

# 应用极大似然法分析大豆四向重组自交系群体株高与主茎节数的主基因遗传效应

宁海龙<sup>1</sup>, 梁世鑫<sup>1</sup>, 蒋红鑫<sup>2</sup>, 李文霞<sup>1</sup>, 薛红<sup>1</sup>, 李琦<sup>1</sup>, 吴昊<sup>1</sup>, 李文滨<sup>1</sup>, 王德亮<sup>2</sup>

(1. 东北农业大学 大豆研究所/大豆生物学教育部重点实验室/农业部东北大豆生物学与遗传育种重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 黑龙江省农垦科学院 农作物开发研究所, 黑龙江 佳木斯 154007)

**摘要:**通过建立包括各种等位基因交配模式的主基因遗传模型、极大似然法估计遗传效应参数和最佳遗传模型筛选等步骤, 分析了大豆四向杂交组合(垦丰 14 × 垦丰 15) × (黑农 48 × 垦丰 19) 重组自交系群体株高与主茎节数的主基因遗传模式和遗传效应。结果表明:在试验的遗传群体中, 株高受 2 对主基因控制, 2 对主基因间没有上位效应, 其遗传模式分别为  $A_1A_2 \times A_3A_4$  和  $B_1B_2 \times B_1B_3$ , 第一主基因的加性效应分别为 -4.9、6.22 和 20.33, 第二主基因的加性效应分别为 -9.39 和 26.23, 主基因遗传率为 97%。主茎节数受 1 对主基因控制, 遗传模式为  $A_1A_2 \times A_1A_3$ , 加性效应分别为 16.82、-1.32 和 2.64, 成分分布方差为 11.51, 主基因方差为 3.05, 主基因遗传率为 21%。

**关键词:**大豆; 四向重组自交系群体; 主基因; 分离分析; 极大似然估计

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2013)04-0438-07

## Genetic Effects Analysis of Major Genes Underlying Plant Height and Main Stem Nodes in a Soybean Four-way Recombinant Inbred Lines Population through Maximum Likelihood Method

NING Hai-long<sup>1</sup>, LIANG Shi-xin<sup>1</sup>, JIANG Hong-xin<sup>2</sup>, LI Wen-xia<sup>1</sup>, XUE Hong<sup>1</sup>, LI Qi<sup>1</sup>, WU Hao<sup>1</sup>, LI Wen-bin<sup>1</sup>, WANG De-liang<sup>2</sup>

(1. Soybean Research Institute of Northeast Agricultural University/Key Laboratory of Soybean Biology in Chinese Ministry of Education/Key Laboratory of Biology and Breeding & Genetics for Soybean in Northeast China, Ministry of Agriculture, Harbin 150030, China; 2. Institute of Crop Development, Heilongjiang Academy of Land-reclamation Sciences, Jiamusi 154007, China)

**Abstract:** In order to predict the existence of major gene that control plant height and main stem nodes in a four-way recombinant inbred lines population( Kenfeng 14 × Kenfeng 15 ) × ( Heinong 48 × Kenfeng 19 ), three steps of constructing various model according to mating mode of multiple alleles, estimating genetic effects by maximum likelihood method, selecting the best model, the genetic mode and genetic effects were analyzed. The result showed plant height was controlled by two major genes without interaction and inheridity mode, which were  $A_1A_2 \times A_3A_4$  and  $B_1B_2 \times B_1B_3$ , respectively. The additive effects of the first major gene were -4.9, 6.22, 20.33 and that of the second major gene were -9.39, 26.23, and the heredity of the major genes was 97%. Main stem nodes was controlled by one major gene and inheridity mode was  $A_1A_2 \times A_1A_3$ . The additive effects of the major gene were 16.82, -1.32, 2.64, and the heredity was 21%. The result indicated it was feasible to carry out QTL mapping on plant height and main stem nodes through four-way recombinant inbred lines population( Kenfeng 14 × Kenfeng 15 ) × ( Heinong 48 × Kenfeng 19 ).

**Key words:** Soybean; Four-way recombinant inbred lines population; Major gene; Segregation analysis; Maximum likelihood method

大豆[*Glycine max* (L.) Merrill] 是重要的粮食和经济作物。为了加速优质高产品种的选育, 育种工作者应用微效多基因模型对大豆产量和品质性状的遗传效应进行了广泛的研究。大量研究发现, 许多数量性状受主基因的控制, 对这类数量性状的遗传改良主要取决于主基因的基因型。应用盖钧镒等<sup>[1]</sup>的方法, 相关学者对控制大豆品质性状<sup>[2-6]</sup>和

抗逆性<sup>[7-18]</sup>的主基因模式及遗传效应进行了分析, 但是对于大豆形态和产量性状的主基因却探讨得较少。四向杂交(Four-way crosses, FWC) 涉及 4 个不同的亲本, 广泛用于大豆育种中<sup>[19]</sup>, 最近已有学者将四向杂交群体用于 QTL 定位分析<sup>[20-23]</sup>。但是四向杂交设计适合于动物和异花授粉植物, 而难以应用于自花授粉作物。如果将大豆四向杂交设计

收稿日期: 2013-01-03

基金项目: 黑龙江省人事厅博士后启动基金项目(LBH-Q09165); 黑龙江省青年基金项目(QC2009C79); 黑龙江省新世纪优秀人才培养计划(1153-NCET-006)。

第一作者简介: 宁海龙(1975-), 男, 教授, 博士生导师, 从事作物遗传育种与数量遗传研究。E-mail: ninghailongneau@126.com。

通讯作者: 李文霞(1974-), 女, 副教授, 从事作物遗传育种研究。E-mail: wxlee2006@yahoo.com.cn。

群体的后代个体连续多代自交,可使个体基因型纯合,构建四向重组自交系群体,便于进行 QTL 定位。鉴于此,应用大豆杂交组合(垦丰 14 × 垦丰 15) × (黑农 48 × 垦丰 19)配制了大豆四向重组自交系。为预测该群体的株高与主茎节数是否受主基因控制,评价其应用于 QTL 定位分析的可行性,通过建立包括各种等位基因交配模式的主基因遗传模型、极大似然法估计遗传效应参数和最佳遗传模型筛选等步骤,分析了大豆四向重组自交系群体株高与主茎节数的主基因遗传模式和遗传效应,以期为大豆产量育种提供理论指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

以株高和主茎节数差异较大的 4 个大豆亲本配置 2 个杂交组合垦丰 14 × 垦丰 15 和黑农 48 × 垦丰 19,将 2 个组合的 F<sub>1</sub> 代杂交形成四向杂交设计的 F<sub>1</sub> (four-way cross F<sub>1</sub>, FW-F<sub>1</sub>),经过 5 代自交,各个体基因型纯合,形成四向重组自交系 (four-way recombinant inbred lines, FW-RIL)。2012 年 5 月 3 日于东北农业大学香坊农场试验站种植 4 个亲本和 178 个单株,行长 3 m,行距 65 cm,株距 6 cm。10 月 2 日按单行收获,每行取代表性的 5 株,室内考种,考察株高和主茎节数。

### 1.2 数据分析

假定某性状受 1 个主基因控制,该主基因位点涉及 A<sub>1</sub>、A<sub>2</sub>、A<sub>3</sub> 和 A<sub>4</sub> 共 4 个等位基因,则在四向重组自交系群体中有 4 种可能的主基因型 A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>、A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>、A<sub>3</sub>A<sub>3</sub> 和 A<sub>4</sub>A<sub>4</sub>。四向重组自交系群体中第  $j$  个体的表型值向量为  $y_j$ ,则具有如下统计模型:

$$y_j = \mu + x_{1j}a_1 + x_{2j}a_2 + x_{3j}a_3 + e_j$$

其中  $\mu$  为性状的均值,  $a_1$ ,  $a_2$  和  $a_3$  分别为基因型 A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>、A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>、A<sub>3</sub>A<sub>3</sub> 的加性效应,在约束条件  $\sum_{i=1}^4 a_i = 0$  ( $i=1,2,3,4$ ) 下, A<sub>4</sub>A<sub>4</sub> 的加性效应  $a_4 = -a_1 - a_2 - a_3$ ,其中  $x_{1j}$ 、 $x_{2j}$  和  $x_{3j}$  为第  $j$  个体主基因型遗传效应的指示变量,具有如下定义:

$$\text{对 } G_j = A_1A_1, x_{1j} = 1, x_{2j} = 0, x_{3j} = 0,$$

$$\text{对 } G_j = A_2A_2, x_{1j} = 0, x_{2j} = 1, x_{3j} = 0,$$

$$\text{对 } G_j = A_3A_3, x_{1j} = 0, x_{2j} = 0, x_{3j} = 1,$$

$$\text{对 } G_j = A_4A_4, x_{1j} = -1, x_{2j} = -1, x_{3j} = -1。$$

$e_j$  为剩余效应,包括多个微基因效应和误差效应,服从  $N(0, \sigma^2)$ 。如试验包括亲本群体,则可由

亲本品种的表现型估计误差方差  $\sigma_e^2$ ,从而进一步估计出微基因遗传方差  $\sigma_p^2 = \sigma^2 - \sigma_e^2$ ,主基因方差为  $\sigma_m^2 = \frac{1}{4}a_1^2 + \frac{1}{4}a_2^2 + \frac{1}{4}a_3^2 + \frac{1}{4}(-a_1 - a_2 - a_3)^2$ ,主基因遗传率为  $h_m^2 = \frac{\sigma_m^2}{\sigma_m^2 + \sigma^2}$ 。

上述模型为具有缺失观察值的广义线性模型。依据第  $j$  个体主基因型  $G_j$ ,具有如下条件概率分布:

$$Y_j | G_1 = A_1A_1 \sim N(\mu + a_1, \sigma^2)$$

$$Y_j | G_2 = A_2A_2 \sim N(\mu + a_2, \sigma^2)$$

$$Y_j | G_3 = A_3A_3 \sim N(\mu + a_3, \sigma^2)$$

$$Y_j | G_4 = A_4A_4 \sim N(\mu - a_1 - a_2 - a_3, \sigma^2)$$

由于分离群体中任一个体的主基因基因型均为未知,如以  $p_{1j}$ 、 $p_{2j}$ 、 $p_{3j}$  和  $p_{4j}$  分别表示该群体中第  $j$  个体 4 种可能基因型 A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>、A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>、A<sub>3</sub>A<sub>3</sub>、A<sub>4</sub>A<sub>4</sub> 的先验概率,在 1 对主基因的假定下分别为 0.25, 0.25, 0.25, 0.25。则该个体的表型值为一混合分布,具有概率密度:

$$f(y_j) = \sum_{i=1}^4 p_{ij} f_{ij}$$

其中

$$f_{1j} = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma^2} \exp \left\{ -\frac{[y_j - (\mu + a_1)]^2}{2\sigma^2} \right\}$$

$$f_{2j} = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma^2} \exp \left\{ -\frac{[y_j - (\mu + a_2)]^2}{2\sigma^2} \right\}$$

$$f_{3j} = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma^2} \exp \left\{ -\frac{[y_j - (\mu + a_3)]^2}{2\sigma^2} \right\}$$

$$f_{4j} = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma^2} \exp \left\{ -\frac{[y_j - (\mu - a_1 - a_2 - a_3)]^2}{2\sigma^2} \right\}$$

为第  $j$  个体主基因基因型分别为 A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>、A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>、A<sub>3</sub>A<sub>3</sub>、A<sub>4</sub>A<sub>4</sub> 时性状观察值  $Y_j$  的条件概率密度。分离群体中  $n$  个独立观察值的联合似然函数为

$$L = \prod_{j=1}^n f(y_j)$$

其对数似然值为:

$$\ln L = \sum_{j=1}^n \ln f(y_j)$$

应用 EM 算法实现  $\mu$ 、 $a_1$ 、 $a_2$ 、 $a_3$  和  $\sigma^2$  的极大似然估计,其步骤如下:

E-步:

$$w_{jl} = \frac{p_{jl} f_{jl}}{\sum_l p_{jl} f_{jl}}$$

M-步:

$$\begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{a}_1 \\ \hat{a}_2 \\ \hat{a}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n & j \sum_l w_{jl} x_1 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_2 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_3 \\ \sum_j \sum_l w_{jl} x_1 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_1^2 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_1 x_2 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_1 x_3 \\ \sum_j \sum_l w_{jl} x_2 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_2 x_1 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_2^2 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_2 x_3 \\ \sum_j \sum_l w_{jl} x_3 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_3 x_1 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_3 x_2 & \sum_j \sum_l w_{jl} x_3^2 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \sum_j y_j \\ \sum_j \sum_l w_{jl} x_1 y_l \\ \sum_j \sum_l w_{jl} x_2 y_l \\ \sum_j \sum_l w_{jl} x_3 y_l \end{bmatrix}$$

$$\hat{\sigma}_e^2 = \sum_j [w_{j1} (y_j - \mu - a_1)^2 + w_{j2} (y_j - \mu - a_2)^2 + w_{j3} (y_j - \mu - a_3)^2 + w_{j4} (y_j - \mu + a_1 + a_2 + a_3)^2]$$

应用同样原理,根据不同主基因杂交模式,将构建 25 种遗传模型,各模型的主基因型和遗传参数见表 1。

表 1 FW-RIL 主基因遗传模型及其成分分布个数与遗传参数

Table 1 Major gene model and its number of distributions and genetic parameters in FW-RIL

模型 Model	等位基因基因的交配模式 Mating mode among alleles	成分分布个数 No. of distribution	遗传参数 Genetic effects parameters
0	无主基因	1	$\mu, \sigma^2$
A-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )	4	$\mu, a_1, a_2, a_3, \sigma^2$
A-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>3</sub> ) 或 (A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> × A <sub>2</sub> A <sub>3</sub> )	3	$\mu, a_1, a_2, \sigma^2$
A-3	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )	2	$\mu, a_1, \sigma^2$
A-4	(A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )	2	$\mu, a_1, \sigma^2$
B-1-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>3</sub> B <sub>4</sub> )	16	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, b_2, b_3, i_{a_1 b_1}, i_{a_1 b_2}, i_{a_1 b_3}, i_{a_2 b_1}, i_{a_2 b_2}, i_{a_2 b_3}, i_{a_3 b_1}, i_{a_3 b_2}, i_{a_3 b_3}, \sigma^2$
B-1-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>3</sub> B <sub>4</sub> )	16	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, b_2, b_3, \sigma^2$
B-2-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>3</sub> )	12	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, b_2, i_{a_1 b_1}, i_{a_1 b_2}, i_{a_2 b_1}, i_{a_2 b_2}, i_{a_3 b_1}, i_{a_3 b_2}, \sigma^2$
B-2-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>3</sub> )	12	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, b_2, \sigma^2$
B-3-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	8	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, i_{a_1 b_1}, i_{a_2 b_1}, i_{a_3 b_1}, \sigma^2$
B-3-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	8	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, \sigma^2$
B-4-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	8	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, i_{a_1 b_1}, i_{a_2 b_1}, i_{a_3 b_1}, \sigma^2$
B-4-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>3</sub> A <sub>4</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	8	$\mu, a_1, a_2, a_3, b_1, \sigma^2$
B-5-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>3</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>3</sub> )	9	$\mu, a_1, a_2, b_1, b_2, i_{a_1 b_1}, i_{a_1 b_2}, i_{a_2 b_1}, i_{a_2 b_2}, \sigma^2$
B-5-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>3</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>3</sub> )	9	$\mu, a_1, a_2, b_1, b_2, \sigma^2$
B-6-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>3</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	6	$\mu, a_1, a_2, b_1, i_{a_1 b_1}, i_{a_2 b_1}, \sigma^2$
B-6-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>3</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	6	$\mu, a_1, a_2, b_1, \sigma^2$
B-7-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>3</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	6	$\mu, a_1, a_2, b_1, i_{a_1 b_1}, i_{a_2 b_1}, \sigma^2$
B-7-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>3</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	6	$\mu, a_1, a_2, b_1, \sigma^2$
B-8-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	4	$\mu, \sigma^2$
B-8-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	4	$\mu, a_1, b_1, \sigma^2$
B-9-1	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	4	$\mu, a_1, b_1, i_{a_1 b_1}, \sigma^2$
B-9-2	(A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	4	$\mu, a_1, b_1, \sigma^2$
B-10-1	(A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	4	$\mu, a_1, b_1, i_{a_1 b_1}, \sigma^2$
B-10-2	(A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> )-(B <sub>1</sub> B <sub>1</sub> × B <sub>1</sub> B <sub>2</sub> )	4	$\mu, a_1, b_1, \sigma^2$

$\mu$  为总体均值;  $a_1, a_2, a_3$  为第一个主基因的不同等位基因型的加性效应;  $b_1, b_2, b_3$  为第二个主基因的不同等位基因型的加性效应;  $i_{a_1 b_1}, i_{a_1 b_2}, i_{a_1 b_3}, i_{a_2 b_1}, i_{a_2 b_2}, i_{a_2 b_3}, i_{a_3 b_1}, i_{a_3 b_2}, i_{a_3 b_3}$  为两主基因不同等位基因型间的上位效应;  $\sigma^2$  为成分分布方差。

$\mu$  is total mean;  $a_1, a_2, a_3$  are allele additive effects of first major gene;  $b_1, b_2, b_3$  are allele additive effects of second major gene;  $i_{a_1 b_1}, i_{a_1 b_2}, i_{a_1 b_3}, i_{a_2 b_1}, i_{a_2 b_2}, i_{a_2 b_3}, i_{a_3 b_1}, i_{a_3 b_2}, i_{a_3 b_3}$  are epistatic effects between allele gene of different major gene;  $\sigma^2$  is component distribution variance.

对于不同遗传模型,可采用 AIC 信息准则和均匀性 检验、Smirnov 检验、Kolmogorov 检验等选择最适模型<sup>[1]</sup>。

2 结果与分析

2.1 描述性分析

大豆株高和主茎节数描述分析见表 2,次数分

表 2 大豆株高和主茎节数的描述分析

Table 2 Description analysis of plant height (PH) and main stem nodes (MSN)

性状 Trait	平均 Mean	标准差 SD	方差 Variance	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness	最小值 Min.	最大值 Max.
株高 PH	74.28	22.43	503.11	-0.50	0.26	31.67	129.20
主茎节数 MSN	16.45	3.80	14.45	2.85	0.87	8.50	26.00

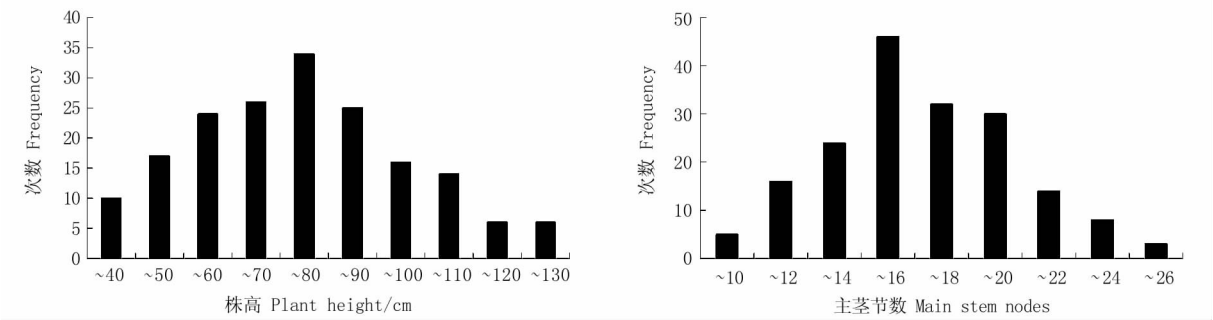


图 1 株高和主茎节数的次数分布

Fig. 1 Frequency distribution of plant height and main stem nodes

2.2 最佳遗传模型的选择

由表 3 中 AIC 值可看出,在试验的遗传群体中,株高 B-2-2 模型的 AIC 值最小,且  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $W_2$  和  $D_n$  的值均不显著,说明株高的最佳遗传

模式为 B-2-2 模型,即株高受 2 对主基因控制,2 对主基因间无上位效应,第一对主基因的遗传模式为  $A_1A_2 \times A_3A_4$ ,第二对主基因的遗传模式为  $B_1B_2 \times B_1B_3$ 。

表 3 株高在不同遗传模型适合性测验

Table 3 Fitness test of various model of plant height

模型 Model	AIC	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	$W_2$	$D_n$
O	1615.44	0.12	0.03	0.36	0.06	0.05
A-1	1613.36	0.69	0.69	0.01	0.09	0.06
A-2	1614.90	0.03	0.11	0.37	0.05	0.04
A-3	1617.44	0.12	0.03	0.36	0.06	0.05
A-4	1617.44	0.12	0.03	0.36	0.06	0.05
B-1-1	1619.02	0.02	0.00	0.36	0.02	0.03
B-1-2	1619.36	0.69	0.69	0.01	0.09	0.06
B-2-1	1617.46	0.48	0.41	0.01	0.05	0.04
B-2-2	1610.13	0.59	0.38	0.26	0.09	0.04
B-3-1	1615.57	0.82	0.84	0.03	0.09	0.04
B-3-2	1615.36	0.69	0.69	0.01	0.09	0.06
B-4-1	1618.82	0.04	0.04	0.00	0.02	0.03
B-4-2	1615.36	0.69	0.69	0.01	0.09	0.06
B-5-1	1613.27	0.25	0.27	0.02	0.04	0.04
B-5-2	1618.90	0.03	0.11	0.37	0.05	0.04
B-6-1	1615.10	0.02	0.04	0.06	0.02	0.03
B-6-2	1616.90	0.03	0.11	0.37	0.05	0.04
B-7-1	1614.82	0.04	0.04	0.00	0.02	0.03

续表 3

模型 Model	AIC	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	${}_nW_2$	$D_n$
B-7-2	1616.90	0.03	0.11	0.37	0.05	0.04
B-8-1	1613.36	0.69	0.69	0.01	0.09	0.06
B-8-2	1619.44	0.12	0.03	0.36	0.06	0.05
B-9-1	1616.86	0.05	0.04	0.01	0.04	0.05
B-9-2	1619.44	0.12	0.03	0.36	0.06	0.05
B-10-1	1621.44	0.12	0.03	0.36	0.06	0.05
B-10-2	1619.44	0.12	0.03	0.36	0.06	0.05

$U_1^2, U_2^2, U_3^2$  的 0.05 和 0.01 水平临界值分别是 3.84 和 6.63;  ${}_nW_2$  的 0.05 和 0.01 水平临界值分别是 0.461 和 0.743;  $D_n$  的 0.05 和 0.01 水平临界值分别是 1.36 和 1.63。下同。

Critical value for statistic  $U_1^2, U_2^2, U_3^2$  are 3.84 at 0.05 level and 6.63 at 0.01 level. Critical value for statistic  ${}_nW_2$  are 0.461 at 0.05 level and 0.743 at 0.01 level. Critical value for statistic  $D_n$  are 1.36 at 0.05 level and 1.63 at 0.01 level. The same as following.

表 4 主茎节数不同遗传模型的适合性测验

Table 4 Fitness test of various model of main stem nodes

模型 Model	AIC	$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	${}_nW_2$	$D_n$
O	989.47	0.25	0.52	0.9	0.1	0.06
A-1	988.08	0.26	0.56	1.04	0.09	0.05
<u>A-2</u>	<u>986.08</u>	<u>0.26</u>	<u>0.56</u>	<u>1.04</u>	<u>0.09</u>	<u>0.05</u>
A-3	988.47	0.25	0.52	0.9	0.1	0.06
A-4	988.47	0.25	0.52	0.9	0.1	0.06
B-1-1	1003.73	0.22	0.32	0.21	0.06	0.05
B-1-2	992.90	0.26	0.59	1.19	0.09	0.05
B-2-1	995.73	0.22	0.32	0.21	0.06	0.05
B-2-2	990.90	0.26	0.59	1.19	0.09	0.05
B-3-1	992.09	0.18	0.38	0.64	0.06	0.05
B-3-2	990.08	0.26	0.56	1.04	0.09	0.05
B-4-1	994.49	0.22	0.49	0.94	0.07	0.05
B-4-2	990.08	0.26	0.56	1.04	0.09	0.05
B-5-1	989.73	0.22	0.32	0.21	0.06	0.05
B-5-2	988.90	0.26	0.59	1.19	0.09	0.05
B-6-1	988.09	0.18	0.38	0.64	0.06	0.05
B-6-2	988.08	0.26	0.56	1.04	0.09	0.05
B-7-1	990.49	0.22	0.49	0.94	0.07	0.05
B-7-2	988.08	0.26	0.56	1.04	0.09	0.05
B-8-1	988.08	0.26	0.56	1.04	0.09	0.05
B-8-2	987.47	0.25	0.52	0.9	0.1	0.06
B-9-1	989.38	0.26	0.53	0.92	0.1	0.06
B-9-2	987.47	0.25	0.52	0.9	0.1	0.06
B-10-1	989.47	0.25	0.52	0.9	0.1	0.06
B-10-2	987.47	0.25	0.52	0.9	0.1	0.06

从表 4 可知,FW-RIL 主茎节数的 A-2 模型的 AIC 值最小,为 986.08,且  $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $W_2$ 、 $D_n$  的值均不显著,说明 A-2 为最适合模型,即主茎节数受 1 对主基因控制,主基因的遗传模式为  $A_1A_2 \times A_1A_3$ 。

表 5 FW-RIL 群体株高和主茎节数的遗传参数

Table 5 Genetic effects of plant height (PH) and number of nodes in main stem nodes (MSN) in FW-RIL

性状 Traits	模型 Model	$\mu$	$a_1$	$a_2$	$a_3$	$b_1$	$b_2$	$V_E$	$V_M$	$H_M$
株高 PH	B-2-2	75.47	-4.9	6.22	20.33	-9.39	26.23	17.49	523.13	0.97
主茎节数 MSN	A-2	16.82	-1.32	2.64				11.51	3.05	0.21

由表 5 可看出,株高的第一对主基因的加性效应分别为 -4.9、6.22、20.33,第二对主基因的遗传模式为  $B_1B_2 \times B_1B_3$ ,加性效应分别为 -9.39、26.23,成分分布方差为 17.49,主基因方差为 523.13,主基因遗传率为 97%。主茎节数的加性效应分别为 16.82、-1.32、2.64,成分分布方差为 11.51,主基因方差为 3.05,主基因遗传率为 21%。

3 讨 论

四向重组自交系涉及 4 个不同的亲本,在一个位点最多可涉 2 个以上的等位基因,与 2 个亲本杂交后相比,具有广泛的变异。在遗传分析时,遗传效应包括纯系亲本  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $P_3$  和  $P_4$  等位基因差异的加性效应以及不同等位基因间的上位效应。但是并不是主基因都有 4 个等位基因(四交组合模式),可能涉及到 3 个等位基因(三交组合模式)、2 个等位基因(单交组合模式或回交组合模式),因此必然会衍生多种模式。如在本文结果中,控制株高的第一个主基因有 4 个等位基因,而第二个主基因有 3 个等位基因。

在主基因分离分析方法中所应用的个体的基因型的理论频率是固定不变的,虽然不同模型间设置的不同,而后验概率的变化主要是依赖表型数据,当试验的成分分布方差较大、成分分布的均值差异小时,数据的表现越接近单一分布,不同模型间的 AIC 值差异越小,这是基于单个世代表型数据进行主基因分析时面临的主要问题。对于该问题,盖钧镒等提出应用多个世代联合分析的方法提高模型的检测效率<sup>[1]</sup>,而 Xiao 等提出通过多性状联合分析的方法也可提高模型的检测效率<sup>[24]</sup>。基于本研究的单一群体的性质,可通过多性状联合分析的方法或增加分离世代数量来提高模型的检测效率,这需要进一步深入研究。

本研究预测到四向重组自交系群体中的株高和主茎节数受主基因控制,说明该群体可用于对株高和主茎节数 2 个性状进行 QTL 定位分析。

2.3 遗传效应

大豆株高和主茎节数最佳遗传模型的遗传效应参数列于表 5。

参考文献

[1] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社,2003. (Gai J Y,Zhang Y M,Wang J K. Genetic system of quantitative traits in plants [M]. Beijing: Science Press,2003. )

[2] 刘顺湖,周瑞宝,盖钧镒. 大豆蛋白质有关性状遗传的分离分析[J]. 作物学报,2009,35(11):1958-1966. (Liu S H,Zhou R B, Gai J Y. Segregation analysis for inheritance of protein related traits in soybean[ *Glycine max* (L.) Merr. ] [J]. Acta Agronomica Sinica,2009,35(11):1958-1966. )

[3] 钱虎君,盖钧镒,喻德跃. 大豆豆乳产量、品质及加工性状的遗传变异和遗传规律研究[J]. 作物学报,2001,27(6):880-885. (Qian H J,Gai J Y, Yu D Y. A study on the genotypic variation and inheritance of soymilk output, quality and processing traits [J]. Acta Agronomica Sinica,2001,27(6):880-885. )

[4] 姚丹,王丕武,张君,等. 大豆脂肪含量遗传分析及 QTL 定位研究[J]. 华南农业大学学报,2012,33(4):438-443. (Yao D, Wang P W,Zhang J, et al. Inheritance analysis and mapping QTL on fat content trait in soybean[J]. Journal of South China Agricultural University,2012,33(4):438-443. )

[5] 李侠,常玮,韩英鹏,等. 大豆种子脂肪酸含量的遗传分析[J]. 大豆科学,2009,28(3):403-408. (Li X, Chang W, Han Y P, et al. Genetic analysis on fatty acid composition contents in soybean seed[J]. Soybean Science,2009,28(3):403-408. )

[6] 李河南,汪霞,李广军,等. 大豆粒形的主基因 + 多基因混合遗传[J]. 大豆科学,2009,28(1):16-20. (Li H N, Wang X, Li G J, et al. Mixed major-gene plus polygenes inheritance analysis for seed length and width in soybean[J]. Soybean Science,2009,28(1):16-20. )

[7] 郭丹丹,陈海峰,杨中路,等. 大豆对 SMV SC-3 株系的抗性遗传和 QTL 分析[J]. 大豆科学,2012,31(4):511-516. (Guo D D,Chen H F, Yang Z L, et al. Analysis of resistance inheritance to soybean mosaic virus (SMV) strain SC-3 and mapping related QTL in soybean [J]. Soybean Science,2012,31(4):511-516. )

[8] 卢为国,盖钧镒,李卫东. 大豆对胞囊线虫 (*Heterodera glycines* Ichinohe) 1 号和 4 号生理小种抗性的遗传分析[J]. 作物学报,2006,32(5):650-655. (Lu W G,Gai J Y, Li W D. Inheritance of resistance to race 1 and race 4 of cyst nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe) in soybeans [J]. Acta Agronomica Sinica,2006,32(5):650-655. )

[9] 孙石,赵晋铭,武晓玲,等. 大豆对大豆疫霉根腐病抗性的遗传

- 分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(2): 492-498. (Sun S, Zhao J M, Wu X L, et al. Inheritance of resistance to *Phytophthora sojae* in soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(2): 492-498. )
- [10] 李广军, 程利国, 张国政, 等. 大豆对豆卷叶螟抗性的主基因 + 多基因混合遗传[J]. 大豆科学, 2008, 27(1): 33-41. (Li G J, Cheng L G, Zhang G Z, et al. Mixed major-gene plus poly genes inheritance analysis for resistance in soybean to bean pyralid (*Lamprosemdicata Fabricius*) [J]. Soybean Science, 2008, 27(1): 33-41. )
- [11] 詹秋文, 盖钧镒, 章元明, 等. 大豆对食叶性害虫的抗性遗传[J]. 中国农业科学, 2002, 35(8): 1016-1020. (Zhan Q W, Gai J Y, Zhang Y M, et al. Inheritance of resistance of soybeans to leaf-eating insects [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2002, 35(8): 1016-1020. )
- [12] 刘华, 王慧, 李群, 等. 大豆对斜纹夜蛾抗性的遗传分析及相关 QTL 的定位[J]. 中国农业科学, 2005, 38(7): 1369-1372. (Liu H, Wang H, Li Q, et al. Inheritance analysis and mapping QTLs related to cotton worm resistance in soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(7): 1369-1372. )
- [13] 曹越平, 杨庆凯. 大豆抗灰斑病主基因的发现与遗传研究[J]. 遗传学报, 2002, 29(1): 67-71. (Cao Y P, Yang Q K. Identification and genetic study of major genes of resistance to *Cercospora Sojina* Hara in soybean [J]. Acta Genetica Sinica, 2002, 29(1): 67-71. )
- [14] 孙慧敏, 赵团结, 盖钧镒. 大豆苗期耐淹性的遗传与 QTL 分析[J]. 作物学报, 2010, 36(4): 590-595. (Sun H M, Zhao T J, Gai J Y. Inheritance and QTL mapping of water logging tolerance at seedling stage of soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(4): 590-595. )
- [15] 陈华涛, 陈新, 喻德跃. 大豆苗期耐盐性的遗传及 QTL 定位分析[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(3): 231-234. (Chen H T, Chen X, Yu D Y. Inheritance analysis and mapping quantitative trait loci (QTLs) associated with salt tolerance during seedling growth in soybean [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2011, 33(3): 231-234. )
- [16] 胡国玉, 赵晋铭, 周斌, 等. 大豆耐低温出苗的遗传分析与分子标记[J]. 大豆科学, 2008, 27(6): 905-910. (Hu G Y, Zhao J M, Zhou B, et al. Inheritance and molecular marker of chilling tolerance of soybean in early stage [J]. Soybean Science, 2008, 27(6): 905-910. )
- [17] 刘莹, 盖钧镒. 大豆耐铝毒的鉴定和相关根系性状的遗传分析[J]. 大豆科学, 2004, 23(3): 905-910. (Liu Y, Gai J Y. Identification of tolerance to aluminum toxin and inheritance of related root traits in soybeans (*Glycine max* (L.) Merri.) [J]. Soybean Science, 2004, 23(3): 905-910. )
- [18] 刘莹, 盖钧镒, 吕慧能. 黄淮海地区大豆耐旱根系性状的遗传分析[J]. 大豆科学, 2007, 26(5): 669-674. (Liu Y, Gai J Y, Lyu H N. Inheritance of root traits related to drought tolerance in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) in Huanghuaihai area [J]. Soybean Science, 2007, 26(5): 669-674. )
- [19] Alliprandini L F, Vello N A. Heritability and correlations among traits in four-way soybean crosses [J]. Euphytica, 2004, 136: 81-91.
- [20] Xu S. Mapping quantitative trait loci using four-way crosses [J]. Genetics Research (Cambridge), 1996, 68: 175-181.
- [21] Xie C, Xu S. Mapping quantitative trait loci with dominant markers in four-way crosses [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 98: 1014-1021.
- [22] Rao S, Xu S. Mapping quantitative trait loci for ordered categorical traits in four-way crosses [J]. Heredity, 1998, 81: 214-224.
- [23] 敖雁, 徐辰武. 四向杂交设计 QTL 分析的极大似然方法[J]. 作物学报, 2006, 32(1): 51-56. (Ao Y, Xu C W. Maximum likelihood method for mapping QTL in four-way cross design [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(1): 51-56. )
- [24] Xiao J, Wang X, Hu Z, et al. Multivariate segregation analysis for quantitative traits in line crosses [J]. Heredity, 2007, 98: 427-435.

## 欢迎订阅《大豆科学》

《大豆科学》是由黑龙江省农业科学院主管主办的大豆专业领域学术性期刊,也是被国内外多家重要数据库和文摘收录源收录的重点核心期刊。主要刊登有关大豆遗传育种、品种资源、生理生态、耕作栽培、植物保护、营养肥料、生物技术、食品加工、药用功能及工业用途等方面的学术论文、科研报告、研究简报、国内外研究述评、学术活动简讯和新品种介绍等。

《大豆科学》主要面向从事大豆科学研究的科技工作者,大专院校师生、各级农业技术推广部门的技术人员及科技种田的农民。

《大豆科学》为双月刊,16 开本,每期 144 页。国内外公开发行,国内每期订价:10.00 元,全年 60.00 元,邮发代号:14-95。国外每期订价:10.00 美元(含邮资),全年 60 美元,国外代号:Q5587。全国各地邮局均可订阅,也可向编辑部直接订购。

热忱欢迎广大科研及有关企事业单位刊登广告,广告经营许可证号:2301030000004。

地址:哈尔滨市南岗区学府路 368 号《大豆科学》编辑部(邮编:150086)

电话:0451-86668735

网址:www.haasep.cn

E-mail: dadoukx@sina.com      ddkexue@126.com