLs for stem diameter were detected on eleven and nine linkage groups respectively. The number, additive effects and contribution rate of QTLs for plant height and stem diameter were different at different developmental stages, which indicated that these QTLs expressed timely and selectively. Three QTLs for plant height and one QTL for stem diameter were detected in three years, and six QTLs for plant height and two QTLs for stem diameter were detected in two years. The QTLs of plant height and stem diameter on linkage groups F were mapped to the same loci and they were expressed simultaneously from R1 to R4 stages. Compared with the late stages, more QTLs expressed in the early stages, and QTLs for plant height expressed more times than QTLs for stem diameter. The positive alleles of QTLs for plant height and stem diameter were from different parents. The developmental dynamic of QTLs for plant height and stem diameter was consistent with the correlation analysis of phenotypic traits at different developmental stages.

收稿日期: 2009-10-01

修回日期: 2010-01-26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30871554, 30900906, 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, 2009ZX08009-133B)

作者简介: 周蓉, 研究员, 主要从事大豆种质资源研究。E-mail: zhourong@oilcrops.cn

通讯作者: 周新安, 研究员, 博士生导师。E-mail: xazhou@public.wh.hb.cn

Key words: Soybean; Plant height; Stem diameter; Developmental stages; QTL

株高和茎粗是大豆品种的重要农艺性状,也是影响抗倒性和子粒产量的主要因素。关于大豆株高 QTL 研究已有许多报道^[1-5], SoyBase 数据库显示已定位到 82 个株高 QTL, 分布于 17 个连锁群, 一些研究认为株高与产量和倒伏关系密切, 其 QTL 定位处于相同或相邻区域^[6-11]。有关茎粗 QTL 的研究报道很少, 近期有关研究表明控制茎粗的 QTL 位点与控制株高和倒伏性的位点处于同一区域或相邻区域^[12], 说明株高和茎粗与抗倒伏性存在关联。大多数株高和茎粗的 QTL 检测均以成熟期表型值进行测定, 即以性状的最终表现反映控制性状发育的诸多基因在测定时期表达的综合效应。Mian 等^[13]发现在 2 个不同发育阶段大豆株高 QTL 有变化, 在 V7 和 V10 期分别检测到 3 个和 4 个株高 QTL, 其中 1 个 QTL 在不同发育时期的株高遗传贡献率有较大的差异, 认为这个控制株高的 QTL 效应 V7 期比 V10 期表达更为明显, 但是未能解释该位点基因在特定发育时段内的净遗传效应。近年来, 水稻、玉米等作物^[14-18]运用发育数量性状的条件遗传效应分析方法, 对不同发育时段表达的基因进行 QTL 定位, 阐明不同 QTL 的时空表达方式, 揭示数量性状发育的分子遗传机理。大豆株高和茎粗属多基因控制的数量性状并具有明显的发育特征, 在不同的发育时期表现出一定的变化规律。孙德生等^[19]利用来自 Charleston × 东农 594 的 RIL 群体进行了大豆株高 QTL 发育动态分析, 表明控制株高发育的基因系统在不同发育时期选择性表达。有关大豆茎粗 QTL 的发育动态未见报道。因此, 进一步了解控制大豆株高和茎粗的 QTL 及其动态变化, 对植株抗倒性改良和高产育种具有重要的指导意义。本研究以一个大豆重组自交系 (RIL) 群体为材料, 根据 Zhu^[20]提出的发育数量性状非条件和条件遗传效应分析方法, 对株高和茎粗进行不同发育阶段的 QTL 检测, 探索基因表达的累加效应和净效应, 为了解数量性状发育遗传特点及改良有关农艺性状提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

重组自交系群体 soy01 来自中豆 29 和中豆 32 杂交组合, 2 个亲本品种为南方春播中、晚熟类型。RIL 以单粒传法培育而成, 包括 406 个家系, 本试验从 soy01 群体中随机抽取 165 个 F₁₂ 家系作为研究

材料。

1.2 田间试验和性状调查

分别于 2006 年、2007 年和 2008 年 4 月 3 日在中国农业科学院油料作物研究所试验农场播种 soy01 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。生长期在每小区非边行处定点 3 株长势中等、一致的植株挂牌, 测量株高即地面至生长点的高度; 测量茎粗即用记号笔在主茎第 3 节间做标记, 游标卡尺测量其直径。2006 年 6 月 9 日起每隔 10d 测定并记录挂牌株的株高和茎粗数据, 包括 R4 (盛荚期)、R5 (鼓粒初期)、R6 (鼓粒中期) 等; 2007 年测定时期包括 R1 (初花期)、R2 (盛花期)、R4、R5、R6 期等。2008 年自 5 月 12 日 V4 期 (4 叶期) 起每隔 7d 左右测定株高, 茎粗从 5 月 19 日 R1 期开始调查, 直到基本停止增长, 包括 V4、R1、R2、R3、R4、R5 等。均以 2 次重复单株平均值作为表型值。2008 年测定不同时期的株高和茎粗数据完整即作主要分析数据, 2006 年和 2007 年测定部分时期数据作为辅助和比较分析。

1.3 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^[21]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。

1.4 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 值 > 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。利用 Kosambi 函数将重组率转换成图距单位 (cM)。

采用 Zhu^[20]提出的复杂数量性状条件分析方法进行非条件和条件 QTL 定位。QTL 的非条件定位是以复合区间作图法 (CIM) 分析 t 时刻的表型值, 定位的 QTL 反映从初始时刻至测定时刻 (0→ t) 的累积遗传效应。关于 QTL 的条件定位, 先获取不同发育时期的条件表型值即相邻两时期之间的净增长量, 而后以 CIM 定位条件 QTL, 所测定 QTL 的效应值反映特定发育阶段即 ($t-1$)→ t 时段内的净遗传效应。

利用 Windows QTL Cartographer Version 2.5 软件对数据进行分析 and QTL 定位。以排列测验法确定每个性状 LOD 的阈值,重复抽样 1000 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^[22]的方法命名定位 QTL。

2 结果与分析

2.1 表型值分析

从不同发育阶段测定的表型值(表 1)可以看

出,2 个亲本间株高和茎粗在各个生育时期均存在一定的差异,但 V4 至 R3 期株高差异很小,R4 至 R5 期差异增大,中豆 32 明显高于中豆 29,茎粗也表现相同的趋势;*t* 测验表明双亲间仅 R5 期株高差异达到 0.05 显著水平。RIL 群体在 R2 至 R3 期株高和茎粗处于快速生长期,R1→R2 和 R2→R3 时段内的平均净增长量和日增长量均较高,随后生长速度下降。从不同发育阶段 RIL 群体的变异范围可看出,各测定时期株高和茎粗均有超亲株系。

表 1 不同发育阶段 RIL 群体及亲本的株高和茎粗表型值

Table 1 Phenotypic values of RIL population and its parents for plant height and stem diameter at different developmental stages

测定时期 Test stage	亲本 Parents			RIL 群体 RIL population					
	中豆 29 Zhongdou29	中豆 32 Zhongdou32	<i>t</i> 值 <i>t</i> -value	平均值 Mean	变异范围 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	平均阶段 净增量 Net increase	平均日增量 Increase per day
株高 (cm)									
V4 (5/12)	11.50 ± 0.23	12.00 ± 0.00	-3.00	12.79 ± 1.98	8.33 ~ 19.00	0.317	0.299		
R1 (5/19)	18.17 ± 0.24	17.00 ± 0.47	3.13	18.61 ± 2.46	13.00 ~ 26.67	0.333	0.062	5.81 ± 0.78	0.83
R2 (5/29)	35.00 ± 2.36	35.17 ± 4.01	-0.51	34.19 ± 4.54	23.00 ~ 50.33	0.279	-0.013	15.58 ± 2.51	1.56
R3 (6/03)	39.83 ± 4.01	42.67 ± 2.83	-0.82	41.68 ± 5.51	28.33 ~ 60.67	0.291	-0.073	7.48 ± 1.46	1.49
R4 (6/12)	43.00 ± 4.71	63.50 ± 4.95	-4.24	50.19 ± 8.67	31.67 ~ 82.00	0.388	0.040	8.51 ± 4.71	0.95
R5 (6/19)	44.00 ± 6.13	67.00 ± 0.47	-5.29*	52.28 ± 8.77	32.67 ~ 82.67	0.334	-0.097	2.08 ± 1.22	0.29
茎粗 (mm)									
R1 (5/19)	4.20 ± 0.33	3.92 ± 0.17	1.09	3.95 ± 0.42	2.97 ~ 5.30	0.338	0.139		
R2 (5/29)	5.65 ± 0.35	5.00 ± 0.14	2.41	5.13 ± 0.53	3.90 ~ 6.73	0.211	-0.130	1.18 ± 0.26	0.12
R3 (6/03)	6.15 ± 0.11	5.65 ± 0.12	4.24	5.66 ± 0.57	4.17 ~ 7.43	0.192	-0.321	0.54 ± 0.13	0.11
R4 (6/12)	6.38 ± 0.02	6.27 ± 0.89	0.18	6.17 ± 0.67	4.77 ~ 8.43	0.296	-0.238	0.52 ± 0.21	0.06
R5 (6/19)	6.53 ± 0.09	7.22 ± 1.15	-0.83	6.62 ± 0.76	4.97 ~ 8.80	0.219	-0.294	0.45 ± 0.17	0.06

*表示 0.05 水平显著 *;Significantly difference at 0.05 level

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 113 个,有 15 个 SSR 标记未能整合到连锁群上。与公共图谱比较,28 个连锁群与公共图谱中的连锁群一致,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^[23]的方法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), 对称性检验的 $\chi^2_c = 3.51$, 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,并基本符合对称性的要求。

2.3 QTL 定位及效应分析

2.3.1 不同发育阶段株高非条件 QTL 分析 将不同发育阶段的表型值用复合区间作图法进行 QTL 检测,即以非条件 QTL 度量从发育初始时刻至 *t* 时刻的累加遗传效应。结果表明(表 2),在 5 个连锁

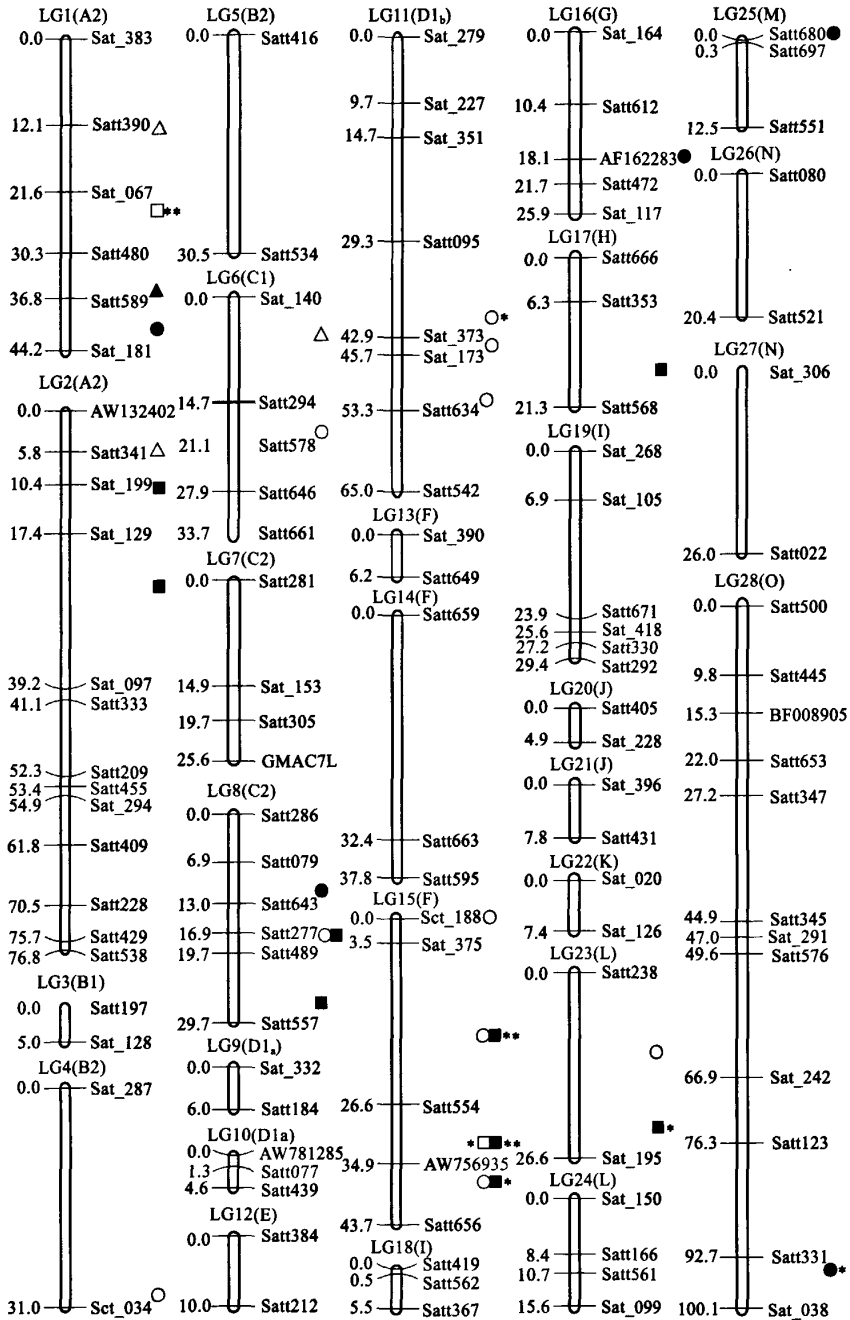


图1 大豆 SSR 分子标记框架图谱

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

● 株高非条件 QTL; ▲ 株高条件 QTL; ■ 株高非条件和条件 QTL; ○ 茎粗非条件 QTL; △ 茎粗条件 QTL; □ 茎粗非条件和条件 QTL
 * 和 ** 分别表示 2 年和 3 年重复检测到的 QTL。扩号内为对应的公共图谱连锁群编号
 ● unconditional QTL for plant height; ▲ conditional QTL for plant height; ■ unconditional and conditional QTL for plant height;
 ○ unconditional QTL for stem diameter; △ conditional QTL for stem diameter; □ unconditional and conditional QTL for stem diameter
 * and ** denote the linkage location of steady putative QTL detected in tow years and three years, respectively
 Symbols in parentheses are the codes for linkage groups

群上检测到 10 个株高非条件 QTL,其中 C2 和 F 连锁群分别有 3 个,A2 连锁群有 2 个,I 和 O 连锁群分别只有 1 个。不同发育阶段检测到非条件 QTL 的数量有差异,没有一个时期能检测出全部 10 个 QTL,R1 和 R5 期均检测到 5 个,R2 和 R4 期均有 4 个,V4 和 R3 期只有 3 个非条件 QTL。反过来,不同位点检测到 QTL 的时期也有差异,没有一个位点能在各个测定时期都检测到非条件 QTL,同一 QTL 在不同时期表达的加性效应方向一致,但大小不同,贡献率也有差异。有些位点可在多数发育阶段检测到或连续检测到,如 *qPH-15-2* 能在 5 个不同发育阶

段(R1 ~ R5 期)连续检测到,表明这个 QTL 在 V4 期之后的各个时期均有较大效应值并相对稳定,因而连续表达,*qPH-2-2* 亦表现在 R1 期后(R2 ~ R5 期)被连续检测到;*qPH-15-1* 在 R4 期之前(V4 ~ R3 期)被连续检测到,可能在后期出现了相反效应方向的表达,抵消了部分效应,致使效应值变小而不能被检测到。有些 QTL(*qPH-2-1*、*qPH-8-2*、*qPH-8-3*、*qPH-19-1*)可在 2 个测定时期检测到;另一些 QTL(*qPH-8-1*、*qPH-15-3* 和 *qPH-28-1*)只在某一特定时期检测到非条件 QTL,表明他们的效应值可能在不同发育阶段有较大的波动幅度。

表 2 2008 年不同发育阶段株高和茎粗的非条件和条件 QTL 分析

Table 2 Unconditional and conditional QTLs for plant height and stem diameter at different developmental stages in 2008

性状 Trait	QTL	连锁群 Linkage group	标记区间 Marker interval	类型 Type	距两侧标记距离 (cM) Distance		置信区间 Confidence interval	LOD	贡献率 (%) R ²	加性 效应 Additive
株高 (V4)	<i>qPH-2-1</i>	2 (A2)	Sat_129 ~ Sat_097	t	14.0	7.8	25.0 ~ 38.4	4.5	16.9	-0.73
	<i>qPH-15-1</i>	15 (F)	Sat_375 ~ Satt554	t	16.0	7.1	9.9 ~ 26.6	3.7	12.1	-0.63
	<i>qPH-15-3</i>	15 (F)	AW756935 ~ Satt656	t	2.0	6.8	35.1 ~ 40.9	4.7	10.8	-0.60
(R1)	<i>qPH-2-1</i>	2 (A2)	Sat_129 ~ Sat_097	t	10.0	11.8	19.8 ~ 34.9	3.2	12.6	-0.79
	<i>qPH-15-1</i>	15 (F)	Sat_375 ~ Satt554	t	14.0	9.1	10.5 ~ 24.2	6.0	22.1	-1.05
				t/t-1	14.0	9.1	11.1 ~ 24.3	6.4	26.5	-0.41
	<i>qPH-15-2</i>	15 (F)	Satt554 ~ AW756935	t	6.0	2.3	32.0 ~ 38.4	6.7	15.5	-0.90
				t/t-1	2.0	6.3	26.6 ~ 33.0	5.3	14.0	-0.31
	<i>qPH-19-1</i>	19 (I)	Sat_268 ~ Satt671	t	0.0	21.2	0.0 ~ 10.7	3.2	6.2	0.57
				t/t-1	6.0	15.2	0.0 ~ 16.2	2.8	9.4	0.25
	<i>qPH-28-1</i>	28 (O)	Satt331 ~ Sat_038	t	4.0	3.4	84.6 ~ 98.7	3.3	7.0	-0.59
(R2)	<i>qPH-2-2</i>	2 (A2)	Sat_199 ~ Sat_129	t	0.0	7.0	8.5 ~ 14.9	4.4	7.3	-1.16
				t/t-1	0.0	7.0	7.2 ~ 14.3	2.9	5.1	-0.58
	<i>qPH-15-1</i>	15 (F)	Sat_375 ~ Satt554	t	18.0	5.1	16.2 ~ 26.6	10.3	27.3	-2.26
	<i>qPH-15-2</i>	15 (F)	Satt554 ~ AW756935	t	4.0	4.3	29.7 ~ 34.5	11.7	24.2	-2.16
				t/t-1	6.0	2.3	29.6 ~ 37.4	11.7	24.9	-1.31
	<i>qPH-19-1</i>	19 (I)	Sat_268 ~ Satt671	t	0.0	21.2	0.0 ~ 7.6	4.3	7.3	1.18
	<i>qPH-20-1</i>	20 (J)	Satt405 ~ Sat_228	t/t-1	2.0	2.9	0.0 ~ 4.0	3.0	5.7	0.61
(R3)	<i>qPH-2-2</i>	2 (A2)	Sat_199 ~ Sat_129	t	0.0	7.0	8.7 ~ 12.9	4.9	8.3	-1.48
				t/t-1	0.0	7.0	7.5 ~ 13.0	3.2	6.3	-0.37
	<i>qPH-15-1</i>	15 (F)	Sat_375 ~ Satt554	t	18.0	5.1	16.3 ~ 26.6	11.2	32.0	-2.96
				t/t-1	20.0	3.1	18.2 ~ 26.6	7.1	20.4	-0.69
	<i>qPH-15-2</i>	15 (F)	Satt554 ~ AW756935	t	6.0	2.3	29.8 ~ 34.6	14.8	31.5	-2.95
			t/t-1	4.0	4.3	27.9 ~ 35.7	7.5	20.1	-0.68	
(R4)	<i>qPH-1-1</i>	1 (A2)	Satt480 ~ Satt589	t/t-1	6.0	0.5	24.2 ~ 40.8	3.0	5.4	-1.11
	<i>qPH-2-2</i>	2 (A2)	Sat_199 ~ Sat_129	t	0.0	7.0	8.2 ~ 13.3	4.1	6.4	-2.07
	<i>qPH-8-2</i>	8 (C2)	Satt277 ~ Satt489	t	0.0	2.8	15.0 ~ 19.8	3.8	6.3	-2.04
				t/t-1	0.0	2.8	15.0 ~ 18.9	7.9	15.9	-1.92
	<i>qPH-8-3</i>	8 (C2)	Satt489 ~ Satt557	t	6.1	3.9	22.3 ~ 27.8	5.4	11.4	-2.71
			t/t-1	6.1	3.9	22.9 ~ 27.8	9.6	23.6	-2.29	
	<i>qPH-15-2</i>	15 (F)	Satt554 ~ AW756935	t	6.0	2.3	29.2 ~ 37.9	9.5	17.9	-3.50
(R5)	<i>qPH-2-2</i>	2 (A2)	Sat_199 ~ Sat_129	t	0.0	7.0	8.1 ~ 13.2	4.1	6.3	-2.11
	<i>qPH-8-1</i>	8 (C2)	Satt079 ~ Satt643	t	4.1	2.0	10.2 ~ 13.0	4.3	8.9	-2.47
	<i>qPH-8-2</i>	8 (C2)	Satt277 ~ Satt489	t	0.0	2.8	14.4 ~ 19.8	5.4	8.5	-2.45
	<i>qPH-8-3</i>	8 (C2)	Satt489 ~ Satt557	t	6.1	3.9	25.2 ~ 27.8	6.7	13.1	-2.99

续表

性状 Trait	QTL	连锁群 Linkage group	标记区间 Marker interval	类型 Type	距两侧标记距离 (cM) Distance		置信区间 Confidence interval	LOD	贡献率 (%) R ²	加性 效应 Additive
茎粗 (R1)	<i>qPH-15-2</i>	15 (F)	Satt554 ~ AW756935	<i>t</i>	6.0	2.3	28.3 ~ 34.9	9.5	17.6	-3.56
	<i>qPH-10-1</i>	10 (D1a)	Satt077 ~ Satt439	<i>t/t-1</i>	0.0	3.2	0.0 ~ 3.3	3.2	6.4	0.33
	<i>qSD-15-2</i>	15 (F)	Satt554 ~ AW756935	<i>t</i>	6.0	2.3	28.9 ~ 34.9	6.8	16.8	0.14
	<i>qSD-6-1</i>	6 (C1)	Sat_140 ~ Satt294	<i>t/t-1</i>	6.0	8.6	0.0 ~ 12.5	3.4	11.7	0.09
	<i>qSD-15-1</i>	15 (F)	Sat_375 ~ Satt554	<i>t</i>	16.0	7.1	8.9 ~ 26.6	3.5	12.6	0.16
(R2)	<i>qSD-28-1</i>	28 (O)	Satt347 ~ Satt345	<i>t/t-1</i>	4.1	13.7	24.4 ~ 38.6	4.7	14.4	0.10
	<i>qSD-6-2</i>	6 (C1)	Satt294 ~ Satt578	<i>t</i>	4.1	2.4	16.2 ~ 24.7	3.6	10.1	0.15
	<i>qSD-15-1</i>	15 (F)	Sat_375 ~ Satt554	<i>t</i>	12.0	11.1	7.1 ~ 25.1	3.7	16.1	0.19
(R3)	<i>qSD-15-3</i>	15 (F)	AW756935 ~ Satt656	<i>t</i>	4.0	4.8	35.2 ~ 40.9	5.9	15.9	0.19
	<i>qSD-1-1</i>	1 (A2)	Satt390 ~ Sct_067	<i>t/t-1</i>	4.1	5.4	12.8 ~ 20.2	6.0	15.6	-0.08
(R4)	<i>qSD-1-2</i>	1 (A2)	Sct_067 ~ Satt480	<i>t</i>	2.0	6.7	12.2 ~ 31.1	2.8	6.6	-0.14
				<i>t/t-1</i>	4.0	4.7	23.8 ~ 29.7	6.3	16.1	-0.08
(R5)	<i>qSD-4-1</i>	4 (B2)	Sat_287 ~ Sct_034	<i>t</i>	28.0	2.9	16.3 ~ 30.0	3.4	9.7	-0.17
	<i>qSD-6-2</i>	6 (C1)	Satt294 ~ Satt578	<i>t</i>	4.1	2.4	15.7 ~ 21.1	5.2	13.3	0.20
	<i>qSD-6-1</i>	6 (C1)	Sat_140 ~ Satt294	<i>t/t-1</i>	8.0	6.6	1.7 ~ 18.8	3.3	9.5	0.07
	<i>qSD-11-1</i>	11 (D1b)	Satt095 ~ Sat_373	<i>t</i>	10.0	3.5	29.7 ~ 44.7	3.2	8.2	-0.16
	<i>qSD-15-2</i>	15 (F)	Satt554 ~ AW756935	<i>t/t-1</i>	2.0	6.3	18.9 ~ 33.2	7.0	16.1	-0.09
	<i>qSD-6-2</i>	6 (C1)	Satt294 ~ Satt578	<i>t</i>	6.5	0.0	4.0 ~ 25.1	3.3	7.7	0.26
	<i>qSD-11-2</i>	11 (D1b)	Sat_373 ~ Sat_173	<i>t</i>	0.1	2.8	41.3 ~ 44.9	2.9	6.6	-0.25
	<i>qSD-11-3</i>	11 (D1b)	Sat_173 ~ Satt634	<i>t</i>	6.0	1.6	45.7 ~ 52.5	2.2	5.4	-0.22
	<i>qSD-16-1</i>	16 (G)	AF162283 ~ Satt472	<i>t/t-1</i>	3.6	0.0	17.2 ~ 23.7	2.5	3.8	-0.19

t 表示 *t* 时刻的非条件 QTL; *t/t-1* 表示 *t-1* 至 *t* 时段内的条件 QTL。下同

t indicates unconditional QTLs at time *t*; *t/t-1* indicates conditional QTLs from time *t-1* to *t*. The same as below

从株高非条件 QTL 的综合效应 (表 3) 来看, 在 V4 ~ R5 整个过程中, 随着植株的生长发育, 株高遗传效应逐渐增强。虽然有个别位点表达的加性效应方向相反 (如 *qPH-19-1*) (表 2), 但是不同时期的累加加性效应仍表现增强趋势, 并且方向一致, 以 R5 期达最高。贡献率累加值则表现不

同, 在前期 (V4 ~ R3) 株高增长阶段贡献率呈上升趋势, 后期 (R4 ~ R5) 株高增长缓慢, 贡献率则降低。分析表明, 不同发育阶段检测到非条件 QTL 的数量、加性效应值和贡献率均存在差异, 揭示了控制株高性状表现的基因在不同发育时期的表达是不同的。

表 3 不同发育时期大豆株高和茎粗非条件、条件 QTL 的综合效应

Table 3 Sum of both additive effects and contribution rate of unconditional and conditional QTLs affecting plant height and stem diameter at different developmental stages

检测 时期 Stage	株高非条件 QTL Unconditional QTL for plant height			株高条件 QTL Conditional QTL for plant height			茎粗非条件 QTL Unconditional QTL for stem diameter			茎粗条件 QTL Conditional QTL for stem diameter		
	Number	$\sum a(t)$	$\sum R^2(t)$	Number	$\sum a(t/t-1)$	$\sum R^2(t/t-1)$	Number	$\sum a(t)$	$\sum R^2(t)$	Number	$\sum a(t/t-1)$	$\sum R^2(t/t-1)$
V4	3	-1.96	22.9	3	-1.96	22.9	—	—	—	—	—	—
R1	5	-2.76	63.4	3	-0.47	49.9	1	0.14	16.8	1	0.14	16.8
R2	4	-4.40	66.1	3	-1.28	35.7	1	0.16	12.6	2	0.19	26.1
R3	3	-7.39	71.8	3	-1.74	46.8	3	0.53	42.1	0	—	—
R4	4	-10.32	42.0	3	-5.32	44.9	4	-0.27	37.8	4	-0.18	57.3
R5	5	-13.58	54.4	1	0.33	6.4	3	-0.21	19.7	1	-0.19	3.8

$\sum a(t)$: 非条件 QTL 的加性效应总和; $\sum R^2(t)$: 非条件 QTL 的贡献率总和; $\sum a(t/t-1)$: 条件 QTL 的加性效应总和; $\sum R^2(t/t-1)$: 条件 QTL 的贡献率总和

$\sum a(t)$: sum of additive effects of all unconditional QTLs; $\sum R^2(t)$: sum of contribution rate of all unconditional QTLs; $\sum a(t/t-1)$: sum of additive effects of all conditional QTLs; $\sum R^2(t/t-1)$: sum of contribution rate of all conditional QTLs

2.3.2 不同发育阶段株高条件 QTL 分析 将不同发育阶段的条件表型值用复合区间作图法进行 QTL 检测,即以条件 QTL 度量 $t-1$ 时刻至 t 时刻特定时段内基因表达的净遗传效应。共检测到 11 个株高条件 QTL,分布于 A2、C2、D1₁、F、I 和 J 等 6 个连锁群,其中 A2 和 F 连锁群分别有 3 个,C2 连锁群有 2 个,其他 3 个连锁群分别仅有 1 个。V4→R1、R1→R2、R2→R3、R3→R4 时段内均检测到 3 个条件 QTL,R4→R5 时段内仅检测到 1 个。不同位点条件 QTL 表达的次数有差异,如 *qPH-15-2* 和 *qPH-2-2* 分别在连续 3 个和 2 个发育时段内检测到;*qPH-15-1* 分别在 V4→R1 和 R2→R3 时段内检测到,呈间断性表达;其他 8 个位点均只在 1 个特定的时段内检测到。*qPH-8-1* 和 *qPH-28-1* 未能在给定某时段内株高的条件下检测到(但检测到非条件 QTL),可能是这 2 个 QTL 在某时段内表达的净效应较小。有 3 个条件 QTL(*qPH-1-1*、*qPH-10-1* 和 *qPH-20-1*) 在非条件下未能检测到,可能是在某时期以前有一个弱的反方向表达抵消了部分效应,致使某时期内 QTL 的累积效应较小而未能被检测到。孙德生等^[19]的研究中也有这种现象,认为是控制株高的基因在特定时期选择性表达的结果。本研究结果说明不同发育阶段的条件 QTL 分析可以检测到一些非条件分析不能检测到的 QTL。

虽然 V4→R1、R1→R2、R2→R3、R3→R4 时段内均检测到 3 个条件 QTL,但是不同发育阶段内的株高净加性效应累加值呈动态变化(表 3),0→V4 时段内所有 QTL 表达的净效应累加值较高(-1.96),V4→R1 时段则下降至较低值(-0.47),随后呈现上升,R3→R4 时段达到最高(-5.32)。这是因为 0→V4 时段以及 R2→R3、R3→R4 时段内增效基因均为负向表达,而 V4→R1 和 R1→R2 时段内既有负向表达又有正向表达(表 2),相互抵消了部分效应而使效应值变小。R4→R5 时段内只检测到 1 个净加性效应正向表达的条件 QTL。结果表明,各个发育时段内所有 QTL 控制株高的净作用是不同的,基因的表达具有时序性。

2.3.3 不同发育阶段茎粗非条件 QTL 分析 共检测到 9 个茎粗非条件 QTL,F 和 D1₁ 连锁群分别有 3 个,A2、B2 和 C1 连锁群分别只有 1 个。R4 期检测到 4 个非条件 QTL,R3 和 R5 期分别有 3 个,R1 和 R2 只检测到 1 个。*qSD-6-2* 和 *qSD-15-1* 分别在连续 3 个和 2 个发育阶段检测到,其他 7 个位点均只能在某一特定时期检测到非条件 QTL。不同时

期茎粗非条件 QTL 的累加加性效应和贡献率呈动态变化(表 3),前期(R1 和 R2)检测到 QTL 的次数较少,其累加加性效应和贡献率均较小,随着茎粗的增加,检测到 QTL 的数量增多,累加效应和贡献率在 R3 期达到最大值,随后 R4 和 R5 期均下降,并且表现效应方向相反。这是因为 R1~R3 期加性效应均为正向表达,R4 和 R5 期既有正向表达又有负向表达,由于负表达相对数量较多及效应较大,除相互抵消部分效应外仍表现负表达效应方向。

2.3.4 不同发育阶段茎粗条件 QTL 分析 共检测到 6 个茎粗条件 QTL,A2 连锁群有 2 个,C1、F、G 和 O 连锁群分别只有 1 个。R3→R4 时段内检测到 4 个茎粗条件 QTL,R1→R2 时段内有 2 个,R4→R5 时段内只检测到 1 个。*qSD-6-1* 分别在 R1→R2 和 R3→R4 时段内检测到,呈间断性表达。其他位点均只在 1 个特定的时段内检测到,R2→R3 时段内没有检测到茎粗条件 QTL。不同时段内所有条件 QTL 表达的净效应累加值和贡献率累加值也表现动态变化(表 3),0→R1 时段的加性效应和贡献率累加值均较低,R1→R2 时段稍有上升,R2→R3 时段为 0 表达,随后 R3→R4、R4→R5 时段转变为负效应。这是因为 0→R1 和 R1→R2 时段内加性效应均为正表达,R3→R4 时段内有 1 个 QTL 为正表达和 3 个 QTL 为负表达,R4→R5 时段内仅有 1 个负表达 QTL,结果说明控制茎粗的基因表达亦具有时序性。

2.3.5 株高和茎粗 QTL 的共位性和相关性分析 F 连锁群上有 3 个株高非条件 QTL 分别与 3 个茎粗非条件 QTL 处于同一位置,但是株高 QTL 表达次数较多(表 4),在 6 个测定时期均检测到 1~2 个株高 QTL,增效基因均来自父本中豆 32;茎粗 QTL 表达的次数较少,仅在前期(R1~R3 期)表达,每次表达的效应方向均与株高 QTL 不同(表 2),增效基因均来自母本中豆 29。F 连锁群上只有 1 个茎粗条件 QTL(*qSD-15-2*)与株高条件 QTL(*qPH-15-2*)处于相同位置,该位点茎粗条件 QTL 在 R3→R4 时段表达,加性效应值较小;该位点株高条件 QTL 在 V4→R1、R1→R2 和 R2→R3 连续表达 3 次,加性效应值较高而方向一致,增效基因均来自父本中豆 32。

从株高和茎粗 QTL 在不同发育阶段的动态变化来看,虽然株高 QTL 在某些时期有正表达和负表达,但是综合效应主要趋向负表达,仅 R4→R5 时段内净效应有 1 个很弱的正表达;可是茎粗 QTL

的综合效应显示前期为正表达而后期负表达。针对株高和茎粗 QTL 这种时序性的表达以及 F 连锁群 QTL 的共位性,将 RIL 群体不同发育阶段株高和茎粗的表型值进行相关性分析,结果显示(表 4),在植株发育前期(R1 ~ R3 期)株高和茎粗表现为负相关关系,反映植株处于茎秆伸长阶段,高株的茎秆较细,后期(R4 ~ R5 期)株高和茎粗的关

系转变为正相关,表明在盛荚期以后茎秆发育成熟,高株的茎秆增粗;以株高和茎粗不同时段内的净增长量作相关性分析也表现相同的结果,说明选择茎秆粗壮的高株应以盛荚期之后为适宜时期。上述分析表明株高和茎粗 QTL 的动态变化与表型相关分析结果一致,对于选择粗秆抗倒的高产材料具有指导作用。

表 4 不同发育阶段 F 连锁群的 QTL 数量、效应以及株高与茎粗的相关系数

Table 4 Number of QTLs on linkage group F, sum of additive effects and correlation coefficients between plant height and stem diameter at different developmental stages

项目 Item	非条件 QTL Unconditional QTL						条件 QTL Conditional QTL						
	V4	R1	R2	R3	R4	R5	0→V4	V4→R1	R1→R2	R2→R3	R3→R4	R4→R5	
株高	QTL	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	0	0
	Σa	-1.23	-1.95	-4.40	-5.91	-3.50	-3.56	-1.23	-0.72	-1.31	-1.37	0	0
茎粗	QTL	—	1	1	2	0	0	—	1	0	0	1	0
	Σa	—	0.14	0.16	0.38	0	0	—	0.14	0	0	-0.09	0
相关系数	r	—	-0.174*	-0.170*	-0.158*	0.083	0.175*	—	-0.174*	-0.027	0.033	0.187*	0.060

Σa: QTL 的加性效应总和; *: 0.05 显著水平 Σa: sum of additive effects of all QTLs; *: significance of correlation at 0.05 level

2.3.6 不同年份株高和茎粗 QTL 分析及比较
2006 年和 2007 年共计检测到 13 个株高 QTL 和 9 个茎粗 QTL, 分别分布于 A2、C2、D1_b、F、G、H、J、L、M、O 连锁群和 A2、C2、D1_b、F、J、L 连锁群(表 5)。其中, 2006 年检测到 7 个株高 QTL, 非条件 QTL *qPH-15-1* 和 *qPH-23-1* 可在 3 个发育阶段连续表达, *qPH-1-2* 可在 2 个时期检测到, *qPH-15-2* 仅在 R4 期检测到; 在 R4→R5 时段内检测到 3 个

条件 QTL (*qPH-8-1*、*qPH-8-3*、*qPH-10-1*)。2007 年检测到 10 个株高 QTL, 有 8 个非条件 QTL 也呈多次表达或仅 1 次表达, 在 R1→R2 和 R2→R4 时段内检测到 4 个条件 QTL, 除 *qPH-15-1* 连续 2 个时段表达外, 其他条件 QTL 均只在 1 个时段检测到。株高 QTL 综合效应表现不同发育阶段的累加加性效应方向一致, 贡献率累加值呈现前期快速上升而后期下降趋势, 与 2008 年测定结果一致。

表 5 2006 和 2007 年株高和茎粗 QTL 分析

Table 5 QTLs for plant height and stem diameter at different developmental stages in 2006 and 2007

性状 Trait	年份 Year	QTL	连锁群 LG	标记区间 Marker interval	类型 Type	距两侧标记距离(cM) Distance	置信区间 Confidence interval	LOD	贡献率(%) R2	加性效应 Additive	
株高(R4)	2006	<i>qPH-15-1</i>	15(F)	Sat_375 ~ Sat554	t	16.0	7.1	14.2 ~ 25.5	7.7	25.8	-3.80
		<i>qPH-15-2</i>	15(F)	Satt554 ~ AW756935	t	4.0	4.3	26.6 ~ 40.9	4.2	9.0	-2.42
		<i>qPH-23-1</i>	23(L)	Satt238 ~ Sat_195	t	22.0	4.6	11.8 ~ 24.0	5.3	14.3	-2.82
(R5)	2006	<i>qPH-1-2</i>	1(A2)	Satt589 ~ Sat_181	t	4.0	3.4	31.9 ~ 42.8	4.0	8.7	-2.34
		<i>qPH-15-1</i>	15(F)	Sat_375 ~ Sat554	t	18.0	5.1	16.2 ~ 25.5	8.2	25.2	-4.01
		<i>qPH-23-1</i>	23(L)	Satt238 ~ Sat_195	t	24.0	2.6	15.2 ~ 26.0	8.0	19.3	-3.55
		<i>qPH-8-4</i>	8(C2)	Satt643 ~ Satt277	t/t-1	0.0	3.9	9.5 ~ 18.9	3.9	8.3	-0.51
		<i>qPH-8-3</i>	8(C2)	Satt489 ~ Satt557	t/t-1	6.1	3.9	19.8 ~ 27.8	3.5	8.9	-0.53
		<i>qPH-10-1</i>	10(D1a)	Satt077 ~ Satt439	t/t-1	0.0	3.2	0.0 ~ 3.3	4.2	8.8	0.55
		<i>qPH-1-2</i>	1(A2)	Satt589 ~ Sat_181	t	4.0	3.4	31.4 ~ 42.8	3.9	8.6	-2.38
(R6)	2006	<i>qPH-15-1</i>	15(F)	Sat_375 ~ Sat554	t	18.0	5.1	16.0 ~ 26.6	8.1	24.4	-4.04
		<i>qPH-23-1</i>	23(L)	Satt238 ~ Sat_195	t	24.0	2.6	15.8 ~ 26.0	8.2	19.6	-3.66
		<i>qPH-15-2</i>	15(F)	Satt554 ~ AW756935	t	4.0	4.3	27.0 ~ 34.6	12.2	3.6	-1.38
(R1)	2007	<i>qPH-17-1</i>	17(H)	Satt353 ~ Satt568	t	10.0	5.0	6.3 ~ 18.3	3.4	3.8	0.72

续表

性状 Trait	年份 Year	QTL	连锁群 LG	标记区间 Marker interval	类型 Type	距两侧标记距离 (cM) Distance		置信区间 Confidence interval	LOD	贡献率 (%) R2	加性效应 Additive
(R2)	2007	<i>qPH-20-1</i>	20(J)	Satt405 ~ Sat_228	<i>t</i>	0.0	4.9	0.0 ~ 4.0	3.4	3.9	-0.66
		<i>qPH-25-1</i>	25(M)	Satt680 ~ Satt697	<i>t</i>	0.0	0.3	0.0 ~ 4.7	4.7	3.9	-0.76
		<i>qPH-15-1</i>	15(F)	Sat_375 ~ Satt554	<i>t/t-1</i>	20.0	3.1	19.3 ~ 30.7	14.3	4.4	-2.00
		<i>qPH-15-2</i>	15(F)	Satt554 ~ AW756935	<i>t</i>	2.0	6.3	24.5 ~ 30.9	17.0	12.4	-3.20
		<i>qPH-17-1</i>	17(H)	Satt353 ~ Satt568	<i>t</i>	10.0	5.0	9.5 ~ 18.3	5.5	12.6	1.74
(R4)	2007	<i>qPH-20-1</i>	20(J)	Satt405 ~ Sat_228	<i>t</i>	2.0	2.9	0.0 ~ 4.0	3.3	13.2	-1.26
		<i>qPH-25-1</i>	25(M)	Satt680 ~ Satt697	<i>t</i>	0.0	0.3	0.0 ~ 5.5	6.0	13.4	-1.58
		<i>qPH-28-1</i>	28(O)	Satt331 ~ Sat_038	<i>t</i>	0.0	7.4	83.7 ~ 96.3	3.9	13.5	-1.26
		<i>qPH-10-1</i>	10(D1a)	Satt077 ~ Satt439	<i>t/t-1</i>	0.0	3.2	0.0 ~ 3.3	4.4	25.1	1.94
		<i>qPH-15-1</i>	15(F)	Sat_375 ~ Satt554	<i>t</i>	22.0	1.1	19.0 ~ 30.9	14.2	38.6	-4.96
(R5)	2007	<i>qPH-16-1</i>	16(G)	AF162283 ~ Satt472	<i>t</i>	0.0	3.6	13.2 ~ 23.7	2.9	40.3	1.92
		<i>qPH-23-1</i>	23(L)	Satt238 ~ Sat_195	<i>t/t-1</i>	20.0	6.6	10.6 ~ 24.0	4.3	22.6	-2.37
		<i>qPH-25-1</i>	25(M)	Satt680 ~ Satt697	<i>t</i>	0.0	0.3	0.0 ~ 5.8	3.0	40.7	-1.95
		<i>qPH-15-2</i>	15(F)	Satt554 ~ AW756935	<i>t</i>	2.0	6.3	23.6 ~ 32.5	15.5	40.3	-5.24
		<i>qPH-15-3</i>	15(F)	AW756935 ~ Satt656	<i>t</i>	2.0	6.8	34.9 ~ 39.8	12.4	43.4	-4.80
(R6)	2007	<i>qPH-15-1</i>	15(F)	Sat_375 ~ Satt554	<i>t</i>	23.1	0.0	21.9 ~ 30.1	15.2	42.3	-5.16
茎粗 (R5)	2006	<i>qSD-1-2</i>	1(A2)	Sct_067 ~ Satt480	<i>t</i>	8.0	0.7	28.3 ~ 33.8	2.8	25.0	-1.50
		<i>qSD-15-2</i>	15(F)	Satt554 ~ AW756935	<i>t/t-1</i>	4.0	4.3	21.9 ~ 40.3	6.7	4.7	-0.11
		<i>qSD-20-1</i>	20(J)	Satt405 ~ Sat_228	<i>t/t-1</i>	0.0	4.9	0.0 ~ 2.0	3.9	4.8	0.08
(R6)	2006	<i>qSD-1-2</i>	1(A2)	Sct_067 ~ Satt480	<i>t</i>	8.0	0.7	28.1 ~ 34.7	3.3	27.0	-0.17
(R1)	2007	<i>qSD-7-1</i>	7(C2)	Satt281 ~ Sat_153	<i>t/t-1</i>	0.0	14.9	0.0 ~ 8.9	4.0	1.9	-0.05
		<i>qSD-11-1</i>	11(D1b)	Satt095 ~ Sat_373	<i>t</i>	10.0	3.5	32.0 ~ 45.7	4.0	4.9	-0.09
		<i>qSD-15-4</i>	15(F)	Sct_188 ~ Sat_375	<i>t</i>	0.0	3.5	0.0 ~ 3.5	3.2	5.1	0.07
(R2)	2007	<i>qSD23-1</i>	23(L)	Satt238 ~ Sat_195	<i>t</i>	10.4	16.2	8.4 ~ 12.7	6.0	5.1	0.10
		<i>qSD-23-1</i>	23(L)	Satt238 ~ Sat_195	<i>t</i>	10.4	16.2	5.7 ~ 12.7	4.8	9.8	0.12
(R4)	2007	<i>qSD-2-1</i>	2(A2)	Satt341 ~ Sat_199	<i>t/t-1</i>	0.0	4.6	2.4 ~ 8.2	3.7	3.5	0.07
(R4)	2007	<i>qSD-1-2</i>	1(A2)	Sct_067 ~ Satt480	<i>t/t-1</i>	4.0	4.7	18.4 ~ 34.4	3.4	9.5	-0.11
(R5)	2007	<i>qSD-1-2</i>	1(A2)	Sct_067 ~ Satt480	<i>t</i>	4.0	4.7	17.8 ~ 32.5	3.0	23.4	-0.17
(R6)	2007	<i>qSD-8-1</i>	8(C2)	Satt277 ~ Satt489	<i>t</i>	0.0	2.8	15.8 ~ 18.9	3.1	25.5	-0.15
		<i>qSD-23-1</i>	23(L)	Satt238 ~ Sat_195	<i>t</i>	2.0	24.6	0.0 ~ 7.2	3.2	23.6	0.17
		<i>qSD-1-2</i>	1(A2)	Sct_067 ~ Satt480	<i>t</i>	4.0	4.7	16.6 ~ 34.3	3.5	23.9	-0.18
		<i>qSD-8-1</i>	8(C2)	Satt277 ~ Satt489	<i>t</i>	0.0	2.8	15.0 ~ 18.9	3.5	25.7	-0.16
		<i>qSD-15-4</i>	15(F)	Sct_188 ~ Sat_375	<i>t</i>	2.0	1.5	0.0 ~ 8.4	3.8	24.5	0.18

2006 年检测到 4 个茎粗 QTL, 非条件 QTL *qSD-1-2* 在 2 个时期检测到, 在 R4→R5 时段内检测到 2 个条件 QTL (*qSD-15-2* 和 *qSD-20-1*), 在 R5→R6 时段内检测到 1 个条件 QTL (*qSD-7-1*)。 *qSD-15-2* 与株高 QTL *qPH-15-2* 存在共位性。 2007 年检测到 6 个茎粗 QTL, 有 5 个非条件 QTL 呈多次表达或仅 1 次表达, 在 R1→R2 和 R2→R3 时段内分别检测到 1 个条件 QTL。 茎粗 QTL 在不同发育阶段的综合效应不同, 前期为正效应, 后期表现负

效应, 与 2008 年测定结果一致。

将 2006 年、2007 年 QTL 检测结果与 2008 年检测结果比较, 3 年均均在 F 连锁群检测到 2 个株高 QTL (*qPH-15-1*、*qPH-15-2*), 在 D1₁ 连锁群检测到 1 个株高 QTL (*qPH-10-1*), 在 A2 连锁群检测到 1 个茎粗 QTL (*qSD-1-2*); 此外, 还有 6 个株高 QTL (*qPH-8-1*、*qPH-8-3*、*qPH-15-3*、*qPH-20-1*、*qPH-23-1*、*qPH-28-1*) 和 2 个茎粗 QTL (*qSD-11-1*、*qSD-15-2*) 均在 2 个年份重复检测到 (图 1)。

3 讨论

传统的 QTL 分析大都以数量性状在生长末期的最终表型值进行定位,这种静态的 QTL 分析结果可解释该位点基因表达的累积效应,但不能充分反映发育过程中不同阶段基因表达的动态变化以及不同发育时段内的净表达效应。数量性状的遗传表达与发育阶段密切相关,存在基因表达的发育阶段性^[16]。本研究在大豆不同发育阶段共检测到 18 个株高 QTL 和 19 个茎粗 QTL,而非条件和条件株高 QTL 分别为 16 和 11 个,非条件和条件茎粗 QTL 分别为 12 和 9 个,如在测定末期(R5)只能检测到 11 个株高 QTL 和 9 个茎粗 QTL,说明以数量性状的终结表现进行 QTL 定位,只能检测到后期表达的基因,会掩盖一些曾在发育早期表达过的基因;因此仅仅依据数量性状最终表型的 QTL 定位结果进行分子标记辅助选择实践是不够的,结合非条件 QTL 和条件 QTL 定位的研究,可以检测到更多的 QTL,既了解 QTL 表达的最终结果,又明确 QTL 表达的具体时段及其数量。本研究结果表明,不同发育时期影响大豆株高和茎粗的 QTL 数量和效应均不相同,即每个 QTL 对大豆株高和茎粗有特定的作用时期及其效应,有些 QTL 仅表达 1 次,有些可多次连续表达,但没有发现在每一个时期均表达的株高和茎粗 QTL。

株高和茎粗是与植株倒伏和产量有关的重要农艺性状,周蓉等^[12]以 R7 期表型值分析认为,大豆株高与倒伏为正相关,茎粗与倒伏为负相关,株高与茎粗之间为正相关;2006 年检测到 3 个株高 QTL 和 1 个茎粗 QTL,2007 年检测到 3 个株高 QTL 和 4 个茎粗 QTL,这些结果仅仅反映了株高和茎粗从初始时刻至测定时刻 QTL 表达的综合效应,是 QTL 在 R7 期的静态表达。本研究对不同发育阶段的大豆株高和茎粗同时进行非条件和条件的 QTL 定位研究,不仅揭示了控制株高和茎粗 QTL 的“静态”和“动态”表达,而且进一步明确了株高和茎粗在不同时段的相互关系和作用。例如在 A2 连锁群,株高和茎粗 QTL 在 R4 期同时被检测到,并处于相邻标记区域;O 连锁群在 R1 和 R2 期分别检测到株高和茎粗 QTL。特别值得注意的是 F 连锁群,3 个株高 QTL 与 3 个茎粗 QTL 定位于同一位置,R1~R4 期均有株高和茎粗 QTL 同时表达,但株高和茎粗 QTL 的增效基因不同,各个时期控制株高和茎粗 QTL 的数量和效应大小也不相同;株高和茎粗 QTL 的表达具有

时序性和选择性,前期(V4~R3)QTL 表达数量多而后期(R4~R5)表达数量较少,株高 QTL 表达次数多而茎粗 QTL 表达次数较少;不同时期的株高和茎粗表型值相关性分析显示前期为负相关而后期转为正相关,因此在本研究群体中可选择植株较高、茎秆粗壮的抗倒材料,选择时期宜在茎秆发育成熟的盛荚期以后。由于本研究在 F 连锁群上的 3 个株高 QTL 和 3 个茎粗 QTL 均与 3 个抗倒伏 QTL^[12]距离很近(2.0 cM),可望通过进一步研究应用于分子标记辅助选择育种实践,以增强抗倒性而不减少株高,培育兼顾高产和抗倒的大豆品种。

有关茎粗 QTL 的研究报道很少,Keim 等^[24]用 RFLP 标记在 L 连锁群定位了 3 个茎粗 QTL,位于公共图谱 86~102 cM 之间。本研究在 A2、B2、C1、C2、D1₁、F、G、L 和 O 等 9 个连锁群检测到 19 个与茎粗有关的 QTL,其中位于 L 连锁群的 1 个 QTL 与公共图谱比较大约处于 30cM 处,表明这些 QTL 与以往的研究不同。但是这些茎粗 QTL 易受环境影响,能在 3 个年份重复检测出现的 QTL 只有 1 个,能在 2 个年份重复检测到的 QTL 有 2 个,表明不同年份环境对茎粗 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,以期获得更为精确的定位结果。

本研究在株高发育期间检测到 18 个株高 QTL,分布于 A2、C2、D1₁、F、G、H、I、J、L、M 和 O 等 11 个连锁群,其中有 3 个株高 QTL 能在 3 个年份重复检测到,有 6 个株高 QTL 能在 2 个年份重复检测到。孙德生等^[19]以来自 Charleston × 东农 594 的 RIL 群体检测到 40 个株高 QTL,分布于 15 个连锁群,部分定位连锁群与本研究相同,但是在不同时期定位的可连续表达的 QTL 相对较少,连续表达的次数也较少,只有 2~3 次,而本研究中有些株高 QTL 可连续表达 4~5 次,表明这些 QTL 在不同发育阶段的效应值波动幅度较小,相对稳定因而连续表达。Man-sur 等^[1]、Orf 等^[2]、Specht 等^[3]和 Guzman 等^[11]以成熟期表型值在 C2 连锁群 Satt277、Satt079 和 Satt489 标记附近检测到株高 QTL,本研究也在这些标记附近检测到株高 QTL,并均在 R4 和 R5 期出现;另外,许多研究^[1-3,7,11,25-26]在这 3 个标记附近也定位了控制大豆子粒产量的 QTL,表明株高与产量关联。

参考文献

- [1] 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
- [2] 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
- [3] 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
- [4] 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
- [5] Lee S H, Bailey M A, Mian M A R, et al. Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations [J]. *Crop Sci*, 1996, 36: 728-735
- [6] Chapman A, Pantalone V R, Ustun A, et al. Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in an F₂ and F_{4,6} soybean population [J]. *Euphytica*, 2003, 129: 387-393
- [7] Zhang W K, Wang Y J, Luo G Z, et al. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 1131-1139
- [8] Wang D, Graef G L, Procopiuk A M, et al. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 458-467
- [9] Brucher E, Niblack T, Kopisch-Obuch F J, et al. The effect of rhg1 on reproduction of *Heterodera glycines* in the field and greenhouse and associated effects on agronomic traits [J]. *Crop Sci*, 2005, 45: 1721-1727
- [10] 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 [J]. *Crop Sci*, 2006, 46: 622-629
- [11] Guzman P S, Diers B W, Neece D J, et al. QTL associated with yield in three backcross - derived populations of soybean [J]. *Crop Sci*, 2007, 47: 111-122
- [12] 周蓉,王贤智,陈海峰,等. 大豆倒伏性及其相关性状的 QTL 分析[J]. *作物学报*, 2009, 35(1): 57-65
- [13] Mian M A R, Ashley D A, Vencill W K, et al. QTLs conditioning early growth in a soybean population segregating for growth habit [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 197: 1210-1216
- [14] Yan J Q, Zhu J, He C X, et al. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 267-274
- [15] Yan J Q, Zhu J, He C X, et al. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Genetics*, 1998, 150: 1257-265
- [16] 何慈信,朱军,严菊强,等. 水稻穗干物重发育动态的 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2000, 33(1): 24-32
- [17] 严建兵,汤华,黄益勤,等. 不同发育时期玉米株高 QTL 的动态分析[J]. *科学通报*, 2003, 48(18): 1959-1964
- [18] 赵芳明,刘桂富,朱海涛,等. 用单片段代换系对不同时期水稻分蘖数 QTL 的非条件和条件定位[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(2): 322-330
- [19] 孙德生,李文滨,张忠臣,等. 大豆株高 QTL 发育动态分析[J]. *作物学报*, 2006, 32(4): 509-514
- [20] Zhu J. Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics [J]. *Genetics*, 1995, 141: 1633-1639
- [21] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 122-128
- [22] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, et al. Report on QTL nomenclature [J]. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11-13
- [23] 盖钧镒,章元明,王健康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 341-350
- [24] 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
- [25] 王贤智,张晓娟,周蓉,等. 大豆重组自交系群体荚粒性状的 QTL 分析[J]. *作物学报*, 2007, 33(3): 441-448
- [26] 周蓉,陈海峰,王贤智,等. 大豆产量和产量构成因子及倒伏性的 QTL 分析[J]. *作物学报*, 2009, 35(5): 821-830
- [25] Qiao H, Chang K N, Yazaki J, et al. Interplay between ethylene, ETP1/ETP2 F-box proteins, and degradation of EIN2 triggers ethylene responses in *Arabidopsis* [J]. *Genes & Development*, 2009, 23: 512-521
- [26] Mengiste T, Chen X, Salmeron J, et al. The *BOTRYTIS SUSCEPTIBLE1* gene encodes an R2R3MYB transcription factor protein that is required for biotic and abiotic stress responses in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2003, 15: 2551-2565

(上接第 347 页)

- [22] 吴慧娟,张志刚. 泛素 - 蛋白酶体途径及意义[J]. *国际病理科学与临床杂志*, 2006, 26(1): 7-10
- [23] Raab S, Drechsel G, Zarepour M, et al. Identification of a novel E3 ubiquitin ligase that is required for suppression of premature senescence in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2009, 59: 39-51
- [24] Ma K, Xiao J H, Li X H, et al. Sequence and expression analysis of the C3HC4-type RING finger gene family in rice [J]. *Gene*,

不同发育阶段大豆株高和茎粗QTL的动态分析

作者: 周蓉, 陈海峰, 王贤智, 张晓娟, 单志慧, 吴学军, 邱德珍, 伍宝朵, 沙爱华, 杨中路, 周新安, ZHOU Rong, CHEN Hai-feng, WANG Xian-zhi, ZHANG Xiao-juan, SHAN Zhi-hui, WU Xue-jun, QIU De-zhen, WU Bao-duo, SHA Ai-hua, YANG Zhong-lu, ZHOU Xin-an

作者单位: 中国农业科学院油料作物研究所/农业部油料作物生物学重点开放实验室, 武汉, 430062

刊名: 植物遗传资源学报 

英文刊名: JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES

年, 卷(期): 2010, 11(3)

被引用次数: 1次

参考文献(26条)

1. Brucher E; Niblack T; Kopisch-Obuch F J [The effect of rhgl on reproduction of Heterodera glycines in the field and greenhouse and associated effects on agronomic traits](#)[外文期刊] 2005(5)
2. Wang D; Graef G L; Procopiuk A M [Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations](#)[外文期刊] 2004(3)
3. Zhang W K; Wang Y J; Luo G Z [QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean \(Glycine max L. Merr.\) genetic map and their association with EST markers](#) 2004
4. Chapman A; Pantalone V R; Ustun A [Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in an F2 and F4:6 soybean population](#)[外文期刊] 2003(3)
5. Lee S H; Bailey M A; Mian M A R [Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations](#)[外文期刊] 1996(3)
6. 吴晓雷; 王永军; 贺超英 [大豆重要农艺性状的QTL分析](#)[期刊论文]-[遗传学报](#) 2001(10)
7. Specht J E; Chase K; Macrander M [Soybean response to water: a QTL analysis of drought tolerance](#) 2001
8. Orf J H; Chase K; Jarvik T [Genetics of soybean agronomic traits: I. comparison of three related recombinant inbred populations](#) 1999
9. 周蓉; 陈海峰; 王贤智 [大豆产量和产量构成因子及倒伏性的QTL分析](#)[期刊论文]-[作物学报](#) 2009(05)
10. 王贤智; 张晓娟; 周蓉 [大豆重组自交系群体荚粒性状的QTL分析](#)[期刊论文]-[作物学报](#) 2007(03)
11. Keim P; Diem B W; Olson T C [RFLP mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits](#) 1990
12. 盖钧镒; 章元明; 王健康 [植物数量性状遗传体系](#) 2003
13. McCouch S R; Cho Y G; Yano M [Report on QTL nomenclature](#) 1997
14. Song Q J; Marek L F; Shoemaker R C A [A new integrated genetic linkage map of the soybean](#)[外文期刊] 2004(1)
15. Zhu J [Analysis of conditional genetic effects and variance components in developmental genetics](#) 1995
16. 孙德乍; 李文滨; 张忠臣 [大豆株高QTL发育动态分析](#)[期刊论文]-[作物学报](#) 2006(04)
17. 赵芳明; 刘桂富; 朱海涛 [用单片段代换系对不同时期水稻分蘖数QTL的非条件和条件定位](#)[期刊论文]-[中国农业科学](#) 2008(02)
18. 严建兵; 汤华; 黄益勤 [不同发育时期平米株高QTL的动态分析](#)[期刊论文]-[科学通报](#) 2003(18)
19. 何慈信; 朱军; 严菊强 [水稻穗干物重发育动态的QTL定位](#) 2000(01)

20. [Yan J Q;Zhu J;He C X Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of plant height in rice \(Oryza sativa L.\)](#) 1998
21. [Yan J Q;Zhu J;He C X Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of tiller number in rice \(Oryza sativa L.\)](#)[外文期刊] 1998
22. [Mian M A R;Ashley D A Vencill W K.et al.QTLs conditioning early growth in a soybean population segregating for growth habit](#)[外文期刊] 1998
23. [周蓉;王贤智;陈海峰 大豆倒伏性及其相关性状的QTL分析](#)[期刊论文]-[作物学报](#) 2009(01)
24. [Guzman P S;Diers B W;Neece D J QTL associated with yield in three backcross-derived populations of soybean](#) 2007
25. [Kabelka E A;Carlson S R;Diets B W Glycine soja PI 468916SCN resistance loci's associated effects on soybean seed yield and other agronomic traits](#) 2006
26. [Maasur L M;Orf J H Chase K.et al.Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean](#) 1996

引证文献(1条)

1. [管恩相 水稻三系不育系繁殖倒伏发生原因及防治措施](#)[期刊论文]-[中国种业](#) 2011(3)

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201003017.aspx