

大豆主要农艺性状的 QTL 分析

陈庆山, 张忠臣, 刘春燕, 辛大伟, 单大鹏, 邱红梅, 单彩云

(东北农业大学大豆研究所, 哈尔滨 150030)

摘要: 【目的】大豆的多数农艺性状均为重要的数量性状。对大豆的数量性状进行基因定位具有重要的研究和应用价值。【方法】以美国半矮秆大豆品种 Charleston 为母本, 东北农业大学高蛋白大豆品种东农 594 为父本及其 $F_{2:10}$ 代重组自交系的 154 个株系为实验材料。164 个 SSR 引物经亲本筛选后用于群体扩增, 并构建遗传图谱。对亲本间表现多态的 12 个农艺性状进行了调查及 QTL 分析。【结果】农艺性状包括品质性状 (蛋白质含量、油分含量、磷脂总量等); 产量性状 (单株荚数、单株粒重、百粒重等) 和其它农艺性状 (株高、生育期、分枝数、主茎节数、平均叶长、平均叶宽等)。结果表明, 12 个农艺性状共检出 68 个 QTLs。每个性状的 QTLs 检出个数从平均叶宽的 3 个到百粒重、株高等的 8 个, 平均每个性状检测出 5.8 个。与国内外对应农艺性状 QTL 检测结果相比, 多个性状的 QTL 位点均一致, 说明 QTL 检测准确率较高, 可以进一步用于分子辅助育种。【结论】获得了大豆 12 个重要农艺性状的 68 个主效 QTLs。

关键词: 大豆; 农艺性状; QTL; SSR; 分析

QTL Analysis of Major Agronomic Traits in Soybean

CHEN Qing-shan, ZHANG Zhong-chen, LIU Chun-yan, XIN Da-wei, SHAN Da-peng,

QIU Hong-mei, SHAN Cai-yun

(Soybean Research Institute, Northeast Agricultural University, Haerbin 150030)

Abstract: 【Objective】Soybean is a major crop, whose most agronomic traits are quantitative. Locating these quantitative trait loci in soybean genes has strong application values. 【Method】A $F_{2:10}$ RIL population containing 154 lines derived from cross between Charleston as female and Dongnong 594 as male parent were used in this experiment. A genetic linkage map was constructed with 164 SSR primers screened in two parents and amplified in the 154 line population. 12 agronomic traits showing polymorphic in parents were investigated and QTLs were analyzed. QTLs of all the traits were analyzed with software Windows QTL Cartographer V2.0. 【Result】The agronomic traits included the following quality traits: protein content, oil content, content of protein and oil; yield traits: pods per plant, seed weight per plant, 100 seeds weight; and other agronomic traits such as plant height, days to maturity, branches, nod number in main stem, average leaf length, average leaf width. Results showed that a total of 68 QTLs were found in 12 agronomic traits. Number of QTLs per trait varied from 3 in average leaf width to 11 in 100 seeds weight and plant height, with an average of 5.8. Good accordance was displayed in many QTLs between our results and those obtained by related studies. These QTLs may provide valuable information for soybean molecular marker assistant breeding selection. 【Conclusion】In this study, 68 major QTLs of 12 important soybean agronomic traits were located.

Key words: Soybean; Agronomic traits; QTL; SSR

0 引言

【研究意义】大豆的大部分产量性状和品质性状都属于数量性状。由于在经济学上的重要性, 目前对

大豆 QTL 的研究分析也较多。在大豆产量性状、品质性状及品质组分含量、抗病性、抗虫性和抗逆性等多方面, 已经开展和积累了大量的研究^[1-6]。【前人研究进展】自 1990 年 Keim 开始对大豆农艺性状 QTL

收稿日期: 2005-11-07; 接受日期: 2006-06-02

基金项目: 国家级高技术计划项目 (863)

作者简介: 陈庆山 (1973-), 男, 黑龙江林甸人, 副教授, 博士。研究方向为大豆遗传育种与生物技术。Tel: 0451-55191945; Fax: 0451-55191945; E-mail: qshchen@sohu.com

分析以来,已经定位到大豆遗传图谱上^[7]与大豆性状相关的 QTL 信息可以到 Soybase 上查询(<http://soybase.ncgr.org/>)。国内报道的大豆遗传图谱主要有由陈受宜所在实验室完成的 3 张^[8-10]和宛煜嵩等构建的 1 张^[11]。这些图谱构建所用的群体是 F₂ 群体和重组自交系群体,并且群体的亲本主要是栽培大豆和半野生大豆以及野生大豆,国外研究的群体也主要局限于少数的几份材料^[12]。大豆农艺性状的 QTL 研究较多,涉及到大豆形态性状的有株高^[13]、叶长^[13]、叶宽^[13]、叶面积^[14]、叶重^[14]、倒伏性^[15]、主茎节数^[10]等;生育期性状的有 R1^[16]、R3^[16]、R7^[16]、R8^[15]和 RP^[13]等;抗病虫性状的有玉米穗螟虫抗性^[17]、大豆花叶病毒病抗性^[11]、大豆疫霉根腐病抗性^[18]、大豆猝死病抗性^[19]、大豆胞囊线虫病抗性^[20]等;产量性状的有豆芽产量^[21]、每节荚数^[15]、百粒重^[15]、产量^[15]等;生理性状的有耐淹水特性^[22]、耐铝害^[23]、种子发育不良^[24]、水分利用效率^[14]等;品质性状的有蛋白质含量^[13-15]、油分含量^[13-15]和异黄酮含量^[25]等。但对大豆农艺性状 QTL 分析来说,不同亲本和群体类型的选择,环境作用影响等诸多因素对 QTL 的检出均有不同的影响。

【本研究的切入点】本研究利用美国半矮秆大豆品种和国内大豆优良品系的重组自交系群体对大豆多个农艺性状进行调查,从更广的资源角度来分析大豆农艺性状的基因效应和潜在的 QTL 位点。【拟解决的关键问题】通过遗传群体构建大豆遗传图谱,获得大豆重要农艺性状的 QTL 分子标记。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

以美国半矮秆大豆品种 Charleston 为母本,东北农业大学高蛋白大豆品系东农 594 为父本及其 F_{2:10} 代重组自交系的 154 个株系为实验材料。2002 年将群体 154 个株系在东北农业大学农场试验田中种植,随机区组设计,5 m 行长,3 次重复。秋季株行收获,利用 Perten8620 近红外谷物品质分析仪测定蛋白质含量和油分含量。2003 年将群体分别在东北农业大学农场试验田和校内试验田种植,随机区组设计,5 m 行长,各 3 次重复。田间调查部分农艺性状,收获后考种调查产量等其它性状,并利用 Perten8620 进行蛋白质含量和油分含量等品质性状测定。

1.2 SSR 分析

1.2.1 大豆总 DNA 的提取

在田间各株系采集等量

的叶片,采用 SDS 法提取群体 DNA。
1.2.2 SSR 引物 根据 Soybase 网站提供的大豆 SSR 序列合成 400 对引物,中国农业科学院作物科学研究所大豆种质资源实验室邱丽娟研究员提供了部分筛选用的引物。

1.2.3 引物扩增 PCR 扩增反应采用 20 μl 反应体系:30 ng 总 DNA,1.5 μmol·L⁻¹ 引物(包括上游引物和下游引物),2.5 μmol·L⁻¹ dNTP,1.5 μl 10×buffer,1 U Taq 酶,用超纯水补足 20 μl。

PCR 反应在 T-Gradient PCR 仪进行,扩增条件为:95℃ 预变性 5 min,进入循环:94℃ 变性 30 s;47℃ 复性 30 s;72℃ 延伸 30 s;循环 20 次后在 72℃ 延伸 5 min,置于 4℃ 下保存。

电泳方法:每个 PCR 反应体系加上 8 μl 甲酰胺双色 loading buffer(在 PCR 板上),置于 PCR 仪中变性 10 min,然后放入冰水混合物中冷却。PCR 产物在 6% 的聚丙烯酰胺标准测序胶上分离,电泳槽采用北京六一厂 DYIII-88A 型,在 100 W 恒功率下电泳约 2 h。

银染方法为:用 10%酒精+0.5%乙酸固定凝胶 3 min,接着在 10%酒精+0.5%乙酸+0.2% AgNO₃ 中染色 5 min,清水漂洗 2 min 后在 3% NaOH+0.5%甲醛中显色 5~10min。照相。

1.3 性状调查

QTL 分析用的农艺性状是两年三点的均值。大部分性状的调查标准参照《中国大豆品种志》来进行,并参考了相关研究文献。

品质性状的调查标准为:蛋白质含量和油分含量的测定方法为株系混合脱粒后,取 50g 样品利用 Perten862 近红外谷物品质分析仪测得,用百分数表示(%)。蛋脂总量是指 1 个株系的蛋白质含量和油分含量的总和,用百分数表示(%)。

产量性状的调查标准为:单株荚数是指单株全部正常结实的荚数,每株系考种 3 株,计算均值。单株粒重是指单株全部正常结实的粒数,每株系考种 3 株,计算均值。百粒重是指从单株正常结实粒中选取大小均匀的 100 粒称重,重复 2 次,计算均值(g)。

其它农艺性状的调查标准为:株高在室内考种时是指从子叶节算起至主茎顶端的实际长度,实验数据采用实际测量值(cm)。生育期是指自大豆播种出苗至正常成熟时的天数(d)。分枝数是指主茎上的有效分枝数(有两个节以上并有一节着荚的分枝),分枝上的分枝计算在内。主茎节数是指从子叶节算起至主

茎顶端的实际节数。平均叶长是指植株中上部第 8~10 节复叶中间小叶的平均叶长 (cm)。平均叶宽是指植株中上部第 8~10 节复叶中间小叶的平均叶宽 (cm) [13]。

1.4 数据统计分析

利用 Mapmaker/EXP3.0 作图软件, 构建分子标记连锁图谱。利用 Windows QTL Cartographer V2.0 进行复合区间作图扫描农艺性状的 QTLs, 以似然比 LR (likelihood ratio) 大于 11.5, 即对应 LOD 值大于 2.5 作为 QTLs 存在的阈值。利用 MapChart 2.1 版本绘制连锁图谱。

2 结果与分析

2.1 农艺性状表现

两个亲本在各个主要性状表现见表 1。由表 1 可以看出, 两个亲本在各个主要农艺性状之间差异较大, 这也为相应性状的 QTL 分析提供了较好的遗传背景。

RILs 群体株系的主要农艺性状统计是利用两年三点的均值。由表 2 可以看出各农艺性状的最小值、最大值之间差异明显。农艺性状的频率分布和偏度、峰度检验表明, 蛋白含量、油分含量、蛋脂总量、单

表 1 大豆 RIL 群体亲本的主要性状比较

Table 1 Comparison of major traits between parents in RIL population

性状 Trait	亲本 Parents	
	Charleston	NEAU594
蛋白质含量 Protein content(%)	42.38	45.17
油分含量 Oil content(%)	19.63	21.83
单株荚数 Pods per Plant	132.7	78.8
单株粒重 Seed weight per plant(g)	20.4	17.3
百粒重 100-seed weight(g)	15.6	22.4
株高 Plant height (cm)	56.6	76.6
生育日期 Growth period	135	112
分枝数 Branches	2.7	0
主茎节数 Nodes of main stem	17.4	13.0
平均叶长 Average leaf length (mm)	76	102
平均叶宽 Average leaf width (mm)	53	35

株荚数、单株粒重、百粒重、结荚习性、茸毛色、叶形、平均叶长等几个农艺性状指标均呈正态分布, 具有较小偏度值; 株高、生育期、主茎节数、花色的偏度值为负值, 呈现左偏分布; 分枝数的偏度值为正值, 且呈右偏分布; 而平均叶宽则呈现双峰分布。各农艺性状的峰度均较平坦, 为低阔峰。总体来看, 群体大部分农艺性状分离表现为正态分布, 个别性状有偏亲分离。

表 2 RILs 群体农艺性状分析

Table 2 Analysis of agronomic traits in RILs population

性状 Trait	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	标准误 STDEV	偏度 Skewness		峰度 Kurtosis	
					Statistic	STDEV	Statistic	STDEV
品质性状 Quality traits								
蛋白含量(%) Protein content	37.70	43.87	40.74	1.34	0.22	0.20	-0.45	0.40
油分含量(%) Oil content	19.29	23.30	21.09	0.86	0.19	0.20	-0.25	0.40
蛋脂总量(%) Pro and oil content	59.88	63.84	61.82	0.90	0.04	0.20	-0.55	0.40
产量性状 Yield traits								
单株荚数 Pods per plant	36.47	113.78	67.84	14.33	0.17	0.20	-0.16	0.40
单株粒重(g) Seed weight per plant	36.33	114.66	79.01	14.73	-0.17	0.20	-0.19	0.40
百粒重(g) 100-seed weight	14.81	27.06	20.13	2.35	0.34	0.20	0.33	0.40
其它性状 Other traits								
株高(cm) Plant height	34.28	130.78	90.59	22.50	-0.57	0.20	-0.34	0.40
生育期(d) Growth period	134.00	153.00	147.18	4.94	-0.99	0.20	0.00	0.40
分枝数 Branches	0.06	5.74	1.90	1.31	0.79	0.20	0.21	0.40
主茎节数 Nodes of main stem	7.83	22.56	16.79	3.17	-0.88	0.20	0.16	0.40
平均叶长(mm) Average leaf length	125.80	210.75	160.19	18.26	0.39	0.20	-0.56	0.40
平均叶宽(mm) Average leaf width	57.17	118.83	84.50	16.05	0.04	0.20	-1.52	0.40

2.2 农艺性状的 QTL 分析

根据 Charleston 和东农 594 及重组自交系构建的

大豆遗传图谱^[26], 并以 LOD 值大于 2.5 的标准, 对群体中分离的大豆农艺性状进行了分析, 详见表 3。

表 3 大豆性状 QTL 分析

Table 3 QTL analysis of agronomic trait in soybean

性状 Traits	QTLs	连锁群 Linkage group	两侧引物 (相距遗传距离) Nearby primer (cM)	LR 值 LR value	对应 LOD 值 LOD value	可解释变异 Explainable variation	加性效应 Additive effects		
品质性状 Quality traits	油分含量 Oil content	Qsoil 1	GM4-B2	Satt094 (11.0) - Qsoil 1- (28.2) Satt556	23.23	5.04	21.98%	-0.43	
		Qsoil 2	GM7-D1a	Sat_001 (0.0) - Qsoil 2- (7.3) Sat_114	37.82	8.21	18.10%	0.52	
		Qsoil 3	GM19-N	Satt257 (17.0) - Qsoil 3- (5.9) Satt551	19.34	4.20	13.17%	-0.32	
		Qsoil 4	GM19-N	Satt551 (5.0) - Qsoil 4- (18.8) Satt022	18.82	4.08	12.73%	-0.32	
蛋白含量 Protein content		Qspro 1	GM8-D1b	Sat_135 (13.0) - Qspro 1- (0.2) Satt537	11.68	2.53	5.16%	0.35	
		Qspro 2	GM10-E	Satt263 (0.0) - Qspro 2- (0.9) Satt151	27.07	5.87	14.14%	0.54	
		Qspro 3	GM10-E	Satt151 (5.0) - Qspro 3- (1.6) Satt117	23.61	5.12	14.29%	0.52	
		Qspro 4	GM19-N	Satt445 (4.0) - Qspro 4- (26.9) Satt257	18.67	4.05	13.46%	0.53	
		Qspro 5	GM20-O	Satt173 (9.0) - Qspro 5- (6.6) Satt581	12.93	2.81	12.09%	0.55	
油脂总量 Pro and oil content		Qsproil 1	GM2-A2	Satt468 (39.0) - Qsproil 1- (0.7) Satt327	12.00	2.60	5.56%	0.22	
		Qsproil 2	GM6-C2	Satt202 (5.0) - Qsproil 2- (2.2) Satt134	27.55	5.98	15.44%	0.42	
		Qsproil 3	GM6-C2	Satt289 (2.0) - Qsproil 3- (6.0) Satt277	32.49	7.05	16.80%	0.46	
		Qsproil 4	GM10-E	Satt263 (0.0) - Qsproil 4- (0.9) Satt151	14.82	3.22	6.62%	0.24	
		Qsproil 5	GM10-E	Satt117 (1.0) - Qsproil 5- (1.5) Satt452	14.64	3.18	6.58%	0.24	
产量性状 Yield traits	单株荚数 Pods per plant	Qsppp 1	GM6-C2	Satt334 (33.0) - Qsppp 1- (5.4) Satt002	15.97	3.46	12.67%	-6.34	
		Qsppp 2	GM6-C2	Satt002 (2.0) - Qsppp 2- (2.8) Sat_092	20.86	4.53	9.52%	-5.78	
		Qsppp 3	GM6-C2	Sat_092 (4.0) - Qsppp 3- (9.0) Satt460	19.70	4.27	8.94%	-5.19	
		Qsppp 4	GM20-O	Satt173 (12.0) - Qsppp 4- (3.6) Satt581	15.22	3.30	8.11%	-4.91	
	单株粒重 Seed weight per plant	Qsswpp 1	GM1-A1	Satt300 (0.0) - Qsswpp 1- (7.3) Satt522	27.96	6.07	12.56%	7.10	
		Qsswpp 2	GM1-A1	Satt522 (3.0) - Qsswpp 2- (4.0) Satt571	22.51	4.89	14.32%	9.22	
		Qsswpp 3	GM1-A1	Satt276 (9.0) - Qsswpp 3- (3.6) Sat_119	30.61	6.64	21.06%	-8.56	
		Qsswpp 4	GM5-C1	Satt195 (1.0) - Qsswpp 4- (10.9) Sat_042	19.38	4.20	9.63%	4.67	
		Qsswpp 5	GM6-C2	Satt372 (39.0) - Qsswpp 5- (5.2) Satt076	31.31	6.80	26.28%	-8.48	
		Qsswpp 6	GM6-C2	Satt076 (4.0) - Qsswpp 6- (23.1) Satt334	31.01	6.73	23.16%	-8.26	
		Qsswpp 7	GM19-N	Sat_095 (6.0) - Qsswpp 7- (1.6) Sat_091	16.44	3.57	15.14%	-6.71	
		Qsswpp 8	GM19-N	Satt331 (1.0) - Qsswpp 8- (14.4) Satt173	22.56	4.90	12.33%	1.17	
	百粒重 100-seed weight	Qsswph 1	GM1-A1	Satt522 (5.0) - Qsswph 1- (1.0) Satt571	30.79	6.68	14.16%	-1.21	
		Qsswph 2	GM1-A1	Satt587 (6.0) - Qsswph 2- (2.9) Satt276	20.28	4.04	9.11%	-0.88	
		Qsswph 3	GM1-A1	Sat_119 (9.0) - Qsswph 3- (1.3) Satt242	36.75	7.98	19.78%	1.40	
		Qsswph 4	GM1-A1	Satt242 (4.0) - Qsswph 4- (20.0) Sat_105	37.66	8.17	24.76%	1.52	
Qsswph 5		GM1-A1	Satt390 (0.0) - Qsswph 5- (18.2) Satt218	17.37	3.77	7.36%	-0.68		
Qsswph 6		GM3-B1	Satt509 (11.0) - Qsswph 6- (2.9) Satt197	13.71	2.98	7.71%	0.85		
Qsswph 7		GM19-N	Sat_095 (6.0) - Qsswph 7- (11.6) Sat_091	12.99	2.82	11.84%	-1.03		
Qsswph 8		GM20-O	Satt331 (1.0) - Qsswph 8- (14.4) Satt173	22.56	4.90	12.33%	1.17		
其它性状 Other traits	株高 Plant height	Qspl 1	GM1-A1	Sct_067 (20.0) - Qspl 1- (1.4) Satt545	18.45	4.00	6.75%	-7.42	
		Qspl 2	GM1-A1	Satt545 (5.0) - Qspl 2- (25.4) Sat_087	18.98	4.12	9.10%	-8.19	
		Qspl 3	GM1-A1	Satt276 (9.0) - Qspl 3- (3.6) Sat_119	13.60	2.95	4.94%	-6.05	
		Qspl 4	GM3-B1	Satt426 (3.0) - Qspl 4- (15.6) Satt509	42.56	9.23	17.82%	12.26	
		Qspl 5	GM3-B1	Satt509 (9.0) - Qspl 5- (4.9) Satt197	21.52	4.67	11.71%	10.75	
		Qspl 6	GM3-B1	Satt197 (1.0) - Qspl 6- (2.1) Satt251	19.28	4.18	7.95%	9.84	
		Qspl 7	GM7-D1a	Satt502 (8.0) - Qspl 7- (0.8) Satt342	22.15	4.12	7.77%	-6.49	
		Qspl 8	GM10-E	Satt263 (0.0) - Qspl 8- (0.9) Satt151	13.06	2.83	3.68%	4.47	
	生育期 Growth period	Qsmp 1	GM6-C2	Satt202 (5.0) - Qsmp 1- (2.2) Satt134	37.68	8.18	25.85%	-3.46	
		Qsmp 2	GM6-C2	Satt243 (0.0) - Qsmp 2- (3.8) Satt341	15.75	3.42	6.45%	1.83	
		Qsmp 3	GM7-D1a	Satt495 (3.0) - Qsmp 3- (9.8) Satt584	31.46	6.83	15.30%	-3.26	
		Qsmp 4	GM7-D1a	Satt084 (5.0) - Qsmp 4- (7.6) Satt220	12.35	2.68	12.35%	2.53	
		分枝数 Branches	Qsb 1	GM3-B1	Satt233 (18.0) - Qsb 1- (7.8) Satt426	24.85	5.39	21.07%	-0.75
		Qsb 2	GM3-B1	Satt426 (8.0) - Qsb 2- (10.6) Satt509	21.86	4.74	16.34%	-0.68	

续表 3 Continue table 3

	Qsb 3	GM3-B1	Satt509 (10.0) - Qsb 3- (3.9) Satt197	32.43	7.04	20.50%	-0.84
	Qsb 4	GM6-C2	Satt334 (25.0) - Qsb 4- (11.4) Satt002	16.84	3.65	21.88%	-0.72
	Qsb 5	GM6-C2	Satt002 (3.0) - Qsb 5- (1.8) Sat_092	17.06	3.70	6.02%	-0.42
	Qsb 6	GM6-C2	Sat_092 (4.0) - Qsb 6- (9.0) Satt460	16.76	3.64	7.17%	-0.48
	Qsb 7	GM10-E	Satt263 (0.0) - Qsb 7- (0.9) Satt151	19.10	4.14	6.04%	-0.33
主茎节数	Qsmn 1	GM1-A1	Sct_067 (19.0) - Qsmn 1- (2.4) Satt545	40.27	8.74	16.56%	-1.38
Nodesof	Qsmn 2	GM1-A1	Satt545 (7.0) - Qsmn 2- (23.4) Sat_087	42.54	9.23	21.53%	-1.54
main stem	Qsmn 3	GM3-B1	Satt233 (24.0) - Qsmn 3- (1.8) Satt426	30.78	6.68	13.05%	1.56
	Qsmn 4	GM3-B1	Satt426 (8.0) - Qsmn 4- (10.6) Satt509	60.72	13.18	28.46%	2.28
	Qsmn 5	GM3-B1	Satt509 (8.0) - Qsmn 5- (5.9) Satt197	37.17	8.07	23.21%	2.34
	Qsmn 6	GM3-B1	Satt197 (1.0) - Qsmn 6- (2.1) Satt251	14.93	3.24	7.12%	1.43
	Qsmn 7	GM7-D1a	Satt502 (8.0) - Qsmn 7- (0.8) Satt342	22.86	4.96	7.93%	-0.92
平均叶长	Qsall 1	GM1-A1	Sat_087 (13.0) - Qsall 1- (7.7) Satt200	40.16	8.71	19.64%	10.35
Average leaf	Qsall 2	GM1-A1	Satt200 (2.0) - Qsall 2- (14.4) Satt164	34.04	7.39	12.91%	8.18
length	Qsall 3	GM1-A1	Satt164 (13.0) - Qsall 3- (11.0) Sat_105	15.27	3.31	9.46%	-7.02
	Qsall 4	GM4-B2	Satt094 (39.0) - Qsall 4- (0.2) Satt556	16.02	3.48	4.39%	3.99
	Qsall 5	GM4-B2	Satt272 (9.0) - Qsall 5- (0.5) Satt168	13.62	2.96	4.04%	3.96
	Qsall 6	GM6-C2	Sat_103 (11.0) - Qsall 6- (2.0) Sct_033	13.89	3.01	6.14%	5.52
平均叶宽	Qsalb 1	GM1-A1	Satt545 (21.0) - Qsalb 1- (9.4) Sat_087	49.57	10.76	21.41%	-15.68
Average leaf	Qsalb 2	GM1-A1	Sat_087 (14.0) - Qsalb 2- (6.7) Satt200	167.28	36.30	49.67%	-15.35
width	Qsalb 3	GM1-A1	Satt200 (2.0) - Qsalb 3- (14.4) Satt164	132.77	28.81	46.15%	-14.03

2.2.1 品质性状 品质性状中,与蛋白质含量有关的确定了 5 个 QTL 位点,位于 GM8-D1b、GM10-E、GM19-N 和 GM20-O 等 4 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 5.16%~14.29%之间,加性效应范围在 -0.35~0.55 之间。与油分含量有关的确定了 4 个 QTL 位点,位于 GM4-B2、GM7-D1a 和 GM19-N 等 3 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 12.73%~21.98%之间,加性效应范围在 -0.43~0.52 之间。与蛋脂总量有关的确定了 5 个 QTL 位点,位于 GM2-A2、GM6-C2 和 GM10-E 等 3 条连锁群上。可解释的变异范围变动在 5.56%~16.80%之间,加性效应范围在 0.21~0.46 之间。

2.2.2 产量性状 产量性状中,与单株荚数有关的确定了 4 个 QTL 位点,位于 GM6-C2 和 GM20-O 等 2 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 8.11%~12.67%之间,加性效应范围在 -6.34~-4.91 之间。与单株粒重有关的确定了 7 个 QTL 位点,位于 GM1-A1、GM5-C1、GM6-C2 和 GM19-N 等 4 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 9.63%~26.28%之间,加性效应范围在 -8.56~9.22 之间。与百粒重有关的确定了 7 个 QTL 位点,位于 GM1-A1、GM3-B1、GM19-N 和 GM20-O 等 4 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 7.36%~24.76%之间,加性效应范围在 -1.21~1.52 之间。

2.2.3 其它农艺性状 其它农艺性状中,与株高有关

的确定了 8 个 QTL 位点,位于 GM1-A1、GM3-B1、GM7-D1a 和 GM10-E 等 4 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 3.68%~17.82%之间,加性效应范围在 -8.19~12.26 之间。与生育期有关的确定了 4 个 QTL 位点,位于 GM6-C2 和 GM7-D1a 等 2 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 6.45%~25.85%之间,加性效应范围在 -3.46~2.53 之间。与分枝数有关的确定了 7 个 QTL 位点,位于 GM3-B1、GM6-C2 和 GM10-E 等 3 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 6.04%~21.88%之间,加性效应范围在 -0.84~-0.33 之间。与主茎节数有关的确定了 7 个 QTL 位点,位于 GM1-A1、GM3-B1 和 GM7-D1a 等 3 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 7.12%~28.46%之间,加性效应范围在 -1.54~2.34 之间。与平均叶长有关的确定了 6 个 QTL 位点,位于 GM1-A1、GM4-B2 和 GM6-C2 等 3 条连锁群上。可解释的变异大小范围在 4.04%~19.64%之间,加性效应范围在 -7.02~10.35 之间。与平均叶宽有关的确定了 3 个 QTL 位点,位于 GM1-A1 连锁群上。可解释的变异大小范围在 21.41%~49.67%之间,加性效应范围在 -15.68~-14.03 之间。

3 讨论

本研究构建了包含 20 个连锁群的大豆遗传图谱,并对大豆主要农艺性状进行了 QTL 分析。11 个农艺性状共分析得到了 68 个 QTLs,但这些 QTLs 在连锁

群上并不是均匀分布的。有的连锁群检出的 QTLs 较多,如 GM1-A1 为 20 个,GM6-C2 为 15 个,GM3-B1 为 11 个。有的连锁群检出的很少,如 GM19-N 为 5 个,GM4-B2 为 3 个,GM2-A2、GM5-C1、GM8-D1b 均为 1 个。有一些连锁群没有检出 QTLs,如 GM9-D1、GM11-F、GM12-G、GM13-H、GM14-I、GM15-J、GM16-K、GM17-L、GM18-M。另一方面,连锁群的分子标记密度和检出 QTLs 并不成正比,最多的 GM7-D1a 连锁群有 28 个 SSR 分子标记,但只检出 5 个 QTLs,GM8-D1b 有 11 个 SSR 分子标记,只检出 1 个 QTL; GM1-A1 和 GM6-C2 各有 19 个和 18 个 SSR 分子标记,检出了 20 个和 15 个 QTLs,GM3-B1 连锁群仅有 9 个 SSR 分子标记,检出 11 个 QTLs。说明本研究构建图谱的 QTL 检出率和性状 QTL 分布代表性较好,可以用于指导大豆相应性状的育种选择。与国内外的研究比较来看,在百粒重、蛋白质含量、油分含量和单株荚数等性状上均有较为一致的对应性^[11,27]。说明控制大豆农艺性状的 QTL 在大豆连锁群上的分布还是具有较为稳定的遗传位点。

本研究利用的亲本材料是美国半矮秆大豆品种 Charleston 和国内的高蛋白大豆品系东农 594,与国内外的其它群体亲本相比,Charleston 和东农 594 在品质、产量和农艺性状具有更大的差异,在品质和株高性状上尤为突出,因此在 QTL 定位上具有更多的优势,能更好地揭示影响性状的 QTL 位点。

另一方面,本试验群体是重组自交系,后代各个株系遗传组成已经纯合,因此本研究所揭示的大豆主要农艺性状的 QTL 位点只能揭示其加性效应,却不能计算出显性等其它效应值。加性效应是影响大豆性状的主要因素,Lark 等的研究认为加性效应是由于 QTL 位点的特异性所决定的,位点单独存在效应较小,与其它位点同时存在效应较大,且对性状的影响也较大^[28]。现在的 QTL 分析更加注重基因位点的其它效应以及对环境的互作作用,这就需要利用 F₂ 代群体来进行分析或同时采用多套遗传群体进行联合作图以达到较好的分析结果。

4 结论

以 Charleston 和东农 594 及其 F_{2:10} 代重组自交系的 154 个株系为实验材料。对亲本间表现多态的 12 个农艺性状进行了调查,并进行了 QTL 分析。结果表明,12 个农艺性状共检出 68 个 QTLs。每个性状的

QTLs 检出个数从平均叶宽的 3 个到百粒重、株高等的 8 个,平均每个性状检测出 5.8 个。与国内外对应农艺性状 QTL 检测结果相比,多个性状的 QTL 位点均一致,说明 QTL 检测准确率较高,可以进一步用于分子辅助育种。

References

- [1] Panthee D R, Pantalone V R, Sams C E, Saxton A M, West D R, Orf J H, Killam A S. Quantitative trait loci controlling sulfur containing amino acids, methionine and cysteine, in soybean seeds. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 112: 546-553.
- [2] Panthee D R, Pantalone V R, Saxton A M, West D R, Sams C E. Genomic regions associated with amino acid composition in soybean. *Molecular Breeding*, 2006, 17: 79-89.
- [3] Hyten D L, Pantalone V R, Sams C E, Saxton A M, Landau-Ellis D, Stefaniak T R, Schmidt M E. Seed quality QTL in a prominent soybean population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 552-561.
- [4] Funatsuki H, Kawaguchi K, Matsuba S, Sato Y, Ishimoto M. Mapping of QTL associated with chilling tolerance during reproductive growth in soybean. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 851-861.
- [5] Guo B, Sleper D A, Arelli P R, Shannon J G, Nguyen H T. Identification of QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode races 2, 3 and 5 in soybean PI 90763. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 965-971.
- [6] Walker D R, Narvel J M, Boerma H R, All J N, Parrott W A. A QTL that enhances and broadens Bt insect resistance in soybean. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1051-1057.
- [7] 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.
- [8] 张德水,董伟,惠东威,陈受宜,庄炳昌. 用栽培大豆与半野生大豆间 F₂ 群体构建基因组分子标记连锁框架图. *科学通报*, 1997, 42: 1326-1330.
Zhang D H, Dong W, Hhui D W, Chen S Y, Zhuang B C. Construction of genomic molecular marker linkage frame map with F₂ population crossed by *Glycine Max* and *Glycine gracillus*. *Chinese Science Bulletin*, 1997, 42: 1326-1330. (in Chinese)
- [9] 刘峰,庄炳昌,张劲松,陈受宜. 大豆遗传图谱的构建和分析. *遗传学报*, 2000, 27(11): 1018-1026.
Liu F, Zhuang B C, Zhang J S, Chen S Y. Construction and analysis of soybean genetic map. *Acta Genetica Sinica*, 2000, 27: 1018-1026. (in Chinese)
- [10] 吴晓雷,贺超英,王永军,张志永,东方阳,张劲松,陈受宜,盖

- 钧铨. 大豆遗传图谱的构建和分析. 遗传学报, 2001, 28: 1051-1061.
- Wu X L, He C Y, Wang Y J, Yang D F, Zhang J S, Chen S Y, Gai J Y. Construction and analysis of a genetic linkage map of soybean. *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28: 1051-1061. (in Chinese)
- [11] 宛煜嵩. 大豆遗传图谱的构建及若干农艺性状的 QTL 定位分析. 中国农业科学院博士学位论文, 2002.
- Wan Y S. Construction of soybean genetic map and QTL analysis of some agronomic traits. Dissertation for doctor degree of Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2002. (in Chinese)
- [12] Cregan P B, Jarvik T, Bush A L, Shoemaker R C, Lark K G, Kahler A L, Kaya N, VanToai T T, Lohnes D G, Chung J, Specht J E. An integrated genetic linkage map of the soybean genome. *Crop Science*, 1999, 39: 1464-1490.
- [13] 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 Science*, 1999, 39: 1642-1651.
- [14] 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. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97:1210-1216.
- [15] 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.
- [16] Tasma I M, Lorenzen L L, Green D E, Shoemaker R C. Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity (E) loci. *Crop Science*, 2003, 43: 319-328.
- [17] Rector B G, All J N, Parrott W A, Boerma H R. Quantitative trait loci for antibiosis resistance to corn earworm in soybean. *Crop Science*, 2000, 40:233-238.
- [18] Burnham K D, Dorrance A E, Van Toai T T, St Martin S K. Quantitative trait loci for partial resistance to *Phytophthora sojae* in soybean. *Crop Science*, 2003, 43: 1610-1617.
- [19] Njiti V N, Meksem K, Iqbal M J, Johnson J E, Kassem M A, Zobrist K F, Kilo Y, Lightfoot D A. Common loci underlie field resistance to soybean sudden death syndrome in forrest pyramid essex and douglas. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104:294-300.
- [20] Heer J A, Knap H T, Mahalingam R, Shipe E R, Arelli P R, and Matthews B F. Molecular markers for resistance to *Heterodera glycines* in advanced soybean germplasm. *Molecular Breeding*, 1998, 4: 359-367.
- [21] Lee S H, Park K Y, Lee H S, Park E H, Boerma H R. Genetic mapping of QTLs conditioning soybean sprout yield and quality. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103:702-709.
- [22] Reyna N, Cornelious B, Shannon J G, Sneller C H. Evaluation of a QTL for waterlogging tolerance in southern soybean germplasm. *Crop Science*, 2003, 43: 2077-2082.
- [23] Bianchi-Hall C M, Carter T E, Jr. Bailey M A, Mian M A R. Aluminum tolerance associated with quantitative trait loci derived from soybean PI416937. *Crop Science*, 2000, 40:538-545.
- [24] Tischner T, Allphin L, Chase K, Orf J H, Lark K G. Genetics of seed abortion and reproductive traits in soybean. *Crop Science*, 2003, 43: 464-473.
- [25] Meksem K, Njiti V N, Banz W J, Iqbal M J, Kassem M M, Hyten D L, Yuang J, Winters T A, Lightfoot D A. Genomic regions that underlie soybean seed isoflavone content. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*, 2001, 1:38-45.
- [26] 陈庆山, 张忠臣, 刘春燕, 王伟权, 李文滨. 应用 Charleston×东农 594 重组自交系群体构建 SSR 大豆遗传图谱. 中国农业科学, 2005, 38: 1312-1316.
- Chen Q S, Zhang Z C, Liu C Y, Wang W Q, Li W B. Construction of soybean genetic map with RIL population by Charleston × Dongnong 594. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38: 1312-1316. (in Chinese)
- [27] 吴晓雷. 大豆高密度遗传图谱构建和重要农艺性状基因定位、大豆属进化关系的研究. 中国农业大学博士学位论文, 2000.
- Wu X L. Construction of a high-density genetic linkage map and QTL mapping of some important agronomic traits in soybean, phylogenetic relationships and evolution of genus *glycine* using RFLP, SSR, and AFLP markers. Dissertation for doctor degree of Chinese Agricultural University, 2000. (in Chinese)
- [28] Lark K G, Orf J, Mansur L M. Epistatic expression of quantitative trait loci (QTLs) in soybean *Glycine max* (L.) Merr. determined by QTL association with RFLP alleles. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 88:486-489.

(责任编辑 于 竞)