

大豆油酸含量相关 QTL 间的上位效应和 QE 互作效应

苗兴芬^{1,2,3}, 李灿东⁴, 郑殿峰¹, 蒋洪蔚³, 刘春燕^{2,3}, 辛大伟², 陈庆山^{2,3}, 胡国华^{2,3}

(1. 黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319; 2. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 3. 黑龙江省农垦科研育种中心, 黑龙江 哈尔滨 150090; 4. 黑龙江省农业科学院 佳木斯分院, 黑龙江 佳木斯 154007)

摘要: 利用 Charleston × 东农 594 重组自交系构建的 SSR 遗传图谱, 并运用混合线性模型方法对 2007 ~ 2009 年的大豆油分含量进行 QTL 定位, 并作加性效应, 加性 × 加性上位互作效应及环境互作效应分析。共检测到 7 个 QTL, 有 6 个与环境互作, 位于 A1、D1a 和 D1b 连锁群上, 解释该性状总变异的 50.18%, 与环境互作贡献率为 11.78%。另检测到 12 对影响油酸含量的加性 × 加性上位互作效应的 QTL, 分布于 14 个连锁群之间。

关键词: 大豆; 油酸含量; 混合线性模型; QTL 与环境互作效应; 上位互作效应

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2014)01-0023-04

Epistatic Effects of QTLs and QE Interaction Effects on Oleic Acid Content in Soybean

MIAO Xing-fen^{1,2,3}, LI Can-dong⁴, ZHENG Dian-feng¹, JIANG Hong-wei³, LIU Chun-yan^{2,3}, XIN Da-wei², CHEN Qing-shan^{2,3}, HU Guo-hua^{2,3}

(1. College of Agronomy, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China; 2. Land Reclamation Research & Breeding Center of Heilongjiang, Harbin 150090, China; 3. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 4. Jiamusi Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154007, China)

Abstract: In this study, QTL of soybean oleic acid content in three years was analyzed with a recombination inbred lines (RIL) population derived from Charleston × Dongnong 594 by mixed linear model approach. Seven QTL with additive effects, including 6 QTLs interacting with environment for oleic acid content were mapped in the linkage groups A1, D1a and D1b, the general phenotypic variation was 50.18%, and the general contribution was 11.78% from QTL × environment interaction. Twelve QTL pairs with epistatic effects for oleic acid content in the RIL were detected among 14 linkage groups.

Key words: Soybean; Oleic acid content; Mixed linear model; QTL × environment interaction; Epistatic effects

大豆油酸是数量性状, 受多基因控制, 并且容易受环境变化的影响。随着分子遗传学的发展, 尤其是高密度遗传连锁图谱的构建, 大豆油分含量 QTL 基因定位的研究逐步深入^[1]。据 Soybase (<http://soybeanbreederstoolbox.org>) 的数据显示, 目前已定位了 128 个与大豆油分相关的 QTL。由于受遗传模式和相关分析软件发展的限制, 以往的大部分研究^[2-6] 只是对油分性状在染色体上的位置及各座位间的互作进行分析, 很少涉及到基因座位与环境的互作效应。前人对水稻部分性状的 QTL 与环境互作^[9-12] 进行了分析。单大鹏等^[13-14] 对大豆蛋白质和油分 QTL 与环境互作进行了分析, 苗兴芬等^[15] 对大豆脂肪酸含量进行了 QTL 定位。而关于油酸性状 QTL 与环境互作的研究鲜有报道。

本研究利用 QTLMapper 1.6^[16] 遗传统计软件,

对 2007 ~ 2009 年连续 3 年 3 点种植的 Charleston × 东农 594 重组自交系进行油酸含量分析, 并进行大豆油酸含量 QTL 定位、QTL 间的上位效应及 QTL 与环境的互作效应分析, 以期大豆分子辅助育种提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料

中国农业科学院作物科学研究所提供的 Charleston(♀) 和东北农业大学大豆研究所提供的东农 594(♂) 及其杂交衍生的 154 个 F_{2:14} ~ F_{2:16} 代重组自交系, 于 2007 ~ 2009 年连续 3 年在东北农业大学香坊试验站、黑龙江省农业科学院佳木斯分院和红兴隆农科所 3 个试验点种植, 行长 5 m, 3 次重复, 随机区组排列, 常规田间管理。

收稿日期: 2013-07-18

基金项目: 黑龙江八一农垦大学作物重点学科项目(ZWXQDJ-3); 黑龙江八一农垦大学博士启动金项目; 黑龙江省教育厅新世纪优秀人才项目(1252-NCET-004)。

第一作者简介: 苗兴芬(1975-), 女, 博士, 副教授, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: byndmxf@126.com。

通讯作者: 陈庆山(1973-), 男, 教授, 主要从事大豆分子生物技术遗传育种研究。E-mail: qshchen@sohu.com。

胡国华(1969-), 男, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: hugh757@vip.163.com。

1.2 油酸含量的测定

采用安捷伦 6890 气相色谱仪测定油酸含量。前处理和样品分析参照苗兴芬等^[17]的方法进行。

1.3 遗传图谱

使用本实验室用 SSR 标记构建的遗传图谱, 包含 20 条连锁群, 总长度为 1 913.5 cM, 含 161 个标记, 标记间平均距离 11.89 cM^[18]; 与 Cregan 等^[19]在 1999 年整合的大豆公共图谱比较, 除 H 连锁群外, 在 19 个连锁群上的标记间具有相同的线性关系。

1.4 统计分析

将不同年份不同地点作环境因子处理, 采用 QTLMapper 1.6 进行油酸含量性状 QTL 定位、上位性分析及环境互作分析。以 $P < 0.005$ 和 $LOD > 3.0$ 为阈值来判断 QTL 的存在。

2 结果与分析

2.1 油酸的表型变异

在 3 年 3 点 7 个环境下的 大豆群体及亲本油酸含量的表型数据统计于表 1。在 2007 年哈尔滨种植的群体中, 双亲油酸含量为 22.32% 和 22.45%, 后代中最大值为 31.24%, 最小值为 19.90%, 后代平均值为 22.12%。在 2008 年哈尔滨种植的群体中, 双亲油酸含量为 26.36% 和 26.57%, 后代中最大值为 33.63%, 最小值为 20.10%, 后代平均值为 24.27%。在不同年份和地点, 亲本和重组自交系群体的油酸含量有一定的波动, 且群体的油酸含量变幅较大, 均有超亲变异(表 1)。群体的油酸含量在 3 年 3 点 7 个环境下, 分别呈现典型的数量遗传模式—近似正态的连续分布(图 1), 适合进行 QTL 定位分析。

表 1 大豆油酸性状表型基本统计结果

Table 1 Basic statistics results of oleic acid content in soybean(%)

年份地点 Time & Site	Charleston (♀)	东农 594 Dongnong 594(♂)	最大值 Max.	最小值 Min.	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV%	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
07-1	22.32	22.45	31.24	19.90	22.12	2.79	12.63	0.74	0.85
08-1	26.36	26.57	33.63	20.10	24.27	3.15	12.96	0.38	0.74
08-2	26.26	26.59	31.50	19.50	24.20	3.85	15.53	2.39	0.65
08-3	23.11	24.34	28.60	19.90	23.37	3.07	13.13	3.32	0.05
09-1	25.90	26.20	30.52	19.11	25.45	1.98	7.78	4.59	-1.02
09-2	27.17	26.27	30.86	18.86	25.36	2.30	9.07	5.25	-0.79
09-3	25.54	26.97	32.65	17.97	23.84	2.56	10.74	0.45	0.10

07-1:2007 年哈尔滨;08-1:2008 年哈尔滨;08-2:2008 年红兴隆;08-3:2008 年佳木斯;09-1:2009 年哈尔滨;09-2:2009 年红兴隆;09-3:2009 年佳木斯。下同。

01-1:2007 in Harbin;08-1:2008 in Harbin;08-2:2008 in Hongxinglong;08-3:2008 in Jiamusi;09-1:2009 in Harbin;09-2:2009 in Hongxinglong;09-3:2009 in Jiamusi. The same below.

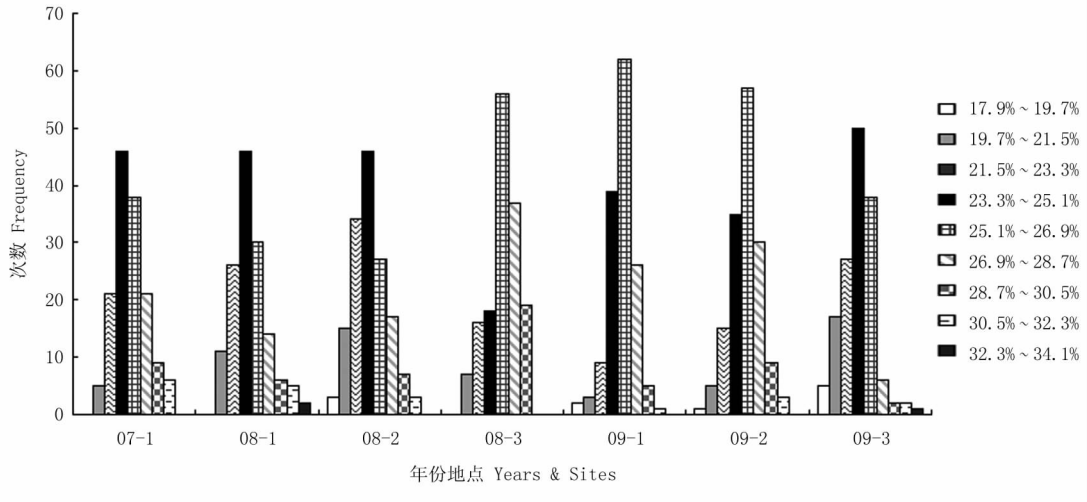


图 1 三年三点群体油酸含量频数分布

Fig.1 Frequency distribution of soybean oleic acid content in three years and three sites

2.2 油酸 QTL 与环境互作及上位互作效应

运用混合线性模型的 QTL 定位方法,联合分析油酸含量 QTL 与环境互作、上位互作效应。共检测到 7 个 QTL,位于 A1、D1a 和 D1b 连锁群上,对性状累积贡献率达到 50.18%,其中有 6 个 QTL 与环境存在互作(表 2,图 2)。在 A1 连锁群上有 4 个 QTL 与环境互作,分别是 qOle-A1-1、qOle-A1-2、qOle-A1-3 和 qOle-A1-4,加性效应分别为 0.454、0.462、0.348 和 0.345,对性状贡献率分别为 6.24%、5.86%、8.56% 和 5.98%,共解释性状变异的 26.64%,4 个 QTL 均表现为遗传正效应。在 D1a 连锁群上有 1 个 QTL 与环境互作,对性状贡献率为

11.76%,表现为遗传负效应。在 D1b 连锁群上有 2 个 QTL 与环境互作,分别是 qOle-D1b-1 和 qOle-D1b-2,对性状贡献率分别为 6.11% 和 5.67%,且 2 个 QTL 均为遗传正效应。

在 7 个油酸含量 QTL 中,qOle-A1-1、qOle-A1-2、qOle-A1-3、qOle-A1-4、qOle-D1a-2、qOle-D1b-1 和 qOle-D1b-2 与环境互作效应的贡献率分别为 1.81%、1.24%、0.58%、2.01%、3.90%、0.70% 和 2.44%,但是分别小于其自身加性效应的贡献率,与环境互作效应的总贡献率达 11.98%,明显小于 7 个 QTL 加性效应的总贡献率。

表 2 三年三点油酸含量 QTL 及 QTL 与环境互作
Table 2 QTL and QE interaction for oleic acid content in three years and three sites

数量性 状座位 QTL	标记区间 Marker interval	Lod 值 Lod core	贡献率 R ² (Ai)/%	加性效应 A	贡献率 R ² (AEi)/%	AEi1	AEi2	AEi3	AEi4	AEi5	Aei6	Aei7
qOle-A1-1	Satt276 ~ Sat_119	4.14	6.24	0.454	1.81	0.32	0.15	-0.07	0.11	0.56	-0.025	0.14
qOle-A1-2	Satt242 ~ Sat_105	5.18	5.86	0.462	1.24	-0.276	-0.045	0.0882	0.0891	-0.135	0.322	0.078
qOle-A1-3	Sat_105 ~ Satt270	3.09	8.56	0.348	0.58	0.34	0.42	0.52	-0.068	0.73	0.68	-0.76
qOle-A1-4	Satt587 ~ Satt276	3.19	5.98	0.345	2.01	0.213	0.043	-0.067	0.098	0.034	-0.077	0.0398
qOle-D1a-2	Satt528 ~ Satt175	4.83	11.76	-0.309	3.90	0.0791	-0.3874	0.0597	0.023	-0.456	0.0555	0.1931
qOle-D1b-1	Satt428 ~ Satt266	3.36	6.11	0.405	0	0	0	0	0	0	0	0
qOle-D1b-2	Satt266 ~ Satt157	3.76	5.67	0.349	2.44	0.069	0.056	0.012	-0.0456	0.0546	0.078	-0.0523

在上位互作效应分析中,检测到 12 对影响油酸含量的加性×加性上位互作效应的 QTL(表 3,图 2),发生在 14 个连锁群之间。上位效应值变幅为 -0.409~0.721,贡献率为 0.37%~5.32%,解释该性状总变异的 31.23%。在上位互作中,只有 qOle-

A1-2 与 qOle-D1b-4 和 qOle-B2-2 与 qOle-N-2 互作效应值为负值,即重组型大于亲本型;其他 3 对效应值为正值,即亲本型大于重组型。在 4 对上位互作中,有 2 对上位效应没有检测到与环境的互作。

表 3 三年三点油酸加性×加性上位互作效应 QTL
Table 3 Epistatic effects QTL of additive×additive for oleic acid content in three years and three sites

数量性 状座位 QTL	标记区间 Marker interval	数量性 状座位 QTL	标记区间 Marker interval	LOD	Ai	Aj	Aij	贡献率 R ² (AAij) /%	AAEij1	AAEij2	AAEij3	AAEij4	AAEij5	AAEij6	AAEij7
qOle-A1-2	Satt242 ~ Sat_105	qOle-D1b-4	Satt459 ~ Sat_069	5.17	0.4456	0.2270	-0.314	2.13	-0.2197	-0.0967	0.0155	0.0345	-0.1650	0.0456	0.0576
qOle-A1-2	Satt242 ~ Sat_105	qOle-A2-1	Sat_036 ~ Satt468	5.43	0.4814	-0.1558	0.073	1.56	0	0	0	0	0	0.0536	0
qOle-A1-4	Satt587 ~ Satt276	qOle-C2-5	Satt335 ~ Sat_120	6.63	0.1688	0.0388	0.546	2.01	-0.3187	-0.0165	0.5005	0.4259	-0.1697	0.4721	0.2536
qOle-A2-1	Sat_036 ~ Satt468	qOle-H-1	Sat_117 ~ Satt191	11.50	-0.2011	0.1625	0.721	5.32	0.2596	0.3967	0.4415	0.3465	-0.2658	0.4351	0.4571
qOle-B2-2	Satt556 ~ Satt272	qOle-N-2	Sat_095 ~ Sat_091	4.36	-0.1363	0.0683	-0.409	2.23	-0.1876	-0.3920	0.3515	0.2479	-0.2645	0.2465	-0.2175
qOle-D1a-2	Satt_084 ~ Satt220	qOle-G-1	Satt505 ~ Sat_088	5.08	-0.2597	0.4223	0.101	0.98	0	0	0	0.4320	0.2390	0.5342	0.3215
qOle-D1b-3	Satt271 ~ Satt274	qOle-G-3	Sat_094 ~ Satt288	4.25	-0.0502	0.0189	0.565	4.35	0.3231	-0.1451	0.2340	0.1351	0.4673	0.3982	0.3580
qOle-D1b-1	Satt428 ~ Satt266	qOle-D2-1	Sat_086 ~ Sat_022	5.31	0.5666	0.0802	0.241	2.56	0.1110	0.2140	0.0153	0.1424	-0.2190	0.1970	0.0981
qOle-D1b-2	Satt266 ~ Satt157	qOle-D2-1	Sat_086 ~ Sat_022	6.33	0.3601	0.3244	0.043	0.37	0	0	0	0	0	0	0
qOle-E-1	Satt231 ~ Satt045	qOle-F-1	Satt269 ~ GMRUBP	5.00	-0.4044	-0.2411	-0.316	3.34	-0.1254	-0.098	0.2101	0.1534	-0.2138	0.1410	0.1005
qOle-E-1	Satt231 ~ Satt045	qOle-F-2	GMRUBP ~ Satt030	4.86	-0.1385	-0.3899	0.0804	1.06	0.0235	0.0324	-0.230	0.015	0.0137	-0.235	0.099
qOle-I-1	Satt330 ~ Satt292	qOle-M-1	Satt196 ~ Satt150	8.51	-0.2408	0.2643	0.612	5.32	0.3240	0.4123	0.3215	-0.015	0.2340	0.0012	-0.023

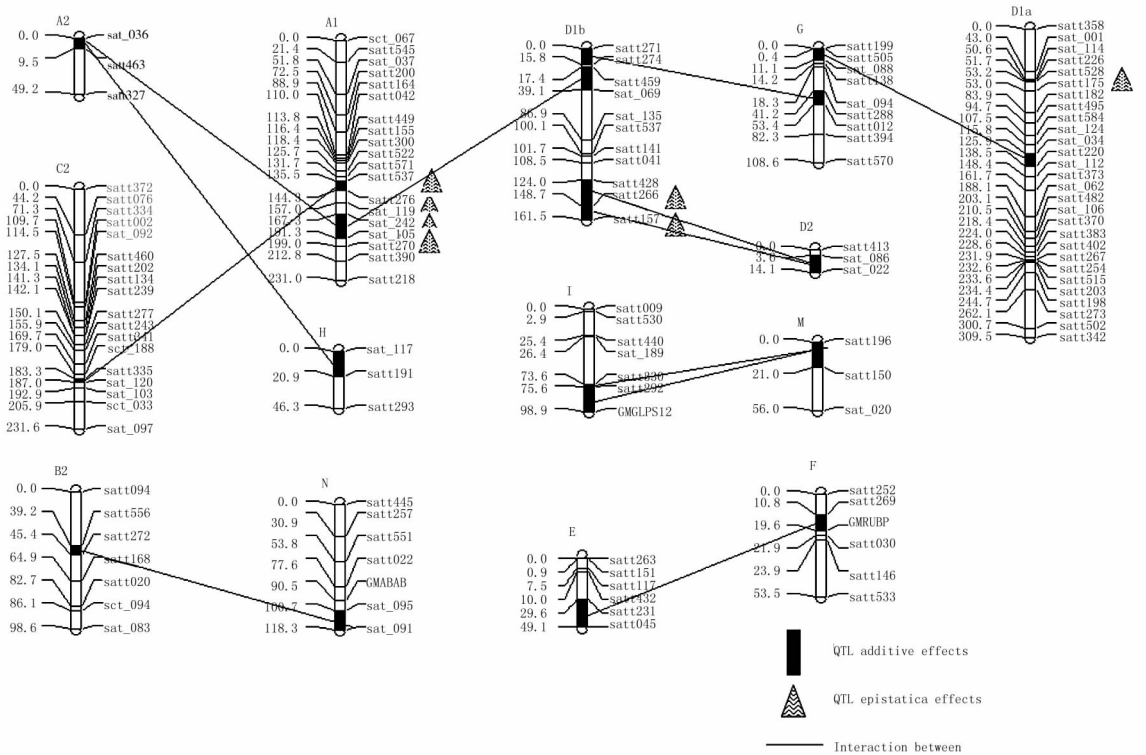


图2 三年三点检测到的油酸 QTL 及加性效应 QTL 在连锁群上的分布

Fig.2 Location of QTLs and epistatic effects QTLs for oleic acid content on linkage groups in three years and three sites

3 讨论

本研究表明,一些加性效应显著的 QTL 之间通常存在上位效应。因此,在分子标记助育种中既应该考虑对效应起主要作用的 QTL,又要考虑与其存在上位效应的 QTL。高用明等^[11]用 F₂ 群体对水稻抽穗期进行了研究,单大鹏等^[13-14]利用大豆永久自交群体对油分和蛋白质 QTL 进行了加性效应和上位性效应的分析,Fan 等^[20]使用来自 H94/Zhenshan 97 组合产生的双单倍(DH)群体对水稻食味蒸煮品质进行了考察,均证实了主效 QTL 效应、上位性效应和环境互作效应是数量性状重要的遗传基础。虽然主效应往往受环境影响小,但仍应考虑选择受环境影响小的 QTL,有助于提高分子标记选择的效率,有利于性状的稳定表达和遗传。本研究群体的亲本为美国半矮秆品种 Charleston 与高蛋白品系东农 594,在品质、株高等性状的遗传组成上有较大的差异,因而在 QTL 上位性互作研究上有更大的优势。

本研究在 3 年 3 点 7 个环境条件下,定位到 7 个与大豆油酸含量相关的 QTL,有 6 个 QTL 与环境发生互作,证实了 QTL 受环境的影响。

参考文献

- [1] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean[J]. Theoretical and Applied Ge-

netics, 2004, 109: 122-128.

- [2] 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. (Wu X L, Wang Y J, He C Y, et al. QTLs mapping of some agronomic traits of soybean[J]. Acta Genetica Sinica, 2001, 28(10): 947-955.)
- [3] Brummer E C, Graef G L, Orf J, et al. Mapping QTL for seed protein and oil content in eight soybean populations[J]. Crop Science, 1997, 37: 370-378.
- [4] 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.
- [5] Hyten D L, Pantalone V R, Sams C E, et al. Seed quality QTL in a prominent soybean population[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109: 552-561.
- [6] Panthee D R, Pantalone V R, West D R, et al. Quantitative trait loci for protein and oil concentration, and seed size in soybean[J]. Crop Science, 2005, 45: 2015-2022.
- [7] 朱军. 广义遗传模型与数量遗传分析新方法[J]. 浙江农业大学学报, 1994, 20(6): 551-559. (Zhu J. General genetic models and new analysis methods for quantitative traits[J]. Journal of Zhejiang Agricultural University, 1994, 20(6): 551-559.)
- [8] Wang D L, Zhu J, Li Z K, et al. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL-environment interactions by mixed linear model approaches[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99: 1255-1264.
- [9] 袁爱平,曹立勇,庄杰云,等. 水稻株高、抽穗期和有效穗数的 QTL 与环境的互作分析[J]. 遗传学报, 2003, 30(10): 899-906. (Yuan A P, Cao L Y, Zhuang J Y, et al. Analysis of additive and AE interaction effects of QTLs controlling plant height, heading date and panicle number in rice[J]. Acta Genetica Sinica, 2003, 30(10): 899-906.)

(下转第 30 页)