

野生大豆导入系对蛋白质含量相关位点的上位性分析

尹燕斌¹ 潘校成² 蒋洪蔚³ 魏思明¹ 刘春燕³ 胡国华³ 陈庆山¹

(1. 东北农业大学 农学院 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 65301 部队副业基地 黑龙江 五大连池 164100; 3. 黑龙江省农垦科研育种中心 黑龙江 哈尔滨 150090)

摘要: 利用野生大豆 ZYD00006 和栽培大豆绥农 14 所构建的回交导入系群体 BC₃F₃ 代作为研究材料, 选择亲本间存在差异的 121 个 SSR 标记对 114 个株行材料进行基因型分析; 利用 T 测验对含野生大豆纯合双导入位点(即 B-B 位点组合) 植株表型值与绥农 14 表型值进行检测, 以 $P \leq 0.05$ 作为阈值, 共获得 104 对 B-B 位点对表型影响显著, 再经 T 测验, 28 对互作位点存在上位性效应, 其中正向上位性效应位点 10 对, 负向上位性效应位点 18 对, 本研究结果揭示了上位性效应对大豆蛋白质含量性状的重要影响, 同时这些位点信息将为大豆高蛋白分子辅助育种研究提供重要的理论基础。

关键词: 野生大豆; 回交导入系; 蛋白质含量; 上位性分析

中图分类号: S565.1 文献标识码: A DOI: 10.11861/j.issn.1000-9841.2016.03.0353

Epistatic Analysis for Protein Content Using Wild Soybean Backcross Introgressive Lines

YIN Yan-bin¹, PAN Xiao-cheng², JIANG Hong-wei³, WEI Si-ming¹, LIU Chun-yan³, HU Guo-hua³, CHEN Qing-shan¹

(1. Agronomy College, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. Sideline Base for 65301 Force of Heilongjiang, Wudalianchi 164100, China; 3. Land Reclamation Research and Breeding Center of Heilongjiang, Harbin 150090, China)

Abstract: The wild soybean backcross introgressive lines BC₃F₃ was constructed with cultural soybean Suinong 14 as recurrent parent and wild soybean ZYD00006 as donor parent in this study. One hundred and twenty one polymorphism SSR markers between the parents were used to analyze the genotypes of 114 lines. The line with double introgression homozygote loci from wild soybean plants (B-B loci) and Suinong 14 were analyzed with T-test. With $P \leq 0.05$ as threshold value, 108 B-B locus were significant on phenotype. And epistasis effect was found at 28 B-B locus. Among them, 10 were positive and 18 were negative. The result of this study have revealed the importance of epistasis effect on soybean protein content, meanwhile the information of these locus will be the theoretical basis for high protein of soybean breeding.

Keywords: Wild soybean; Backcross introgressive lines; Protein content; Epistasis analysis

大豆起源于中国, 具有 5 000 多年的栽培历史, 蛋白含量是决定大豆经济价值的主要依据之一^[1], 大多数栽培豆的蛋白质含量在 40% 左右^[2], 据调查大豆蛋白质产量占 8 种主产蛋白作物的 64.78%, 可见大豆蛋白质含量性状的研究对提高植物性蛋白产量具有重要意义。

生物的大部分性状都是数量性状, 数量性状一般都具有复杂的遗传体系, 上位性效应研究对数量性状的研究的发展具有重要意义^[3], 水稻上位性效应研究较早且较广泛, Li 等^[4]应用 RFLP 标记对水稻产量性状进行 QTL 定位, 结果发现 QTL 之间存在大量的上位性关系; Yu 等^[5]也通过研究表明加 × 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; 曹钢强等^[6-7]、任德勇等^[8]检测到多对与水稻株高及穗长相关的 QTL 上位性互作位点; 高用明等^[9]、杨自凤等^[10]、刘书旋等^[11]发现了多对与水稻抽穗期相关的上位性效应互作位点; 水稻相关产量性状^[12-13]以及糙米率的相关品质性状^[14-15]的上位性效应也都有研究。与水稻相比, 大豆上位性性状的研究相对较少。范冬梅等^[16]和杨喆等^[17]利用 Charleston 和东农 594 构建的大豆 RIL 群体检测到多对与大豆单株粒重以及荚数性状相关的 QTL 上位性位点; 毛彦芝等^[18]、梁慧珍等^[19-21]对大豆单株荚数、大豆叶绿素含量进行了 QTL 定位和互作分

收稿日期: 2015-12-23

基金项目: 黑龙江省新世纪优秀人才项目(1252-NCET-004)。

第一作者简介: 尹燕斌(1989-), 男, 硕士, 主要从事作物遗传育种研究。E-mail: 15546031783@163.com。

通讯作者: 陈庆山(1973-), 男, 教授, 博导, 主要从事大豆生物技术研究。E-mail: qshchen@126.com。

析。国内对大豆蛋白、油分 QTL 的上位性分析报道相对较少,单大鹏等^[22-23]、侯萌等^[24]利用 Charleston 和东农 594 构建的大豆 RIL 群体发现多对与大豆蛋白和油分含量相关的上位性互作位点。

本研究利用遗传背景较纯净的导入系群体(经多代回交遗传背景大部分为轮回亲本绥农 14),对野生豆的双导入位点进行上位性分析,目的性强有利于挖掘野生大豆中的高蛋白上位性互作位点,为高蛋白分子辅助育种提供理论支持。

1 材料与方 法

1.1 材 料

亲本为野生大豆 ZYD00006 与黑龙江省主栽品种绥农 14(轮回亲本),绥农 14 与野生豆杂交得 F_1 代, F_1 与绥农 14 回交两代得 BC_2F_1 , 共 31 个家系, 这些家系与绥农 14 回交一代再自交两代最终获得 BC_3F_3 代群体 170 个株行。

1.2 表型数据的分析

2012 年 4 月,在黑龙江省农垦科研育种中心试验田播种,播种标准为 2 m 行长,行距 60 cm,株间距离为 5 cm。2012 年 10 月,对每个株行进行严格的熟期筛选,共得到 114 个成熟的株行,每行取 10 株进行考种,同时取 10 株亲本绥农 14 作为对照,利用近红外谷物品质分析仪 infrate1241 进行蛋白质含量的测定。

1.3 基因型数据的分析

BC_3F_2 代种子的幼苗长出 4~5 片三出复叶时,单株挂牌,并取其幼嫩叶片,提取 DNA。本研究以 Song 等整合其他图谱标记形成的高密度图谱 Soy-map2 为公共图谱,共筛选 1 000 对 SSR 引物,从中筛选出在双亲中存在多态性并且在大豆 20 条连锁群上均匀分布的 SSR 引物 121 对。绥农 14 带型记作 A,野生大豆 ZYD00006 带型记作 B,杂合带型记作 C。

1.4 数据分 析

利用 Matlab 6.5 统计软件进行上位性分析,利用 Mapchart 2.3 作图软件绘制连锁图,利用 Excel 2007 绘制直方图。上位性互作参照 Eshed & Zamir^[25]的分析方法。

两座位间的上位性效应 = [纯合 B1 基因型与 B2 基因型互作材料的表型均值 + 轮回亲本表型值] - [B1 纯合位点材料的表型均值 + B2 纯合位点材料的表型均值]。

上位性效应贡献率 (%) = (上位性效应/对照的表型值) × 100。

2 结果与分 析

2.1 蛋白质含量在群体中的表现

对导入系群体的亲本绥农 14 以及 BC_3F_3 代 114 个株系进行蛋白含量测定,绥农 14 的蛋白质含量为 41.3%, BC_3F_3 代 114 个株系的蛋白质含量变化范围是 38.1%~46.6%,蛋白质含量分离较大,回交导入系群体的蛋白质含量成近似正态分布(图 1)。

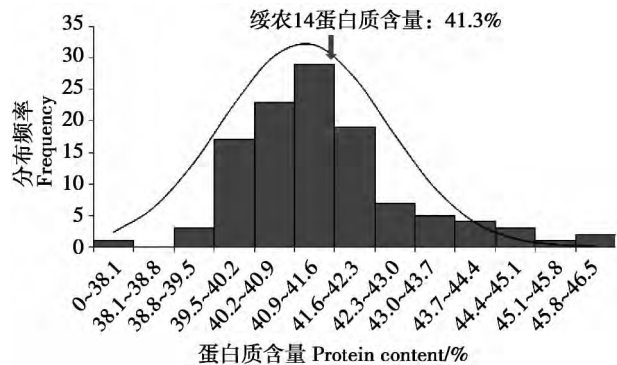


图 1 亲本及 BC_3F_3 代群体蛋白质含量分布图

Fig. 1 Frequency distribution of protein content of parent and BC_3F_3 population

2.2 双导入位点组合与轮回亲本表型差异显著性分析

利用 Matlab 软件编写的程序对 114 个株行的野生大豆纯合双导入位点组合植株(即 B-B 位点组合)表型与轮回亲本绥农 14 表型进行 T 测验,以 $P \leq 0.05$ 作为阈值,确定双导入位点组合植株蛋白质含量与亲本蛋白质含量差异显著性。经分析共发现 104 个 B-B 位点组合与轮回亲本差异性显著,这 104 个 B-B 位点组合分布在除 D_1a 、K、M 连锁群以外的大豆 17 个连锁群上,其中有 30 个 B-B 位点组合与亲本表型的差异极显著($P \leq 0.01$),位于 B_2 连锁群的 AW620774 与位于 L 连锁群的 Satt388 双导入位点组合表型值与亲本表型值差异最为显著($P = 0.0006$),共有 20 对双导入位点组合与亲本的显著性水平相同, P 值均为 0.0043,这些位点分布在 C_1 、 C_2 、E、G 连锁群上,说明这些双导入位点的导入可能对蛋白质含量的影响水平相同,位于 C_2 连锁群的 Satt422 与位于 I 连锁群的 Satt700 的双导入位点组合的表型值与亲本表型值差异显著性最小, P 值为 0.05(表 1)。

表 1 B-B 位点组合显著性分析

Table 1 The significant analysis of B-B combinations ($P \leq 0.05$)

B-B 位点 B-B loci		B-B 位点表型值 The phenotype of B-B loci	P 值 P value	B-B 位点 B-B loci		B-B 位点表型值 The phenotype of B-B loci	P 值 P value
B1	B2			B1	B2		
AW620774	Satt388	40.81	0.0006	Satt504	Satt547	44.73	0.0043
AW620774	Staga001	40.82	0.0232	Satt504	Satt492	44.73	0.0043
AW620774	Sat_279	40.82	0.0232	Satt505	Satt503	40.75	0.0236
AW620774	Satt135	40.82	0.0232	Satt531	Sat_324	39.42	0.0310
AW620774	Sct_195	40.82	0.0232	Satt545	Satt236	41.72	0.0249
Sat_001	Satt192	39.85	0.0457	Satt545	BF070293	41.72	0.0249
Sat_149	Satt582	40.94	0.0291	Satt545	Satt146	41.72	0.0249
Sat_149	Satt504	40.94	0.0291	Satt545	Sct_190	41.72	0.0249
Sat_149	BF070293	39.98	0.0388	Satt547	Satt492	44.74	0.0108
Sat_171	Satt545	41.72	0.0249	Satt547	Sat_306	44.17	0.0182
Sat_220	Satt594	40.56	0.0271	Satt565	Satt691	44.73	0.0043
Sat_220	Satt504	40.55	0.0272	Satt565	Satt720	44.73	0.0043
Sat_279	Sat_220	40.55	0.0063	Satt565	Satt504	44.73	0.0043
Sat_279	Sct_195	40.82	0.0232	Satt565	Satt194	45.23	0.0161
Sat_279	Satt594	40.56	0.0271	Satt565	Satt422	45.23	0.0161
Sat_279	Satt504	40.55	0.0272	Satt565	Satt411	45.23	0.0161
Sat_279	Satt388	40.66	0.0497	Satt565	Sat_306	45.23	0.0161
Sat_306	Satt492	44.74	0.0108	Satt565	Satt492	45.23	0.0161
Sat_319	Satt338	42.10	0.0068	Satt577	Satt691	44.73	0.0043
Sat_319	Satt621	42.66	0.0110	Satt577	Satt504	44.73	0.0043
Sat_319	Satt596	42.47	0.0132	Satt577	Satt720	44.47	0.0065
Sat_319	Satt152	42.42	0.0409	Satt577	Satt422	44.39	0.0086
Satt135	Satt388	40.82	0.0232	Satt577	Sat_306	44.74	0.0108
Satt135	Sct_195	40.82	0.0232	Satt577	Satt492	44.74	0.0108
Satt194	Satt691	44.73	0.0043	Satt577	Satt547	43.71	0.0135
Satt194	Satt720	44.73	0.0043	Satt577	Satt194	45.23	0.0161
Satt194	Satt504	44.73	0.0043	Satt577	Satt411	45.23	0.0161
Satt194	Satt422	45.23	0.0161	Satt577	Satt289	44.00	0.0241
Satt194	Satt411	45.23	0.0161	Satt577	Staga001	44.00	0.0241
Satt194	Satt547	45.23	0.0161	Satt577	Satt669	43.53	0.0380
Satt194	Sat_306	45.23	0.0161	Satt582	Satt720	44.13	0.0110
Satt194	Satt492	45.23	0.0161	Satt594	Satt504	40.87	0.0409
Satt236	Sat_319	42.10	0.0068	Satt596	Satt621	42.47	0.0132
Satt236	Satt338	42.10	0.0068	Satt621	Satt152	42.70	0.0453
Satt289	Staga001	44.00	0.0241	Satt669	Satt547	43.53	0.0380
Satt289	Satt547	44.00	0.0241	Satt691	Satt504	44.73	0.0043
Satt388	Sct_195	40.82	0.0232	Satt691	Sat_306	44.73	0.0043
Satt411	Satt720	44.73	0.0043	Satt691	Satt492	44.73	0.0043
Satt411	Satt504	44.73	0.0043	Satt691	Satt720	43.98	0.0246
Satt411	Satt547	44.71	0.0128	Satt691	Satt547	44.20	0.0324
Satt411	Sat_306	45.23	0.0161	Satt691	Satt440	44.54	0.0417
Satt411	Satt492	45.23	0.0161	Satt700	Satt492	45.40	0.0117
Satt411	Satt691	44.20	0.0324	Satt713	Satt621	43.26	0.0307

续表 1

B-B 位点 B-B loci		B-B 位点表型值 The phenotype of B-B loci	P 值 P value	B-B 位点 B-B loci		B-B 位点表型值 The phenotype of B-B loci	P 值 P value
B1	B2	B-B loci		B1	B2	B-B loci	
Satt422	Satt691	44.73	0.0043	Satt720	Satt504	44.73	0.0043
Satt422	Satt504	44.73	0.0043	Satt720	Sat_306	44.73	0.0043
Satt422	Satt720	44.47	0.0065	Satt720	Satt492	44.73	0.0043
Satt422	Satt547	44.39	0.0086	Satt720	Satt547	44.47	0.0065
Satt422	Satt411	45.23	0.0161	Satt720	Satt152	44.15	0.0410
Satt422	Sat_306	45.23	0.0161	Satt720	Satt440	44.54	0.0417
Satt422	Satt492	45.23	0.0161	Staga001	Sat_279	40.82	0.0232
Satt422	Satt669	44.30	0.0355	Staga001	Satt388	40.82	0.0232
Satt422	Satt700	44.79	0.0500	Staga001	Satt547	44.00	0.0241

2.3 B-B 位点组合上位性效应分析

利用 Matlab 软件对检测到显著的 B-B 位点组合表型 + 轮回亲本表型与组合对应的 2 个 B 纯合位点表型之和进行 T 测验,以 $P \leq 0.05$ 为阈值,确定 B-B 位点组合间是否存在位点间上位性作用。检测到 28 个 B-B 位点组合存在上位性效应,分布在大豆的 13 条连锁群上,实线连接的为正向上位性效应位点,上位性效应为正值有 10 个,即两野生豆纯合位点同时存在时会对蛋白质含量增加起促进作用;虚线连接的为负向上位性位点,上位性效应为负值的有 18 个,即两野生大豆纯合位点同时存在时会对蛋白质含量增加起抑制作用(图 2)。这 28 个互作位点组合的上位性效应范围在 0.12 ~ 3.09,上位性贡献率范围是 0.29% ~ 5.475%。正向上位性效应最大的组合为 B₂ 连锁群上 Satt577 与 G 连锁群上的 Satt504,上位性效应值为 1.152;负向上位性效应最大的组合为 C₁ 连锁群上 Satt194 与 E 连锁群上 Satt720,上位性效应值为 -3.09。A₁ 连锁群上的 Satt236 与 A₂, C₁ 连锁群上的 Sat_319 和 Satt338

存在上位性互作,上位性效应值分别为 -0.381 和 0.510,上位性贡献率分别为 -0.922% 和 1.234%; D₁b 与 D₂ 连锁群之间只存在一个上位性效应互作位点对 Sat_279 和 Sat_220,上位性效应值为 -0.120,上位性贡献率为 -0.290%; L 连锁群与 B₂ 连锁群之间也只存在一个上位性互作位点对 Satt338 和 AW620744,上位性效应值为 0.147,上位性贡献率为 0.356%; E 连锁群上存在一个上位性互作位点对,为 Satt411 与 Satt720,其上位性效应值为 -2.907,上位性贡献率为 -7.031%; G 连锁群上的 Satt504 上位性效应作用位点最多,共与 6 个连锁群上的 8 个位点存在上位性互作,其上位性效应值的变化范围为 0.335 ~ 1.945,上位性贡献率的变化范围为 0.810% ~ 2.728%; E 连锁群上的 Satt720 与 Satt691 分别共与 5 个位点存在上位性效应,上位性效应变化范围分别为 0.560 ~ 3.090 以及 0.438 ~ 2.968,上位性贡献率的变化范围为 1.335% ~ 7.475% 以及 1.059% ~ 7.179% (表 2)。

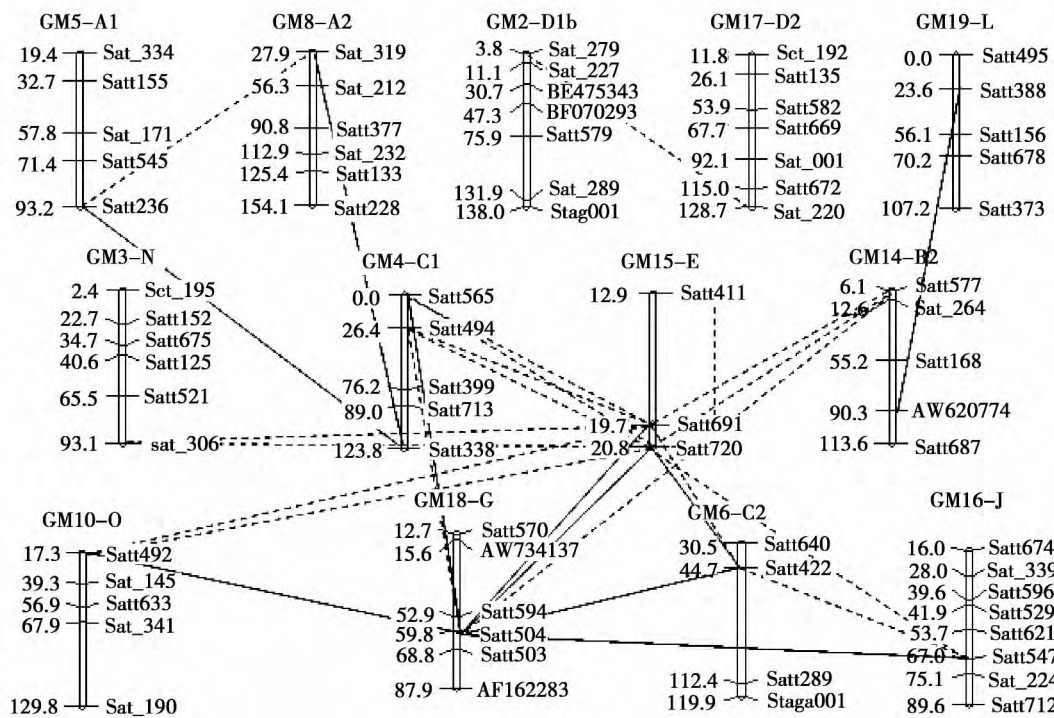
表 2 B-B 互作位点上位效应分析

Table 2 Epistatic effects analysis of B-B interaction

B-B 互作位点 The interaction of B-B		上位性效应 Epistatic effects	上位性效应贡献率 Epistatic effect contribution / %	P 值 P value
B1	B2			
AW620774	Satt388	0.147	0.356	2.65E-08
Sat_279	Sat_220	-0.120	-0.290	1.22E-03
Sat_319	Satt338	0.432	1.044	5.86E-03
Satt194	Satt691	-2.968	-7.179	4.39E-03
Satt194	Satt720	-3.090	-7.475	4.15E-03
Satt194	Satt504	-0.656	-1.587	1.74E-02
Satt236	Sat_319	-0.381	-0.922	8.27E-03
Satt236	Satt338	0.510	1.234	4.77E-03

续表 2

B-B 互作位点 The interaction of B-B		上位性效应 Epistatic effects	上位性效应贡献率 Epistatic effect contribution / %	P 值 P value
B1	B2			
Satt411	Satt720	-2.907	-7.031	5.42E-03
Satt422	Satt691	-1.977	-4.781	8.78E-03
Satt422	Satt720	-2.352	-5.690	1.09E-02
Satt422	Satt504	0.335	0.810	1.06E-02
Satt422	Satt547	-1.945	-4.704	2.65E-07
Satt504	Satt547	1.128	2.728	6.40E-03
Satt504	Satt492	0.999	2.417	6.73E-03
Satt565	Satt691	-1.834	-4.436	4.39E-03
Satt565	Satt720	-1.956	-4.732	4.15E-03
Satt565	Satt504	0.478	1.156	7.68E-03
Satt577	Satt691	-1.160	-2.806	1.48E-02
Satt577	Satt720	-1.535	-3.714	3.17E-02
Satt577	Satt504	1.152	2.786	6.15E-03
Satt691	Satt504	0.761	1.842	6.76E-03
Satt691	Sat_306	-0.438	-1.059	1.95E-02
Satt691	Satt492	-1.313	-3.175	4.984E-02
Satt720	Satt504	0.639	1.545	8.00E-03
Satt720	Satt547	-1.560	-3.772	3.45E-02
Satt720	Sat_306	-0.560	-1.355	3.52E-02
Satt720	Satt492	-1.435	-3.471	3.02E-02



.....位点之间的负向上位性互作; ——位点之间的正向上位性效应。
Negative epistatic effects between locus; ——Positive epistatic effects between locus.

图 2 上位性效应互作位点在连锁群上的分布

Fig. 2 Epistatic effects interaction locus on linkage groups

3 讨论

3.1 高世代野生大豆回交导入系的应用

大豆蛋白质含量是数量性状,受多基因控制,随着分子标记技术的发展与完善,尤其是连锁图谱的构建,使大豆蛋白含量 QTL 定位及互作的研究成为可能,据 SoyBase 网站(<http://soy-beanbreederstoolbox.org>)最新发布的数据,与蛋白质含量相关的 QTL 位点共 152 个,以往的研究是通过构建群体定位控制蛋白的 QTL 位点,然后对定位出的 QTL 位点进行上位性互作分析,但是由于材料遗传背景的干扰,会造成检测结果的偏差甚至使许多优良的蛋白质上位性互作位点被忽略。本研究应用了高世代的野生大豆回交导入系群体,经过轮回亲本绥农 14 多代回交,使群体的遗传背景更加纯净。导入系的每一份后代材料都带有少量的野生大豆基因组,绝大多数的遗传背景都是轮回亲本的,将野生大豆的导入片段在栽培大豆统一的遗传背景下做比较,因此消除了复杂背景对位点间互作的影响,使得上位性效应的检测结果更加准确。

3.2 分析方法

本研究是对 114 个株行的野生大豆双导入位点的表型性状与轮回亲本表型性状进行 T 测验,找出表型上与亲本有差异的植株,共得到 104 对 B-B 互作位点与亲本存在显著差异,再对含有这 104 对 B-B 位点植株对应进行 T 测验,检测显著的才认为具有上位性效应,这保证了检测结果的可靠性,经过分析共有 28 对双导入位点之间存在上位性效应。通过本研究,能够了解到各个位点之间的上位性效应关系,为更深入地了解大豆蛋白质含量的遗传机制提供了途径,同时也为选育高蛋白、高品质大豆品种提供了理论指导。

3.3 上位性效应的普遍性

本研究共发现 28 对上位性互作位点,发生在 13 个连锁群之间,其它 7 个连锁群没有发现上位性互作位点,可能是由于引物标记密度不够,发生在 E 连锁群上的 Satt720 位点与 N 连锁群上的 Sat_306 位点(图 2)之间的上位性互作与单大鹏等^[22]的研究结果相近且缩短了上位性互作的区域,单大鹏等^[22]、侯萌等^[24]只发现连锁群之间的位点存在上位性互作效应,而同一连锁群的位点之间未发现上位性互作效应,本研究发现 E 连锁群上的两位点 Satt411 与 Satt720 之间存在上位性互作效应,同时综和单大鹏、侯萌的研究结果,发现除 B₁ 与 F 连锁群外,其它 18 个连锁群之间都存在上位性互作,这

些都说明上位性互作的广泛性与复杂性。

4 结论

本研究共检测到 28 对上位性互作位点,位于 13 个连锁群上,上位性效应为正值的有 10 个,上位性效应为负值的有 18 个,上位性效应变化范围为 0.12 ~ 3.09。其中 Satt504 共与 6 个连锁群上的 8 个位点存在上位性互作,可作为进一步研究的重要候选位点,本研究结果可为高蛋白分子辅助育种提供理论指导。

参考文献

- [1] Cinta H S, Marsolais F, Saravitz C, et al. Free amino acid profiles suggest a possible role for sparagines in the control of storage-product accumulation in developing seeds of low- and high-protein soybean lines [J]. *Experimental Botany*, 2005, 56 (17): 1951-1963.
- [2] Krishnan H B, Jiang G, Krishnan A H, et al. Seed storage protein composition of non-nodulating soybean (*Glycine max*(L) Merr.) and its influence on protein quality [J]. *Plant Science* 2000, 157(2): 191-199.
- [3] Orf J H, Chase K, Javik T, et al. Genetics of soybean agronomic traits: I. comparison of three related recombinant inbred population [J]. *Crop Science*, 1999, 39: 1642-1651.
- [4] Li Z K. Molecular analysis of epistasis affecting complex traits in molecular analysis of complex traits [M]. *Molecular Dissection of Complex Traits*, 1997: 119-130.
- [5] Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94(17): 9226-9231.
- [6] 曹钢强, 朱军, 何慈信, 等. 水稻株高上位性互作效应和 QE 互作效应的 QTL 遗传研究(英文) [J]. *遗传学报*, 2001, 28(2): 135-143. (Cao G Q, Zhu J, He C X, et al. QTL analysis for epistatic effects and QTL × environment interaction effects on final height of rice [J]. *Acta Genetica Sinica* 2001, 28(2): 135-143.
- [7] 曹钢强, 朱军, 何慈信, 等. 水稻穗长上位性互作效应和 QE 互作效应的 QTL 遗传研究(英文) [J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)* 2001, 27(1): 55-61. (Cao G Q, Zhu J, He C X, et al. Study on epistatic effects and QTL × environment interaction effects of QTLs for panicle length in rice [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Science)* 2001, 27(1): 55-61.)
- [8] 任德勇, 何光华, 凌英华, 等. 基于单片段代换系的水稻穗长 QTL 加性及其上位性效应 [J]. *植物学报*, 2010, 45(6): 662-669. (Ren D Y, He G H, Ling Y H, et al. Analysis of quantitative trait loci additive and epistasis effects for panicle length with single segment substitution lines in rice [J]. *Chinese Bulletin of Botany* 2010, 45(6): 662-669.)
- [9] 高用明, 朱军, 宋佑胜, 等. 水稻永久 F₂ 群体抽穗期 QTL 的上位性及其与环境互作效应的分析 [J]. *作物学报*, 2004, 30(9): 849-854. (Gao Y M, Zhu J, Song Y S, et al. Use of permanent F₂ population to analyze epistasis and their interaction effects

- with environments for QTL controlling heading date in rice [J]. *Acta Agronomica Sinica* 2004 30(9): 849-854.)
- [10] 杨自凤, 朱海涛, 刘自强, 等. 基于单片段代换系的水稻抽穗期 QTL 上位性研究[J]. 华南农业大学, 2014 35(6): 24-28. (Yang Z F, Zhu H T, Liu Z Q, et al. Epistatic analysis of QTL on heading date in rice using single segment substitution lines [J]. *Journal of South China Agricultural University* 2014 35(6): 24-28.)
- [11] 刘书旋, 张华, 柳絮, 等. 基于单片段代换系的水稻抽穗期 QTL 上位性互作分析[J]. 山东农业科学, 2015 47(3): 1-4. (Liu S Y, Zhang H, Liu X, et al. Epistasis interaction analysis of QTL for heading date in rice using single segment substitution lines [J]. *Shandong Agricultural Sciences* 2015 47(3): 1-4.)
- [12] Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1997, 94(17): 9226-9231.
- [13] Xing Y, Tan Y, Hua J, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105(2-3): 248-257.
- [14] 沈圣泉, 庄杰云, 王淑珍, 等. 稻米透明度 QTLs 主效应、上位性互作效应和 G×E 互作效应检测[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2006(4): 367-371. (Shen S Q, Zhuang J Y, Wang S Z, et al. Analysis of QTLs with genetic main effect epistatic and G×E interaction effect of rice transparency [J]. *Journal of Zhejiang University(Agricultural & Life Science)* 2006(4): 367-371.)
- [15] 鄢宝, 王岩, 高冠军, 等. 水稻糙米蛋白质含量 QTL 定位及上位性分析[J]. 分子植物育种, 2012(5): 594-599. (Yan B, Wang Y, Gao G J, et al. QTL mapping and epistasis analysis of the protein content in brown rice [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2012(5): 594-599.)
- [16] 范冬梅, 孙殿君, 马占洲, 等. 多种环境下大豆单株粒重 QTL 的定位与互作分析[J]. 作物学报, 2013, 39(6): 1021-1029. (Fan D M, Sun D J, Ma Z Z, et al. QTL mapping and interaction analysis of seed weight per plant in soybean among different environments [J]. *Acta Agronomica Sinica* 2013 39(6): 1021-1029.)
- [17] 杨喆, 孙亚男, 齐照明, 等. 大豆荚数性状相关 QTL 的加性、上位性及 QE 互作效应分析[J]. 中国农业大学学报, 2013, 18(3): 1-13. (Sun Z, Sun Y N, Qi Z M, et al. Analysis of additive effect epistatic and QE interaction effect for QTL of pod number traits in soybean [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2013 18(3): 1-13.)
- [18] 毛彦芝, 蒋洪蔚, 刘春燕, 等. 用高世代回交群体定位大豆荚粒性状的 QTL 及上位性分析[J]. 大豆科学, 2014 33(4): 467-472. (Mao Y Z, Jiang H W, Liu C Y, et al. QTL mapping and epistasis analysis of pods per plant and seeds per plant with an advanced backcross population [J]. *Soybean Science*, 2014 33(4): 467-472.)
- [19] 梁慧珍, 余永亮, 杨红旗, 等. 大豆产量及主要农艺性状 QTL 上位性互作和环境互作分析[J]. 作物学报, 2014 40(1): 37-44. (Liang H Z, Yu Y L, Yang H Q, et al. Epistatic effects and QTL×environment interaction effects of QTLs for yield and agronomic traits in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica* 2014 40(1): 37-44.)
- [20] 梁慧珍, 余永亮, 杨红旗, 等. 大豆小区产量及相关性状 QTL 间的上位性和环境互作效应[J]. 植物学报, 2014 49(3): 273-281. (Liang H Z, Yu Y L, Yang H Q, et al. Epistatic effects and quantitative trait loci (QTL) × environment (QE) interaction effects for yield per plot and botanical traits in soybean [J]. *Chinese Bulletin of Botany* 2014 49(3): 273-281.)
- [21] 梁慧珍, 余永亮, 杨红旗, 等. 大豆叶片性状和叶绿素含量 QTL 的上位性和环境互作效应[J]. 作物学报, 2015 41(6): 889-899. (Liang H Z, Yu Y L, Yang H Q, et al. Epistatic and QTL×environment interaction effects of QTLs for leaf traits and leaf chlorophyll content in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015 41(6): 889-899.)
- [22] 单大鹏, 朱荣胜, 陈立君, 等. 大豆蛋白质含量相关 QTL 间的上位效应和 QE 互作效应[J]. 作物学报, 2009, 35(1): 41-47. (Shan D P, Zhu R S, Chen L J, et al. Epistatic effects and QE interaction effects of QTLs for protein content in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica* 2009 35(1): 41-47.)
- [23] 单大鹏, 齐照明, 邱红梅, 等. 大豆油分含量相关的 QTL 间的上位效应和 QE 互作效应[J]. 作物学报, 2008, 34(6): 952-957. (Shan D P, Qi Z M, Qiu H M, et al. Epistatic effects and QE interaction effects of QTLs for oil content in soybean [J]. *Acta Agronomica Sinica* 2008 34(6): 952-957.)
- [24] 侯萌, 齐照明, 陈庆山, 等. 大豆蛋白质和油分含量 QTL 定位及互作分析[J]. 中国农业科学, 2014 47(13): 2680-2689. (Hou M, Qi Z M, Chen Q S, et al. QTL mapping and interaction analysis of seed protein and oil content in soybean [J]. *Scientia Agricultura Sinica* 2014 47(13): 2680-2689.)
- [25] Eshed Y, Zamir D. Less-than-additive epistatic interactions of quantitative trait loci in tomato [J]. *Genetics*, 1996, 143(4): 1807-1817.