



夏大豆重组自交系群体 NJRIMN 开花期和株高 QTL 定位

张雅娟¹, 曹永策^{1,2}, 李曙光¹, 常芳国¹, 孔杰杰¹, 盖钧镒¹, 赵团结¹

(1. 南京农业大学 大豆研究所/国家大豆改良中心/农业部大豆生物学与遗传育种重点实验室(综合)/作物遗传与种质创新国家重点实验室/江苏省现代作物生产协同创新中心, 江苏 南京 210095; 2. 延安大学 生命科学学院, 陕西 延安 716000)

摘要:大豆开花期和株高是存在相关性的重要育种目标性状,但江淮夏大豆该性状研究相对较少。为进一步解析这 2 个相关性状的遗传基础,本研究以夏大豆重组自交系群体 NJRIMN 为试验材料,利用 QTLNetwork 2.1 软件基于混合线性模型的复合区间作图法(MCIM)和 WinQTLCart 2.5 软件的多性状复合区间作图法(MT-CIM),对该供试材料 5 个环境下开花期和株高性状进行 QTL 定位。研究结果表明利用 MCIM 法定位到 8 个开花期加性 QTL,其中 *qFT-6-2* 和 *qFT-11-1* 存在显著的加性与环境互作效应;还定位到 11 对开花期上位性 QTL,其与环境的互作均不显著。加性效应共解释了 71.30% 的开花期表型变异,而上位性效应只占 8.88%。定位到 6 个株高加性 QTL,其中 *qPH-6-1*、*qPH-12-1* 和 *qPH-19-2* 存在显著的加性与环境互作效应;还定位到 4 对株高上位性 QTL,其中 *qPH-8-1* 和 *qPH-16-1* 存在显著的上位性与环境互作效应。加性效应共解释了 41.04% 的株高表型变异,上位性效应可解释 14.45% 的表型变异。共发现 4 个同时控制开花期和株高的 QTL,其中位于 6、10 和 19 号染色体上的位点分别与 *E1*、*E2* 和 *Dt1* 基因位置重叠。

关键词:夏大豆;开花期;株高;QTL 定位;性状相关

Mapping QTL for Flowering Time and Plant Height in a Summer-sowing Soybean RIL Population NJRIMN

ZHANG Ya-juan¹, CAO Yong-ce^{1,2}, LI Shu-guang¹, CHANG Fang-guo¹, KONG Jie-jie¹, GAI Jun-yi¹, ZHAO Tuan-jie¹

(1. Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University/ National Center for Soybean Improvement/ Key Laboratory for Biology and Genetic Improvement of Soybean (General), Ministry of Agriculture/ National Key Laboratory for Crop Genetic and Germplasm Enhancement/ Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, Nanjing 210095, China; 2. College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China)

Abstract: Flowering time and plant height of soybean are important target traits for soybean breeding with significant correlation. However, relatively less studies of the traits for summer-sowing soybeans in the region between lower Yangtze River and Huai river were conducted. Mapping QTLs for these two traits by using recombinant inbred line populations can provide deep knowledge for their genetic basis. QTL mapping for flowering time and plant height in NJRIMN was conducted by using WinQTLCart2.5 with multiple-trait composite interval mapping (MT-CIM) and mixed-model based composite interval mapping (MCIM) via QTLNetwork2.1. The results showed that 8 additive QTLs for flowering time were detected by MCIM method, among which *qFT-6-2* and *qFT-11-1* had significant additive and environmental interaction effects. Eleven pairs of epistatic QTLs were also mapped, but there was no significant interaction with environment. The additive effects totally explained 71.30% of the phenotypic variation for flowering time, while epistatic effects accounted for only 8.88%. Six additive QTLs for plant height were mapped, among which *qPH-6-1*, *qPH-12-1* and *qPH-19-2* had significant additive and environmental interaction effects. Four pairs of epistatic QTLs were also mapped, and there were significant epistasis and environmental interaction effects in the epistasis between *qPH-8-1* and *qPH-16-1*. The additive effects totally explained 41.04% of the phenotypic variation for flowering time, while epistatic effects accounted for 14.45%. Five QTLs simultaneously controlling flowering time and plant height were found, and the three QTLs on chromosome 6, 10 and 19 were overlapped with *E1*, *E2* and *Dt1* gene.

Keywords: Summer-sowing soybean; Flowering time; Plant height; QTL mapping; Trait correlation

大豆是重要的油料和经济作物,丰富多样的豆制品受到了全世界人民的青睐。随着人们对大豆需求日益增加,培育高产大豆品种是大豆育种工作的重要任务。产量受生育期、株高等多种性状的影响^[1]。适宜的开花期可以通过调节大豆生育期结构从而使产量提高^[2]。株高主要通过影响植株的

抗倒伏性和单株荚数进而影响产量。大豆开花期和株高性状是遗传率较高的数量性状,且二者存在相关性^[2,3-5]。

目前 SoyBase 数据库(www. soybase. org)已报道 104 个大豆开花期 QTL,分布在大豆的 17 条染色体上。吴晓雷等^[6]利用科丰 1 号和南农 1138-2 杂交

收稿日期:2018-07-01

基金项目:国家重点研发计划课题(2016YFD0100201);长江学者和创新团队发展计划资助(PCSIRT-17R55);中央高校基本科研业务费专项资金资助(KYT201801);江苏省现代作物生产协同创新中心项目(JCIC-MCP)。

第一作者简介:张雅娟(1992-),女,硕士,主要从事大豆分子育种研究。E-mail: 2283519197@qq. com。

通讯作者:赵团结(1969-),男,博士,教授,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: tjzhao@njau. edu. cn。

得到的 F_2 代 RIL 群体,定位到 3 个大豆开花期 QTL,并发现开花期和产量呈显著正相关。Liu 等^[7]利用晚花品种 Jinpumkong 2 和早花品种 SS2-2 杂交衍生的 F_2 代 RIL 群体,定位到 4 个大豆开花期 QTL。Zhang 等^[8]利用 BOGAO 和南农 94-156 杂交得到的 $F_{8:10}$ 代 RIL 群体,定位到 5 个大豆开花期 QTL;并利用关联分析将 6 号染色体上位点的范围缩小到约 300 kb。SoyBase 数据库已报道 255 个大豆株高 QTL,分布在大豆的 20 条染色体上。Lee 等^[9-10]将 17 个株高 QTL 定位于 4、8、11、13、16 和 19 等染色体上。Liu 等^[11]利用中品 03-5373 和中黄 13 杂交得到的 F_2 代 RIL 群体,定位到 11 个大豆株高 QTL,分布在 9 条染色体上。Kabelka 等^[12]在 18 号染色体上定位到稳定的株高 QTL,并且此 QTL 与 *Satt191* 紧密关联。近年来许多研究定位到可以同时调控大豆开花期和株高性状的 QTL。王涛等^[13]定位到 2 个大豆开花期 QTL,并且这两个位点的等位变异可以同时调控株高、主茎节数等性状进行调控。Cao 等^[14]定位到 2 个可以同时调控大豆开花期和株高的 QTL,分别位于 15 和 16 号染色体上。

虽然已经报道了大量大豆开花期和株高 QTL,但是,前人研究大多集中于分析性状的加性效应,并未充分考虑上位性效应和环境互作对表型的影响,这使得定位结果的累积贡献值低,无法充分揭示目标性状的遗传效应。利用具有加性、上位性及与环境互作效应的完整遗传模型进行 QTL 定位可更全面解析各种遗传效应对目标性状的影响。此外,也有一些研究在混合线性模型复合区间作图法 (Mixed-model-based Composite Interval Mapping, MCIM) 和多区间作图法 (Multiple Interval Mapping, MIM) 的基础上,利用多性状复合区间作图法 (Multiple-trait composite interval mapping method, MT-CIM) 定位相关性状的多效性 QTL^[15-16]。MT-CIM 是对 CIM 的扩展,当只有一个性状时,MT-CIM 将简化为单性状 CIM。Brennan 等^[17]利用 MIM 方法定位到与 13 个形态性状相关的 29 个 QTL,进一步通过 MT-CIM 定位到 3 个具有多效性的 QTL。Yu 等^[18]对油菜 1 个 DH 群体 11 个性状进行 CIM 和 MT-CIM 等分析,在 N9 号染色体上定位到一个可以同时调控种皮色及种子组分的主效 QTL。

江淮地区大豆品种以夏大豆类型为主,是我国重要的大豆产区之一。早熟抗倒是适应该地区麦-豆两熟耕作模式大豆品种的基本要求,与之紧密相关的生育期和株高是重要育种目标性状,但目前对其遗传和定位的研究还不多。本研究利用一个夏大豆重组自交系群体 NJRIMN,通过 MCIM 和 MT-CIM 方法对多环境下大豆开花期和株高进行 QTL

定位,以揭示 2 个目标性状 QTL 构成,研究其相关性的遗传基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为由 NN1138-2 和 M8108 杂交衍生的 104 个家系组成的重组自交系群体 (NJRIMN)。利用 Cao 等^[19]构建的该群体的遗传图谱,20 条染色体上共 2 062 个 SLAF 标记,图谱总长度 2 054.5 cM,标记间平均距离为 1 cM。

1.2 方法

1.2.1 田间试验与表型鉴定 分别于 2012、2014 和 2017 年在南京农业大学江浦试验站 (12JP、14JP 和 17JP)、2012 年在安徽凤阳试验站 (2012FY) 以及 2014 年在江苏盐城试验站 (2014YC) 进行 NJRIMN 及其双亲的种植。随机完全区组设计,单行区,行长 1 m,行距 50 cm,株距 10 cm,3 次重复。常规田间管理。开花期按照从植株播种到第一次开花的天数计算,即一个材料有 50% 的植株在任意节点开出一朵花的时间。株高的测量是从每行中间随机选取 3 个植株,测量子叶节点与主茎生长点之间的高度。

1.2.2 开花期和株高性状的 QTL 分析 使用 QTL Network 2.1 软件的混合线性模型复合区间作图法 (MCIM) 对 NJRIMN 的开花期和株高性状分别进行多环境下的联合分析,计算其加性、上位性及与环境互作效应。参数设置如下:窗口大小和步长分别设置为 10 和 1 cM,排列测验 (permutation test) 1000 次,以 $P = 0.05$ 为统计检测阈值^[20-21]。使用 Win-QTLCart 2.5 软件的多性状复合区间作图法 (MT-CIM),对 NJRIMN 开花期和株高相关性状进行联合分析。参数设置如下:窗口大小和步长分别设置为 10 和 1 cM,排列测验 (permutation test) 1 000 次,以 $P = 0.05$ 为统计检测阈值^[18,22]。

1.3 数据分析

利用 Excel 2007 和 SAS 9.1.3 的 PROC UNIVARIATE、PROC GLM 和 PROC CORR 程序分别对开花期和株高性状进行描述性统计、方差分析和相关性分析。

2 结果与分析

2.1 多环境下的表型鉴定

NJRIMN 群体开花期和株高性状的描述性统计表明:各环境下亲本 M8108 的开花期明显比 NN1138-2 提前。这与 NN1138-2 属于晚熟品种,而 M8108 属于早熟品种的品种特性相符。且在各环境下 M8108 的株高明显比 NN1138-2 高。该群体的开花期和株高性状均分离明显,呈现连续变异,表

现为数量性状的遗传特征。各环境下 NJRIMN 群体开花期和株高数据的峰度和偏度绝对值均小于 1,符合正态分布,满足 QTL 定位的要求(表 1)。对 NJRIMN 群体的开花期和株高性状分别进行多环境联合方差分析,结果表明,开花期和株高性状在家系间、环境间以及家系与环境互作上均存在极显著

差异($P<0.0001$)。对各环境下开花期和株高数据进行相关性分析,结果表明各环境下两性状均呈极显著相关:0.31** (2012JP)、0.34** (2012FY)、0.33** (2014JP)、0.55** (2014YC)和 0.27** (2017JP)。

表 1 不同环境下 NJRIMN 群体及其亲本开花期和株高的描述性统计

Table 1 Statistical analysis of owering time and plant height in NJRIMN population and their parents grown in different environments

性状 Trait	环境 Environment	亲本均值 ± 标准差 Parent mean ± SD		NJRIMN				
		蒙 8108 M8108	南农 1138-1 NN1138-2	均值 ± 标准差 Mean ± SD	极差 Range	峰度 Kurt	偏度 Skew	变异系数 CV/%
开花期 Flowering time/d	2012JP	35.50 ± 4.21	39.80 ± 2.23	37.55 ± 4.59	23.67	0.70	-0.32	12.22
	2012FY	51.67 ± 1.21	54.00 ± 1.45	52.42 ± 4.86	23.34	0.01	0.35	9.28
	2014JP	42.33 ± 3.21	47.00 ± 4.42	45.21 ± 5.64	25.00	-0.52	-0.01	12.48
	2014YC	39.67 ± 2.32	45.70 ± 1.35	43.55 ± 5.81	24.00	-0.52	-0.19	13.35
	2017JP	41.00 ± 1.41	50.00 ± 1.25	46.35 ± 5.20	22.50	-0.07	0.59	11.22
株高 Plant height /cm	2012JP	67.80 ± 4.56	56.90 ± 5.34	67.50 ± 15.45	78.66	-0.11	0.33	22.89
	2012FY	67.49 ± 6.32	66.20 ± 2.65	74.70 ± 14.18	68.67	0.23	0.32	18.98
	2014JP	79.22 ± 3.43	69.70 ± 5.56	82.03 ± 17.75	96.78	0.70	0.68	21.63
	2014YC	74.00 ± 2.45	57.80 ± 6.95	69.80 ± 10.74	53.33	-0.06	0.09	15.39
	2017JP	73.36 ± 9.43	71.26 ± 7.34	84.09 ± 21.67	98.09	-0.67	-0.02	25.88

2.2 开花期和株高的加性 QTL 及与环境互作分析

共检测到 8 个与 NJRIMN 群体开花期相关的加性 QTL,效应值为 -2.05 ~ 4.09 d,单个 QTL 的表型变异解释率 h^2 为 1.21% ~ 38.06%。其中,qFT-6-2 和 qFT-11-1 在特定环境中与环境互作显著,qFT-6-2 在 2012JP 和 2014YC 环境下存在显著的加性与环境互作(AE)效应,互作效应值分别为 -0.4 和 0.65 d,对表型的解释率分别为 0.16% 和 0.42%;qFT-11-1 在 2014JP 环境下存在显著的加性与环境互作效应,效应值为 -0.05 d,对表型的解释率为 0.47%。qFT-3-1、qFT-4-1、qFT-10-2 和 qFT-14-1 的增效等位变异来源于亲本 M8108,其它 4 个 QTL 的增效等位变异来源于亲本 NN1138-2(表 2)。

共检测到 6 个株高加性 QTL,加性效应值为 -8.93 ~ 7.37 cm, h^2 为 2.42% ~ 22.4%。加性效应最大的 3 个 QTL 分别为 qPH-19-2、qPH-19-2 和 qPH-12-1,且均在特定环境中与环境互作显著。qPH-5-1 和 qPH-6-1 的加性效应为正,表明其增效等位变异来源于亲本 NN1138-2,其它 4 个 QTL 的增效等位变异均来源于亲本 M8108(表 2)。

2.3 开花期和株高的上位性 QTL 及与环境互作分析

共检测到 11 对开花期上位性 QTL,包含 16 个

位点分布在大豆 10 条染色体上,6 号染色体上分布最多(表 3)。11 对上位性 QTL 的互作效应值为 -1.58 ~ 0.54 d,能够解释 0.10% ~ 2.01% 的表型变异。其中有 4 对上位性 QTL(qFT-3-1 和 qFT-4-1、qFT-3-1 和 qFT-10-2、qFT-4-1 和 qFT-12-2、qFT-12-1 和 qFT-16-1)属于加性 QTL 与加性 QTL 的互作,上位效应分别为 -0.39、0.01、0.22 和 0.93 d,对表型变异的解释率分别为 0.35、0.10、0.22 和 0.93%。3 对上位性 QTL(qFT-6-2 和 qFT-12-1、qFT-6-3 和 qFT-6-4、qFT-6-4 和 qFT-14-1)属于加性 QTL 和非加性 QTL 之间的互作。其余 4 对均属于非加性 QTL 之间的互作。花期的 11 对上位性 QTL 均不存在与环境的显著互作关系。

共检测到 4 对株高上位性 QTL,包含 8 个位点分布在大豆 8 条染色体上(表 3)。4 对上位性 QTL 的互作效应值为 -3.36 ~ 3.40 cm,能够解释 0.75% ~ 5.04% 的表型变异。只有 qPH-5-1 和 qPH-10-1 属于加性 QTL 之间的互作,对表型变异的解释率为 0.75%。其余 3 对均为非加性 QTL 之间的互作。互作效应最大的是 qPH-15-1 和 qPH-19-1,互作效应为 -3.63 cm,对表型变异的解释率为 5.04%。只有 qPH-8-1 和 qPH-16-1 间的互作在 2014YC 环境下存在与环境的显著互作关系,互作效应为 -2.45 cm,对表型变异的解释率为 0.69%。

表 2 NJRIMN 群体开花期和株高加性及与环境互作效应的分析

Table 2 Additive effect and QTL-by-environment interaction effect for overing time and plant height in NJRIMN population

性状 Trait	位点 QTL	染色体 Chromosome	相邻标记 Flank markers	位置 Position /cM	置信区间 Confidence interval	加性效应 A	h_A^2 /%	加性与环境互作效应 AE	h_{AE}^2 /%	已报道位点 Reported locus
开花期 Flowering	<i>qFT-3-1</i>	3	Mark138136-Mark134953	5. 5	3. 7 ~ 7. 4	-0. 54 * *	5. 11			
	<i>qFT-4-1</i>	4	Mark243681-Mark265007	162. 5	157. 3 ~ 165. 5	-0. 49 * *	1. 63			
time	<i>qFT-6-2</i>	6	Mark495275-Mark480480	91. 1	88. 9 ~ 92. 3	4. 09 * *	38. 06	-0. 40 * (AE1)/ 0. 65 * * (AE4)	0. 16/0. 42	<i>First flower 8-1</i> ^[23]
	<i>qFT-10-2</i>	10	Mark432934-Mark399878	73. 5	73. 2 ~ 73. 5	-2. 05 * *	15. 41			<i>First flower 24-4</i> ^[24]
	<i>qFT-11-1</i>	11	Mark221048-Mark233059	48. 2	48. 2 ~ 49. 2	1. 42 * *	1. 86	-0. 50 * * (AE3)	0. 47	<i>First flower 11-2</i> ^[25]
	<i>qFT-12-2</i>	12	Mark458719-Mark440883	138. 8	137. 4 ~ 139. 8	0. 32 * *	1. 21			
	<i>qFT-14-1</i>	14	Mark591616-Mark572608	49. 2	48. 7 ~ 50. 0	-1. 02 * *	6. 66			<i>First flower 21-1</i> ^[26]
	<i>qFT-16-1</i>	16	Mark198136-Mark193233	13. 7	8. 7 ~ 19. 7	0. 92 * *	1. 36			<i>First flower 13-7</i> ^[27]
株高 Plant	<i>qPH-5-1</i>	5	Mark342280-Mark343820	0. 8	0 ~ 0. 8	1. 75 * *	3. 11			
height	<i>qPH-6-1</i>	6	Mark484423-Mark484741	91. 7	91. 1 ~ 92. 3	7. 37 * *	3. 03	1. 67 * (AE3)	0. 38	<i>Plant height 23-2</i> ^[26]
	<i>qPH-10-1</i>	10	Mark434195-Mark419909	75. 2	73. 5 ~ 75. 5	-1. 86 * *	3. 64			<i>Plant height 18-2</i> ^[28]
	<i>qPH-12-1</i>	12	Mark438575-Mark457281	96. 6	95. 6 ~ 96. 8	-3. 40 * *	6. 41	-1. 66 * (AE5)	0. 66	
	<i>qPH-14-1</i>	14	Mark575743-Mark583053	51. 3	50. 3 ~ 51. 5	-2. 02 * *	2. 42			
	<i>qPH-19-2</i>	19	Mark101577-Mark100609	77. 6	76. 7 ~ 80. 6	-8. 93 * *	22. 40	6. 14 * * (AE4)/ -6. 08 * * (AE5)	4. 08/3. 67	<i>Plant height 3-1</i> ^[29]

*表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$ 。 h_A^2 :由加性效应解释的表型变异。 AE1、AE2、AE3、AE4 和 AE5 分别表示 2012JP、2012FY、2012FY、2014YC 和 2017JP。
 h_{AE}^2 :由加性 QTL 与环境互作效应解释的表型变异。 已报道位点:在 SoyBase 数据库中与本文报道 QTL 位置相邻或者重叠的位点。
* indicates $P < 0.05$; ** indicates $P < 0.01$. h_A^2 indicates phenotypic variation explained by additive effects. AE1, AE2, AE3, AE4 and AE5 indicate 2012JP, 2012FY, 2012FY, 2014YC and 2017JP, respectively. h_{AE}^2 indicates phenotypic variation explained by additive QTL and environmental interaction effects. The reported locus indicates QTL in the Soybase database whose position adjacent to or overlapping with the QTL in this study.

表 3 NJRIMN 群体开花期和株高上位性效应分析

Table 3 QTL epistatic effect for flowering time and plant height in NJRIMN population

性状 Trait	位点 i QTL i	相邻标记 Flank markers	位置 Position /cM	置信区间 Confidence interval/cM	位点 j QTL j	相邻标记 Flank markers	位置 Position /cM	置信区间 Confidence interval/cM	上位性效应 Epistatic effect
开花期 Flowering	<i>qFT-3-1</i>	Mark138136-Mark134953	5. 5	3. 7 ~ 7. 4	<i>qFT-4-1</i>	Mark243681-Mark265007	162. 5	157. 3 ~ 165. 5	-0. 39 * *
	<i>qFT-3-1</i>	Mark138136-Mark134953	5. 5	3. 7 ~ 7. 4	<i>qFT-10-2</i>	Mark432934-Mark399878	73. 5	73. 2 ~ 73. 5	0. 38 * *
time	<i>qFT-4-1</i>	Mark243681-Mark265007	162. 5	157. 3 ~ 165. 5	<i>qFT-12-2</i>	Mark458719-Mark440883	138. 8	137. 4 ~ 139. 8	0. 46 * *
	<i>qFT-6-2</i>	Mark495275-Mark480480	91. 1	88. 9 ~ 92. 3	<i>qFT-12-1</i>	Mark438874-Mark458376	28. 8	19. 2 ~ 33. 8	-0. 41 * *
	<i>qFT-6-3</i>	Mark479744-Mark487964	95. 6	95. 6 ~ 96. 0	<i>qFT-6-4</i>	Mark495327-Mark488313	99. 6	98. 6 ~ 101. 4	-1. 58 * *
	<i>qFT-6-4</i>	Mark495327-Mark488313	99. 6	98. 6 ~ 01. 4	<i>qFT-14-1</i>	Mark591616-Mark572608	49. 2	48. 7 ~ 50. 0	0. 39 * *
	<i>qFT-12-2</i>	Mark458719-Mark440883	138. 8	137. 4 ~ 139. 8	<i>qFT-16-1</i>	Mark198136-Mark193233	13. 7	8. 7 ~ 19. 7	0. 43 * *
	<i>qFT-1-1</i>	Mark650923-Mark651720	23. 3	17. 8 ~ 24. 3	<i>qFT-1-2</i>	Mark614684-Mark611739	41. 3	40. 7 ~ 42. 3	-0. 76 * *
	<i>qFT-1-2</i>	Mark614684-Mark611739	41. 3	40. 7 ~ 42. 3	<i>qFT-18-2</i>	Mark659096-Mark656066	79. 4	79. 0 ~ 80. 2	-0. 69 * *
	<i>qFT-1-2</i>	Mark652657-Mark618640	44. 8	43. 0 ~ 45. 8	<i>qFT-10-1</i>	Mark434623-Mark413936	38. 9	38. 2 ~ 43. 5	0. 54 * *
	<i>qFT-6-1</i>	Mark474531-Mark482939	34. 8	33. 5 ~ 35. 8	<i>qFT-19-1</i>	Mark100609-Mark107510	91. 2	89. 2 ~ 91. 2	-0. 45 * *
株高 Plant	<i>qPH-5-1</i>	Mark342280-Mark343820	0. 8	0 ~ 0. 8	<i>qPH-10-1</i>	Mark434195-Mark419909	75. 2	0 ~ 0. 8	-1. 59 * *
height	<i>qPH-8-1</i>	Mark283366-Mark296406	20. 8	18. 8 ~ 23. 8	<i>qPH-16-1</i>	Mark190737-Mark180968	60. 3	18. 8 ~ 23. 8	3. 40 * *
	<i>qPH-15-1</i>	Mark393479-Mark387699	93. 7	90. 8 ~ 95. 7	<i>qPH-19-1</i>	Mark96712-Mark97767	15. 1	90. 8 ~ 95. 7	-3. 63 * *
	<i>qPH-11-1</i>	Mark224834-Mark211001	21. 4	18. 6 ~ 22. 8	<i>qPH-13-1</i>	Mark310107-Mark308347	66. 9	18. 6 ~ 22. 8	-2. 45 * *

*表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$ 。 位点 i 和位点 j 分别表示参与上位性互作的两个位点。 h_{AA}^2 :由上位性效应解释的表型变异。
* indicates $P < 0.05$; ** indicates $P < 0.01$. QTL i and QTL j indicate the two sites involved in epistatic interactions. h_{AA}^2 indicates phenotypic variation explained by epistatic effects.

2.4 花期和株高性状的联合分析

共定位 4 个同时对开花期和株高都有遗传效应的 QTL, 分别位于 2、6、10 和 19 号染色体(表 4)。

表 4 NJRIMN 群体株高和开花期性状联合分析
Table 4 Joint analysis of plant height and flowering time in NJRIMN population

QTL	环境 Environment	染色体 Chromosome	标记名称 Marker name	位置 Position/cM	LOD
<i>q-2-1</i>	14YC	2	Mark34968/ Mark32475	86. 2 ~ 97. 3	3. 61 ~ 3. 70
<i>q-6-1</i>	12FY/12JP/14YC/14JP/17JP	6	Mark479118/ Mark484818/ Mark484741	88. 4 ~ 91. 7	12. 09 ~ 20. 60
<i>q-10-1</i>	12FY/12JP/14YC/14JP/17JP	10	Mark409331/ Mark425527/ Mark400762	71. 9 ~ 73. 5	3. 92 ~ 5. 50
<i>q-19-12</i>	12FY/12JP/14YC/14JP/17JP	19	Mark101577	79. 6 ~ 81. 6	5. 67 ~ 25. 50

3 讨论

Zhu 等^[30]在 CIM 的基础上提出了 MCIM。该方法把群体表型均值、加性、显性和上位性效应等 QTL 遗传主效应作为固定效应, 而环境效应、QTL 与环境互作效应等当作随机效应, 假定数量性状受多个基因共同控制, 同时将效应估计和定位分析两者相结合, 从而进行多环境下的 QTL 定位, 既提高了作图的精度、效率, 又可以检测上位性及 QTL 与环境互作效应。对不同环境下的数据进行分析, 不仅能增大 QTL 的检测强度, 而且可以提高 QTL 的位置和效应的准确程度, 有利于挖掘稳定的 QTL^[31]。

本研究发现的一些 QTL 区间与已报道的 QTL 基因位置相邻或重叠(表 2), 可能是相同位点。其中 *qFT-6-2* 与 *First flower 8-1* 重合, 并且 *E1* 也在此区间内^[23,32]。*qFT-10-2* 与 *First flower 24-4* 重合, 并且控制大豆生育期的 *E2* 基因也位于该 QTL 区间内^[24,33]。Mansur 等^[29](1996)定位到的 *Plant height3-1* 和 *qPH-19-2* 重合, 且控制大豆生长习性的 *Dt1* 基因也位于该区间内, 表明这些前人报道的相关位点在江淮夏大豆开花期和株高的遗传基础上也发挥作用。本研究还定位到以往未见报道的 2 个开花期 QTL(*qFT-3-1* 和 *qFT-12-2*) 和 3 个株高 QTL(*qPH-5-1*、*qPH-12-1* 和 *qPH-14-1*), 反映了 NJRLMN 群体开花期和株高遗传的特异性。此外, 11 对开花期和 4 对株高加性 × 加性上位互作效应 QTL 可分别解释 8. 88%、14. 45% 的表型变异, 表明上位性效应对目标性状的遗传变异有一定的贡献。对于复杂数量性状, 当 QTL 定位模型考虑上位性互作时, QTL 定位的精确度将大大提高^[34]。

通过多性状联合分析可进一步定位控制相关性状的 QTL, 为深入了解这些位点是一因多效或紧密连锁提供依据。本研究通过 MT-CIM 分析发现 *q-2-1*、*q-6-1*、*q-10-1*、*q-19-1* 同时控制开花期和株高。*q-6-1*、*qFT-6-2* 和 *qPH-6-1* 在位置上重合;*q-10-1* 与 *qFT-10-2* 和 *qPH-10-1* 在位置上重合。在 *q-19-1* 相

除 *q-2-1* 外, 其它 3 个 QTL 均可以在 5 个环境中被检测到, 说明其受环境影响小。

同位置上也定位到了 *qPH-19-2*, 与已报到的开花期位点 *First flower 3-3* 重叠^[29]。除此之外, 在多环境联合分析中定位到的 *qFT-14-1* 和 *qPH-14-1* 在位置上相邻(距离小于 0. 5 cM), 此区段还未见开花期、株高相关 QTL 报道, 表明该区段存在同时控制大豆开花期和株高性状的新位点。总之, NJRIMN 群体开花期和株高的遗传基础受到多个加性及上位性位点控制。

4 结论

基于 MCIM 分析发现 NJRNMN 群体 8 个开花期和 6 个株高的加性 QTL, 11 对开花期和 4 对株高上位性 QTL, QTL 与环境互作效应相对较小; MT-CIM 分析检测到 4 个 QTL 对株高和开花期具有多效性, 其中 3 个分别与 *E1*、*E2* 和 *Dt1* 基因位置重叠; NJRNMN 群体开花期和株高主要受加性和加性 × 加性上位性 QTL 控制。所得结果可为解析江淮地区夏大豆开花期和株高性状的遗传基础和开展分子标记辅助育种提供参考。

参考文献

[1] 王连铮, 王金陵. 大豆遗传育种学[M]. 北京: 科学出版社, 1992. (Wang L Z, Wang J L. Soybean genetics and breeding [M]. Beijing: Science Press, 1992.)
[2] Cooper R L. Development of short-statured soybean cultivars[J]. Crop Science, 1981, 21(1): 127-131.
[3] Pierce R O, Knowles P F, Phillips D. Inheritance of delayed leaf senescence in soybean [J]. Crop Science, 1984, 24(3): 515-517.
[4] Anand S C, Torrie J H. Heritability of yield and other traits and interrelationships among traits in the F₃ and F₄ generations of three soybean crosses[J]. Crop Science, 1963, 3(6): 508-511.
[5] Kwon S H, Torrie J H. Heritability of and interrelationships among traits of two soybean populations[J]. Crop Science, 1989, 4(2): 482-488.
[6] 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. QTL analysis of important agronomic traits in soybean[J]. Journal of Genetics, 2001, 28(10): 947-955.)

- [7] Liu W, Kim M Y, Kang Y J, et al. QTL identification of flowering time at three different latitudes reveals homeologous genomic regions that control flowering in soybean[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 123(4): 545-553.
- [8] Zhang D, Cheng H, Hu Z, et al. Fine mapping of a major flowering time QTL on soybean chromosome 6 combining linkage and association analysis[J]. Euphytica, 2013, 191(1): 23-33.
- [9] Lee S H, Bailey M A, Mian M A R, et al. Identification of quantitative trait loci for plant height, lodging, and maturity in a soybean population segregating for growth habit[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 92(5): 516-523.
- [10] 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 Science, 1996, 36(3): 728-735.
- [11] Liu Y, Li Y, Reif J C, et al. Identification of quantitative trait loci underlying plant height and seed weight in soybean[J]. The Plant Genome, 2013, 6(3): 841-856.
- [12] Kabelka E A, Diers B W, Fehr W R, et al. Putative alleles for increased yield from soybean plant introductions[J]. Crop Science, 2004, 44(3): 784-791.
- [13] 王涛, 杨春燕, 赵青松, 等. 两个大豆开花期 QTL 定位及对农艺性状的影响分析[J]. 华北农学报, 2013, 28(2): 63-69. (Wang T, Yang C Y, Zhao Q S, et al. Mapping and effects on agronomic traits of two soybeans QTL for flowering time[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2013, 28(2): 63-69.)
- [14] Cao Y, Li S, He X, et al. Mapping QTLs for plant height and flowering time in a Chinese summer planting soybean RIL population[J]. Euphytica, 2017, 213(2): 39.
- [15] Azadi A, Mardi M, Hervan E M, et al. QTL mapping of yield and yield components under normal and salt-stress conditions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2015, 33(1): 102-120.
- [16] Breseghello F, Sorrells M E. QTL analysis of kernel size and shape in two hexaploid wheat mapping populations[J]. Field Crops Research, 2007, 101(2): 172-179.
- [17] Brennan A C, Hiscock S J, Abbott R J. Genomic architecture of phenotypic divergence between two hybridizing plant species along an elevational gradient[J]. AoB Plants, 2016, 8: plw022.
- [18] Yu B, Boyle K, Zhang W, et al. Multi-trait and multi-environment QTL analysis reveals the impact of seed colour on seed composition traits in *Brassica napus* [J]. Molecular breeding, 2016, 36(8): 111.
- [19] Cao Y, Li S, Wang Z, et al. Identification of major quantitative trait loci for seed oil content in soybeans by combining linkage and genome-wide association mapping[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1222.
- [20] Zhang H, Miao H, Wei L, et al. Genetic analysis and QTL mapping of seed coat color in sesame (*Sesamum indicum* L.) [J]. PLoS One, 2013, 8(5): e63898.
- [21] Yang P, Shu C, Chen L, et al. Identification of a major QTL for siliques length and seed weight in oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(2): 285-296.
- [22] Wang S, Basten C J, Zeng Z B. Windows QTL cartographer version 2.5[D]. Raleigh: North Carolina State University, 2005.
- [23] Yamanaka N, Ninomiya S, Hoshi M, et al. An informative linkage map of soybean reveals QTLs for flowering time, leaflet morphology and regions of segregation distortion[J]. DNA Research, 2001, 8(2): 61-72.
- [24] Kuroda Y, Kaga A, Tomooka N, et al. QTL affecting fitness of hybrids between wild and cultivated soybeans in experimental fields[J]. Ecology and Evolution, 2013, 3(7): 2150-2168.
- [25] Gai J, Wang Y, Wu X, et al. A comparative study on segregation analysis and QTL mapping of quantitative traits in plants-with a case in soybean[J]. Frontiers of Agriculture in China, 2007, 1(1): 1-7.
- [26] Reinprecht Y, Poysa V W, Yu K, et al. Seed and agronomic QTL in low linolenic acid, lipoxygenase-free soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) germplasm [J]. Genome, 2006, 49(12): 1510-1527.
- [27] Poomprapan P, Wasee S, Toojinda T, et al. Molecular marker analysis of days to flowering in vegetable soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) [J]. Kasetsart Journal, 2006, 40: 573-581.
- [28] Wang D, Graef G L, Procopiuk A M, et al. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(3): 458-467.
- [29] Mansur L M, Orf J H, Chase K, et al. Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean[J]. Crop Science, 1996, 36(5): 1327-1336.
- [30] Zhu J. Mixed linear model approaches for analyzing genetic models of complex quantitative traits[J]. Journal of Zhejiang University, 2000(1): 78-90.
- [31] Jansen R C, Van Ooijen J W, Stam P, et al. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91(1): 33-37.
- [32] Stewart D W, Cober E R, Bernard R L. Modeling genetic effects on the photothermal response of soybean phenological development [J]. Agronomy Journal, 2003, 95(1): 65-70.
- [33] Watanabe S, Xia Z, Hideshima R, et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering [J]. Genetics, 2011, 188(2): 395-407.
- [34] Murcay C E, Lewinger J P, Gauderman W J. Gene-environment interaction in genome-wide association studies[J]. American Journal of Epidemiology, 2008, 169(2): 219-226.