



不同施氮条件下大豆形态与产量相关性状的 QTL 分析

苏代群, 张楷歆, 李文霞, 宁海龙

(东北农业大学 农学院/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)

摘要:大豆形态与产量相关性状是重要的育种目标,对于不同施氮条件有不同的生态类型。为明确不同氮肥水平下大豆形态与产量相关性状的 QTL 遗传基础,本研究利用由大豆杂交组合东农 L13 × 合农 60 的 RIL 群体(156 个株系)为遗传材料,在 3 个不同地点采用正常施氮与不施氮处理,利用株高、主茎节数、单株荚数、单株粒数、百粒重和单株粒重进行 QTL 定位。结果表明:两亲本在各个性状上存在显著差异,RIL 群体符合正态分布,满足数量性状遗传特征,QTL 分析共检测到 71 个调控相关性状的 QTL,解释了 3.88%~41.12% 的表型变异。有 6 个 QTL 可在正常施氮肥和不施用氮肥条件下检测到,有 29 个 QTL 可在不施氮肥条件下检测到,42 个 QTL 可在施氮肥条件下检测到。检测到调控相关性状的 QTL 中有 45 个是本研究新发现的。研究结果将大豆氮肥适应生态类型的分子育种提供理论基础和技术支撑。

关键词:大豆;氮肥;形态性状;产量相关性状;QTL 分析

QTL Analysis of Morphological and Yield-Related Traits of Soybean under Different Nitrogen Levels

SU Dai-qun, ZHANG Kai-xin, LI Wen-xia, NING Hai-long

(Agronomy College, Northeast Agricultural University /Key Laboratory of Soybean Biology, Ministry of Education /Key Laboratory of Soybean Biology and Breeding(Genetics), Ministry of Agriculture, Harbin 150030, China)

Abstract: Soybean morphology and yield-related traits are important breeding targets. The corresponding ecological genotypes are suitable to specific nitrogen usage condition. In order to clarify the genetic basis of morphological and yield-related traits under different nitrogen levels, the 156 RILs derived from cross Dong L13 × Henong 60 were planted under normal and zero nitrogen usage in three environments. And we analyzed the QTL controlling the plant height, number of nod of main stem, number of pods per plant, number of seeds per plant, 100-seed weight, and seed weight per plant. The results showed that there were significant differences between the two parents in each trait, and each trait of RIL population followed normal distribution with the genetic characteristics of quantitative traits. A total of 71 QTLs were detected by QTL analysis, which explained the phenotypic variation of 3.88%–41.12%. Six QTLs were detected under normal and no nitrogen application, 29 QTLs were detected under non-nitrogen application, and 42 QTLs were detected under nitrogen application. In this study, 45 QTLs of the detected regulatory traits were newly discovered. The results of the present research would provide theoretical and technological support for molecular breeding on nitrogen ecotype in soybean.

Keywords: Soybean; Nitrogen fertilizer; Morphological traits; Yield-related traits; QTL analysis

大豆产量由多个农艺性状综合控制,如单株荚数、每荚粒数、百粒重等。丁洪等^[1]认为大豆施氮可以增加植株的荚数和粒数,从而提高产量。管宇等^[2]和贾珂珂等^[3]发现施氮影响株高、主茎节数、单株荚数、单株粒数、百粒重等性状。为了提高产量,各个育种性状备受育种者关注,并进行了大量的关于育种性状的 QTL 定位研究。杜晶等^[4]检测到 59 个控制荚数性状的 QTL。李灿东等^[5]应用初级回交导入系定位了 37 个大豆荚粒相关性状的 QTL。杨玉花等^[6]共检测到 33 个单株荚数 QTL。姚丹等^[7]检测到 3 个单株粒数 QTL,2 个单株荚数 QTL,10 个单株粒重 QTL。Liu 等^[8]在 6 种环境下

检测到 18 个百粒重 QTL。Wang 等^[9]检测到 15 个加性百粒重 QTL 和 17 对上位性互作百粒重 QTL。陈强等^[10]共定位到 5 个百粒重 QTL。袁宝祺等^[11]检测到 2 个株高 QTL,2 个主茎节数 QTL,21 个荚数 QTL 和 3 个百粒重 QTL。于博^[12]检测到 4 个株高 QTL,5 个主茎节数 QTL。位艳丽等^[13]检测到 4 个百粒重 QTL。

氮是大豆生长发育过程中需求量最大的元素,适宜的施氮水平能维持大豆植株良好的营养条件,是提高产量的关键,所以施氮水平的研究对大豆高产栽培至关重要。农业种植生产当中,适量的施用氮肥是提高大豆产量的重要手段。氮素是大豆生

收稿日期:2020-01-09

基金项目:哈尔滨市科技局科技研发项目(2017RAXXJ019);黑龙江省“千百万”工程科技重大专项(SC2019ZX16B0039)。

第一作者简介:苏代群(1983-),男,博士,主要从事植物数量遗传育种研究。E-mail:sudaiqun@163.com。

通讯作者:宁海龙(1975-),男,博士,教授,博导,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:ninghailongneau@126.com。

长发育和产量形成过程中的重要元素,但在施氮与不施氮条件下的 QTL 定位研究相对较少。综合以上研究可看出,目前关于大豆产量相关性状 QTL 定位研究,主要在单一施肥条件下进行,而栽培学研究表明,在不同的施氮肥条件下,产量形成的遗传基础不同。目前少有研究是针对不施氮肥状态与施氮肥状态下 QTL 的不同检测结果来展开的。故本研究在施氮与不施氮条件下对大豆重要产量相关性状进行 QTL 定位,以期对大豆分子辅助育种提供参考。根据 SoyBase 大豆数据库 (<https://www.soybase.org/>) 最新公布的据对大豆产量及相关性状的 QTL 定位已经超过 655 个,其中百粒重 229 个、单株粒重 24 个、株高 229 个、单株荚数 48 个、主茎节数 37 个、单株粒数 23 个,几乎覆盖所有的连锁群。本研究以由东农 L13(母本)×合农 60(父本)衍生的 RIL 群体(156 个株系)为材料,在 3 个不同地点采用正常施氮肥与不施氮肥处理,对株高、节数、单株粒重和百粒重等性状进行 QTL 定位,分析不同施氮肥下的遗传基础,为适应不同施肥条件下的大豆高产品种选育提高理论指导与技术支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

以大豆品种东农 L13 和合农 60 进行杂交,杂种 F₁ 自交 5 代,每一单株按单粒传法处理,获得 156 个株系的重组自交系群体 RIL6013,进行重要产量相关性状的 QTL 定位。

1.2 方法

1.2.1 田间试验与性状调查 田间试验于 2016 年在阿城(E1)、双城(E2)和哈尔滨(E3)3 个地点同时进行,将亲本和 RIL 群体在田间种植。田间试验采取裂区设计,主处理施氮肥处理,副处理为品系。

氮肥使用包含 2 个水平,其一为正常施氮肥(N0:N、P₂O₅和 K₂O 分别为 75,150 和 75 kg·hm⁻²),其二为不施氮肥(N1:P₂O₅和 K₂O 分别为 150 和 75 kg·hm⁻²)。三行区,3 m 行长,0.7 m 行距,0.07 m 株间距。田间管理同一般大田栽培。

每个株行随机选取 5 株,收获后调查每株的株高、节数、单株荚数、单株粒数、单株粒重和百粒重,取 5 株平均值作为初始数据。

1.2.2 表型数据统计分析 将 RIL 群体每个家系内 5 株的每株的株高、节数、单株荚数、单株粒数、单株粒重和百粒重的均值用于统计分析。利用 Excel 2010 对各性状进行数据处理,用 SPSS v23.0 对性状进行相关分析。

1.2.3 QTL 定位分析 利用 Ning 等^[14]构建遗传连锁图,结合表型性状,用 QTL ICMapping 4.0 软件进行 QTL 定位,采用完备区间作图法进行加性效应分析,以 LOD>2.5 作为 QTL 存在的值。

2 结果与分析

2.1 表型分析

如表 1 所示:同一地点相同施氮条件下,株高、节数、单株荚数、单株粒数、单株粒重、百粒重各个性状的整体趋势表现为合农 60 高于东农 L13。同一地点不同施氮条件下两亲本在单株粒重和百粒重的整体趋势表现为施氮高于不施氮,但在株高、节数、单株荚数和单株粒数的整体趋势表现为不施氮高于施氮,原因可能与当地土壤肥力和气候条件有关。并且两亲本间的株高、节数、单株荚数、单株粒数、单株粒重、百粒重各个性状差异显著。RIL 群体在不同地点施氮和不施氮条件下,存在超亲现象显著,显示出明显的数量遗传特征,符合正态分布,能进行 QTL 定位分析。

表 1 RIL6013 各性状描述性分析

Table 1 The descriptive analysis of characteristics of RIL6013

性状 Trait	环境 Environment	亲本			RIL 群体					
					平均值 Mean	标准差 SD	最小值 Min.	最大值 Max.	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
		东农 L13 Dongnong L13	合农 60 Henong 60							
株高 Plant height	E1	N0	99.50	126.00	108.59	19.04	62.00	143.33	-0.38	-0.82
		N1	78.67	134.00	104.15	18.39	58.33	135.33	-0.76	-0.26
	E2	N0	117.50	144.67	130.40	18.61	54.10	171.60	-0.68	-0.44
		N1	105.67	139.67	121.89	19.20	41.00	149.00	-0.98	1.09
	E3	N0	101.00	128.50	122.81	18.70	74.00	153.00	-0.95	0.12
		N1	97.00	137.50	121.12	20.61	40.50	152.00	-1.30	1.82
节数 Number of nod of main stem	E1	N0	11.50	12.00	14.04	2.19	7.33	20.50	0.38	0.36
		N1	11.67	14.50	14.13	2.71	8.00	24.50	0.93	1.79

续表 1

性状 Trait	环境 Environment		亲本		RIL 群体					
			东农 L13	合农 60	平均值	标准差	最小值	最大值	偏度	峰度
			Dongnong L13	Henong 60	Mean	SD	Min.	Max.	Skewness	Kurtosis
单株荚数 Number of pods per plant	E2	N0	10.50	13.00	14.18	1.88	9.00	18.67	-0.32	0.56
		N1	11.67	15.00	13.77	1.74	8.00	17.33	-0.65	0.73
	E3	N0	14.50	11.50	15.52	2.18	8.50	21.00	-0.05	0.09
		N1	12.50	13.00	15.48	2.04	7.50	20.00	-0.40	1.21
	E1	N0	33.00	32.00	35.20	7.67	9.67	60.50	0.09	0.96
		N1	31.00	48.00	38.08	10.26	16.50	75.00	0.73	0.86
	E2	N0	23.50	39.67	38.10	9.65	15.67	85.50	0.69	3.09
		N1	42.00	47.67	36.83	7.57	21.67	60.50	0.39	0.19
	E3	N0	54.50	32.50	48.09	9.95	28.00	79.50	0.58	0.56
		N1	40.50	41.50	46.38	8.95	23.50	73.50	0.29	0.08
单株粒数 Number of seeds per plant	E1	N0	86.50	72.00	87.79	23.58	18.67	165.33	0.24	0.73
		N1	80.67	130.50	96.29	28.76	33.50	200.67	0.63	0.58
	E2	N0	56.00	92.00	91.28	25.35	36.00	231.50	1.20	5.40
		N1	111.00	117.00	88.43	19.70	43.50	162.33	0.58	1.22
	E3	N0	132.50	78.00	118.17	27.45	66.00	215.00	0.92	1.67
		N1	99.00	95.50	112.75	23.49	61.50	188.50	0.66	1.00
	E1	N0	13.32	16.70	16.90	4.79	3.59	30.91	0.29	0.40
		N1	13.28	27.51	18.77	5.69	6.80	40.33	0.78	1.25
	E2	N0	12.62	16.62	20.22	5.46	8.28	43.57	0.55	1.69
		N1	23.51	28.17	19.55	4.60	9.68	35.27	0.42	0.71
单株粒重 Seed weight per plant	E3	N0	22.60	14.27	23.88	6.12	10.47	45.54	0.59	0.77
		N1	16.86	20.41	24.10	5.76	11.57	46.62	0.64	1.07
	E1	N0	15.40	23.20	19.41	2.79	13.18	25.82	-0.37	-0.28
		N1	16.46	21.08	19.54	2.53	12.35	24.97	-0.37	0.18
	E2	N0	22.54	18.06	22.46	2.33	15.78	27.54	-0.65	0.20
		N1	21.18	24.08	22.15	2.60	13.32	28.07	-0.84	1.07
	E3	N0	17.06	18.29	20.32	2.90	13.42	28.71	0.14	0.13
		N1	17.03	21.37	21.44	2.74	15.02	28.76	0.16	-0.05

2.2 QTL 分析

由表 2 可知,在施氮和不施氮两种条件下,共检测到 71 个控制不同性状的 QTL。其中在正常施氮肥和不施氮肥条件下同时检测到 2 个株高 QTL、1 个主茎节数 QTL、1 个单株粒重 QTL 和 2 个百粒重 QTL,在不施氮肥条件下检测到 4 个株高 QTL、5 个主茎节数 QTL、3 个单株荚数 QTL、3 个单株粒数 QTL、7 个单株粒重 QTL、7 个百粒重 QTL,在施氮肥条件下有 18 个株高 QTL、5 个主茎节数 QTL、3 个单株荚数 QTL、3 个单株粒数 QTL、7 个单株粒重 QTL、6 个百粒重 QTL。

2.2.1 株高 检验到控制株高的 QTL 26 个,分别位于 A1、B1、B2、C1、C2、D1a、E、F、J、K、L、M、N、O 连锁群上, LOD 值为 2.593 0 ~ 7.896 4, 贡献率为 3.879 1% ~ 41.124 0%。其中不施氮条件下检测到

6 个 QTL, 分别为 *qPH-A1-1*、*qPH-B1-2*、*qPH-C1-1*、*qPH-F-1*、*qPH-J-1* 和 *qPH-L-1*, 且 *qPH-B1-2*、*qPH-C1-1*、*qPH-F-1* 和 *qPH-L-1* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qPH-A1-1* 和 *qPH-J-1* 的增效等位基因来源于合农 60。施氮条件下检测到 20 个 QTL, 分别为 *qPH-B1-2*、*qPH-B1-3*、*qPH-B2-1*、*qPH-B2-2*、*qPH-B2-3*、*qPH-C2-1*、*qPH-D1a-3*、*qPH-D1a-4*、*qPH-E-2*、*qPH-E-3*、*qPH-F-1*、*qPH-F-2*、*qPH-J-2*、*qPH-K-1*、*qPH-L-2*、*qPH-L-3*、*qPH-M-2*、*qPH-M-3*、*qPH-N-1*、*qPH-O-1*, 除了 *qPH-B2-3*、*qPH-C2-1*、*qPH-E-3*、*qPH-F-2*、*qPH-K-1*、*qPH-L-3*、*qPH-M-3* 和 *qPH-O-1* 的增效等位基因来源于合农 60, 其余 12 个增效等位基因来源于东农 L13。其中在同一种植地点不同施氮条件下共同检测到的 QTL 分别是 *qPH-B1-2* 和 *qPH-F-1*, 这 2 个 QTL 可能是氮素响应联系紧密的 QTL。

表 2 形态与产量相关性状 QTL
Table 2 QTL associated with morphdological and yield-related traits

性状 Traits	环境 Environment		QTL	标记区间 Marker interval	表性贡献率 PVE/%	LOD	加性效应 Additive effect	增效等位基因来源 Source of synergistic allele
株高 Plant height	N0	E3	<i>qPH-A1-1</i>	Sat_267 ~ Sat_374	8. 0977	3. 0864	- 6. 1186	合农 60
	N0	E1	<i>qPH-B1-2</i>	Satt583 ~ Satt359	7. 3740	2. 7713	9. 9156	东农 L13
	N1	E1	<i>qPH-B1-2</i>	Satt583 ~ Satt359	6. 2190	2. 6692	8. 7937	东农 L13
	N0	E2	<i>qPH-B1-2</i>	Satt583 ~ Sat_359	7. 3740	2. 7713	9. 9156	东农 L13
	N1	E2	<i>qPH-B1-3</i>	Satt197 ~ Sat_123	9. 8911	4. 1834	16. 4528	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-B1-3</i>	Satt197 ~ Sat_123	8. 9672	3. 1150	13. 7660	东农 L13
	N1	E1	<i>qPH-B2-1</i>	Satt474 ~ Sat_230	7. 2361	3. 1801	5. 6863	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-B2-2</i>	Satt168 ~ Sat_009	7. 3755	3. 5047	7. 9426	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-B2-3</i>	Sat_230 ~ Satt070	4. 0900	2. 8338	- 4. 4060	合农 60
	N0	E1	<i>qPH-C1-1</i>	Satt713 ~ Satt565	6. 5955	2. 5930	5. 0702	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-C2-1</i>	Satt316 ~ Satt277	12. 2538	7. 8964	- 7. 3337	合农 60
	N1	E1	<i>qPH-D1a-3</i>	Sat_413 ~ Sat_160	31. 8498	2. 7994	13. 4575	东农 L13
	N1	E2	<i>qPH-D1a-4</i>	Satt254 ~ Satt515	9. 8470	2. 6883	6. 6102	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-E-2</i>	Satt651 ~ Satt045	10. 0425	4. 9352	6. 8646	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-E-3</i>	Satt685 ~ Sat_136	11. 4316	5. 9532	- 11. 2642	合农 60
	N1	E1	<i>qPH-F-1</i>	Sat_417 ~ Sat_039	41. 1240	2. 8211	12. 5361	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-F-1</i>	Sat_417 ~ Sat_039	17. 4886	4. 3716	9. 2010	东农 L13
	N0	E3	<i>qPH-F-1</i>	Sat_417 ~ Sat_039	33. 1500	2. 8246	10. 9811	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-F-2</i>	Sat_240 ~ Satt030	5. 8086	3. 6848	- 9. 2343	合农 60
	N0	E3	<i>qPH-J-1</i>	Sat_255 ~ Sat_394	27. 1981	4. 4901	- 9. 758	合农 60
	N1	E3	<i>qPH-J-2</i>	Satt414 ~ Sat_255	6. 8836	3. 6218	5. 7026	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-K-1</i>	Sat_087 ~ Satt167	10. 2874	4. 2125	- 7. 2250	合农 60
	N0	E3	<i>qPH-L-1</i>	Sat_191 ~ Sat_405	6. 6970	2. 7026	5. 1759	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-L-2</i>	Satt373 ~ Satt313	3. 8791	2. 7116	4. 2719	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-L-3</i>	Satt448 ~ Satt182	4. 0325	2. 6411	- 4. 6204	合农 60
	N1	E1	<i>qPH-M-2</i>	Sat_389 ~ Satt210	6. 5658	2. 7114	5. 2662	东农 L13
	N1	E3	<i>qPH-M-2</i>	Sat_389 ~ Satt210	12. 0913	7. 1921	8. 0802	东农 L13
	N1	E2	<i>qPH-M-3</i>	Sat_226 ~ Satt536	11. 1731	4. 7921	- 6. 5051	合农 60
	N1	E3	<i>qPH-N-1</i>	Satt584 ~ Satt660	11. 9799	6. 1516	12. 5061	东农 L13
	N1	E1	<i>qPH-O-1</i>	Sat_341 ~ Satt479	11. 5265	3. 8844	- 6. 8136	合农 60
节数 Number of main stem node	N0	E1	<i>qNN-A1-1</i>	Satt174 ~ Satt545	9. 1776	3. 673	- 1. 2920	合农 60
	N1	E3	<i>qNN-B1-4</i>	Satt197 ~ Sat_123	7. 4719	2. 8862	1. 4781	东农 L13
	N1	E3	<i>qNN-B2-2</i>	Sat_230 ~ Satt070	13. 7754	4. 2000	- 0. 7911	合农 60
	N0	E1	<i>qNN-C2-3</i>	Satt376 ~ Satt307	7. 3960	3. 7586	0. 8218	东农 L13
	N0	E1	<i>qNN-C2-4</i>	Satt307 ~ Satt202	7. 8571	3. 3715	- 0. 7443	合农 60
	N1	E1	<i>qNN-D1a-2</i>	AZ302047 ~ satt402	7. 4518	3. 1220	- 0. 7559	合农 60
	N0	E3	<i>qNN-D1a-2</i>	AZ302047 ~ satt402	12. 5946	2. 7854	0. 7935	东农 L13
	N1	E3	<i>qNN-D1a-2</i>	AZ302047 ~ satt402	11. 6415	4. 5681	0. 7357	东农 L13
	N0	E1	<i>qNN-H-2</i>	Satt293 ~ Satt181	7. 6455	3. 9139	0. 6964	东农 L13
	N1	E1	<i>qNN-H-3</i>	Satt181 ~ Satt434	6. 0848	2. 5705	- 0. 7611	合农 60
	N1	E1	<i>qNN-L-1</i>	Satt373 ~ Satt313	8. 3921	2. 5316	0. 8334	东农 L13
	N0	E3	<i>qNN-L-2</i>	Sat_191 ~ Sat_405	8. 1403	2. 6898	- 0. 6947	合农 60
	N1	E1	<i>qNN-M-2</i>	Sat_226 ~ Satt536	15. 2039	4. 2901	- 1. 0704	合农 60

续表 2

性状 Traits	环境 Environment		QTL	标记区间 Marker interval	表性贡献率 PVE/%	LOD	加性效应 Additive effect	增效等位基因来源 Source of synergistic allele
单株荚数 Number of pods per plant	N1	E3	<i>qPNPP-B2-1</i>	Sat_009 ~ Satt474	7. 2062	3. 2781	2. 9987	东农 L13
	N1	E1	<i>qPNPP-D1a-4</i>	AZ302047 ~ Satt402	9. 1504	3. 6556	-3. 1755	合农 60
	N1	E3	<i>qPNPP-D1a-4</i>	AZ302047 ~ Satt402	14. 9420	5. 1225	3. 6182	东农 L13
	N0	E2	<i>qPNPP-G-3</i>	Satt352 ~ Satt564	10. 1213	4. 1063	-9. 6698	合农 60
	N0	E3	<i>qPNPP-G-4</i>	Satt688 ~ Sat_372	7. 9435	2. 7397	3. 2059	东农 L13
	N0	E1	<i>qPNPP-L-1</i>	Sat_405 ~ Sat_195	12. 8950	3. 2381	-3. 4401	合农 60
	N1	E1	<i>qPNPP-L-2</i>	Satt373 ~ Satt313	9. 5718	3. 5054	3. 3626	东农 L13
单株粒数 Number of seeds per plant	N1	E1	<i>qSNPP-C1-1</i>	Sat_367 ~ Sat_140	6. 7939	3. 1362	9. 2292	东农 L13
	N1	E1	<i>qSNPP-C2-3</i>	Satt376 ~ Satt307	8. 5306	2. 7986	-12. 8031	合农 60
	N0	E3	<i>qSNPP-C2-4</i>	Satt316 ~ Satt277	7. 2392	2. 5161	7. 4837	东农 L13
	N0	E2	<i>qSNPP-G-2</i>	Sat_117 ~ Satt352	18. 4876	4. 9562	-28. 5603	合农 60
	N0	E1	<i>qSNPP-L-2</i>	Sat_405 ~ Sat_195	16. 4538	3. 7609	-12. 1809	合农 60
单株粒重 Seed weight per plant	N0	E1	<i>qSWPP-B1-1</i>	BE806308 ~ Sat_272	5. 5184	2. 6598	-2. 4502	合农 60
	N0	E1	<i>qSWPP-B1-2</i>	Satt583 ~ Satt359	7. 5603	3. 6544	2. 4960	东农 L13
	N1	E3	<i>qSWPP-B2-2</i>	Satt474 ~ Sat_230	11. 1734	3. 8892	-2. 0496	合农 60
	N0	E1	<i>qSWPP-C1-2</i>	Satt713 ~ Satt565	7. 3231	3. 4175	1. 3395	东农 L13
	N1	E1	<i>qSWPP-C1-3</i>	Sat_367 ~ Sat_140	9. 3722	3. 2501	2. 1082	东农 L13
	N0	E1	<i>qSWPP-C2-3</i>	Satt202 ~ Satt371	5. 8947	2. 9237	-1. 3857	合农 60
	N1	E1	<i>qSWPP-D1a-2</i>	Satt147 ~ Sat_413	12. 2102	3. 2908	2. 2012	东农 L13
	N1	E3	<i>qSWPP-D1b-3</i>	Sat_096 ~ Sat_289	19. 2503	2. 5117	-3. 6984	合农 60
	N1	E2	<i>qSWPP-E-1</i>	Satt483 ~ Satt553	6. 7548	2. 5795	1. 2182	东农 L13
	N1	E1	<i>qSWPP-G-2</i>	Satt309 ~ Sat_210	13. 9761	4. 6309	-2. 3954	合农 60
	N0	E1	<i>qSWPP-H-2</i>	Satt293 ~ Satt181	8. 6228	4. 2457	1. 6020	东农 L13
	N1	E3	<i>qSWPP-H-2</i>	Satt293 ~ Satt181	7. 6021	3. 0718	1. 8093	东农 L13
	N0	E3	<i>qSWPP-J-1</i>	Satt596 ~ Satt414	7. 3848	2. 6555	-1. 6678	合农 60
	N1	E3	<i>qSWPP-J-2</i>	Sat_228 ~ Sat_065	7. 8580	3. 2641	1. 7583	东农 L13
	N0	E1	<i>qSWPP-L-3</i>	Sat_405 ~ Sat_195	27. 1059	9. 6451	-2. 9649	合农 60
	N0	E1	<i>qSWPP-N-1</i>	Satt237 ~ Sat_166	8. 1634	3. 8267	-3. 6842	合农 60
	N1	E2	<i>qHSW-A1-1</i>	Satt545 ~ Satt200	8. 5326	3. 0446	1. 2822	东农 L13
	N1	E3	<i>qHSW-A1-2</i>	Satt174 ~ Satt545	9. 7050	3. 4275	-1. 7066	合农 60
	N0	E1	<i>qHSW-B1-1</i>	Satt583 ~ Satt359	6. 4475	3. 1908	-0. 7764	合农 60
	N0	E1	<i>qHSW-C1-1</i>	Satt713 ~ Satt565	9. 5400	3. 8448	0. 9277	东农 L13
	N0	E1	<i>qHSW-C2-2</i>	Satt681 ~ Satt281	14. 4814	6. 5038	-1. 1629	合农 60
	N0	E1	<i>qHSW-D2-1</i>	Satt186 ~ Sat_333	5. 6633	2. 8005	-0. 8029	合农 60
	N0	E1	<i>qHSW-D2-2</i>	Sat_194 ~ Sat_001	6. 4062	3. 1646	0. 7889	东农 L13
	N1	E2	<i>qHSW-D2-2</i>	Sat_194 ~ Sat_001	13. 1881	6. 1163	1. 0681	东农 L13
	N1	E2	<i>qHSW-D1a-1</i>	Satt482 ~ Satt254	24. 3933	5. 8071	1. 4997	东农 L13
百粒重 100-seed weight	N0	E1	<i>qHSW-G-1</i>	AW734137 ~ Satt570	6. 8025	2. 5016	0. 8049	东农 L13
	N0	E1	<i>qHSW-G-2</i>	Satt564 ~ Sat_203	7. 5648	3. 6028	0. 9244	东农 L13
	N0	E1	<i>qHSW-I-1</i>	Sat_268 ~ Sat_170	10. 7998	3. 5747	1. 0273	东农 L13
	N1	E2	<i>qHSW-J-2</i>	Satt596 ~ Satt414	7. 2201	2. 5097	-0. 7012	合农 60
	N1	E2	<i>qHSW-L-2</i>	Satt373 ~ Satt313	10. 4083	4. 9746	-0. 8847	合农 60
	N1	E1	<i>qHSW-M-2</i>	Satt210 ~ Satt346	8. 8658	2. 8262	0. 8249	东农 L13
	N1	E1	<i>qHSW-M-3</i>	Sat_226 ~ Satt536	8. 3281	2. 6366	-0. 7369	合农 60
	N0	E2	<i>qHSW-M-3</i>	Sat_226 ~ Satt536	9. 0400	2. 5031	-0. 7089	合农 60

2.2.2 主茎节数 检验到控制主茎节数的 QTL 12 个,分别位于 A1、B1、B2、C2、D1a、H、L、M 连锁群上, LOD 值为 2.531 6 ~ 4.568 1, 贡献率为 6.084 8% ~ 15.203 9%。其中不施氮条件下检测到 6 个 QTL, 分别为 *qNN-A1-1*、*qNN-C2-3*、*qNN-C2-4*、*qNN-D1a-2*、*qNN-H-2* 和 *qNN-L-2*, *qNN-C2-3*、*qNN-D1a-2* 和 *qNN-H-2* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qNN-A1-1*、*qNN-C2-4* 和 *qNN-L-2* 的增效等位基因来源于合农 60。施氮条件下检测到 6 个 QTL, 分别为 *qNN-B1-4*、*qNN-B2-2*、*qNN-D1a-2*、*qNN-H-3*、*qNN-L-1* 和 *qNN-M-2*, *qNN-B1-4*、*qNN-D1a-2* 和 *qNN-L-1* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qNN-B2-2*、*qNN-H-3* 和 *qNN-M-2* 的增效等位基因来源于合农 60, 且 *qNN-D1a-2* 的增效等位基因重复来源于合农 60。其中在同一种植地点不同施氮条件下共同检测到的 QTL 是 *qNN-D1a-2*, 这个 QTL 可能是氮素响应联系紧密的 QTL。

2.2.3 单株荚数 检验到控制单株荚数的 QTL 6 个, 分别位于 B2、D1a、G、L 连锁群上, LOD 值为 2.739 7 ~ 5.122 5, 贡献率为 7.206 2% ~ 14.942%。其中不施氮条件下检测到 3 个 QTL, 分别为 *qPNPP-G-3*、*qPNPP-G-4* 和 *qPNPP-L-1*, *qPNPP-G-4* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qPNPP-G-3* 和 *qPNPP-L-1* 的增效等位基因来源于合农 60。施氮条件下检测到 3 个 QTL, 分别为 *qPNPP-B2-1*、*qPNPP-D1a-4* 和 *qPNPP-L-2*, *qPNPP-B2-1*、*qPNPP-D1a-4* 和 *qPNPP-L-2* 的增效等位基因来源于东农 L13, 且 *qPNPP-D1a-4* 的增效等位基因重复来源于合农 60。

2.2.4 单株粒数 检验到控制单株粒数的 QTL 5 个, 分别位于 C1、C2、G、L 连锁群上, LOD 值为 2.516 1 ~ 4.956 2, 贡献率为 6.793 9% ~ 18.487 6%。其中不施氮条件下检测到 3 个 QTL, 分别为 *qSNPP-C2-4*、*qSNPP-G-2* 和 *qSNPP-L-2*, *qSNPP-C2-4* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qSNPP-G-2* 和 *qSNPP-L-2* 的增效等位基因重复来源于合农 60。施氮条件下检测到 2 个 QTL, 分别为 *qSNPP-C1-1* 和 *qSNPP-C2-3*, *qSNPP-C1-1* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qSNPP-C2-3* 的增效等位基因重复来源于合农 60。

2.2.5 单株粒重 检验到控制单株粒重 QTL 15 个, 分别位于 B1、B2、C1、C2、D1a、D1b、E、G、H、J、L、N 连锁群上, LOD 值为 2.511 7 ~ 9.645 1, 贡献率为 5.518 4% ~ 27.105 9%。其中不施氮条件下检测到 8 个 QTL, 分别为 *qSWPP-B1-1*、*qSWPP-B1-2*、*qSWPP-C1-2*、*qSWPP-C2-3*、*qSWPP-H-2*、*qSWPP-J-1*、*qSWPP-L-3*、*qSWPP-N-1*, *qSWPP-B1-2*、*qSWPP-C1-2*

和 *qSWPP-H-2* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qSWPP-B1-1*、*qSWPP-C2-3*、*qSWPP-J-1*、*qSWPP-L-3* 和 *qSWPP-N-1* 的增效等位基因重复来源于合农 60。施氮条件下检测到 8 个, 分别为 *qSWPP-B2-2*、*qSWPP-C1-3*、*qSWPP-D1a-2*、*qSWPP-D1b-3*、*qSWPP-E-1*、*qSWPP-G-2*、*qSWPP-H-2* 和 *qSWPP-J-2*, *qSWPP-C1-3*、*qSWPP-D1a-2*、*qSWPP-E-1*、*qSWPP-H-2* 和 *qSWPP-J-2* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qSWPP-B2-2*、*qSWPP-D1b-3* 和 *qSWPP-G-2* 的增效等位基因重复来源于合农 60。其中在不同种植地点不同施氮条件下共同检测到的 QTL 是 *qSWPP-H-2*, 这个 QTL 可能是氮素响应联系紧密的 QTL。

2.2.6 百粒重 检验到控制百粒重 QTL 15 个, 分别位于 A1、B1、C1、C2、D2、D1a、G、I、J、L、M 连锁群上, LOD 值为 2.501 6 ~ 6.503 8, 贡献率为 5.663 3% ~ 24.393 3%。其中不施氮条件下检测到 9 个 QTL, 分别为 *qHSW-B1-1*、*qHSW-C1-1*、*qHSW-C2-2*、*qHSW-D2-1*、*qHSW-D2-2*、*qHSW-G-1*、*qHSW-G-2*、*qHSW-I-1*、*qHSW-M-3*, *qHSW-C1-1*、*qHSW-D2-2*、*qHSW-G-1*、*qHSW-G-2* 和 *qHSW-I-1* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qHSW-B1-1*、*qHSW-C2-2*、*qHSW-D2-1* 和 *qHSW-M-3* 的增效等位基因重复来源于合农 60。施氮条件下检测到 8 个, 分别为 *qHSW-A1-1*、*qHSW-A1-2*、*qHSW-D2-2*、*qHSW-D1a-1*、*qHSW-J-2*、*qHSW-L-2*、*qHSW-M-2*、*qHSW-M-3*, *qHSW-A1-1*、*qHSW-D2-2*、*qHSW-D1a-1* 和 *qHSW-M-2* 的增效等位基因来源于东农 L13, *qHSW-A1-2*、*qHSW-J-2*、*qHSW-L-2* 和 *qHSW-M-3* 的增效等位基因重复来源于合农 60。其中在不同种植地点不同施氮条件下共同检测到的 QTL 是 *qHSW-D2-2* 和 *qHSW-M-3*, 这 2 个 QTL 可能是氮素响应联系紧密的 QTL。

3 讨 论

以往的大豆重要农艺性状 QTL 分析一般在正常施肥条件下进行, 本研究从正常施氮肥和不施氮两方面对大豆重要农艺性状进行 QTL 分析。以往的大豆重要农艺性状 QTL 分析一般在正常施肥条件下进行, 本研究从正常施氮肥和不施氮两方面对大豆重要农艺性状进行 QTL 分析。结果表明, 在 71 个控制产量相关性状的 QTL 中, 有 2 个株高 QTL (*qPH-B1-2* 和 *qPH-F-1*)、1 个主茎节数 QTL (*qNN-D1a-2*)、1 个单株粒重的加性 QTL (*qSWPP-H-2*) 和 2 个百粒重 QTL (*qHSW-D2-2* 和 *qHSW-M-3*) 可在正常施氮肥和不施氮肥条件下同时检测到, 有 4 个株高 QTL、5 个主茎节数 QTL、3 个单株荚数 QTL、3 个单株粒数 QTL、7 个单株粒重 QTL、7 个百粒重 QTL 可

在不施氮肥条件下检测到,有 18 个株高 QTL、5 个主茎节数 QTL、3 个单株荚数 QTL、3 个单株粒数 QTL、7 个单株粒重 QTL、6 个百粒重 QTL 可在施氮肥条件下检测到,说明不同施氮肥条件下产量形成的遗传基础不同。因此,在进行分子设计育种时,应根据不同的施肥水平进行 QTL 优异等位基因性的组合。

为了更好的进行两种条件下重要农艺性状 QTL 定位结果的比较,将本研究与前人报道的 QTL 在公共遗传图谱(GmComposite 2003)上进行基因组位置的比较。结果表明有 10 个株高 QTL、11 个主茎节数 QTL、6 个单株荚数 QTL、1 个单株粒数 QTL、2 个单株粒重 QTL、6 个百粒重 QTL 与前人报道过的区域重合,有 14 个株高 QTL、6 个主茎节数 QTL、2 个单株荚数 QTL、4 个单株粒数 QTL、13 个单株粒重 QTL、4 个百粒重 QTL 为本研究中首次发现的 QTL。

4 结 论

研究通过比较两种施用氮肥条件下控制株高、节数、单株荚数、单株粒数、百粒重、单株粒重的 QTL,表明 26 个 QTL 位点是能稳定遗传的 QTL 位点,共定位到 45 个未与前人报道的 QTL 位置发生包含或重叠关系的位点,是本研究新定位到的调控大豆相关性状的新位点。研究结果也验证了在施氮和不施氮条件下能够定位到更多有效的 QTL,为分子辅助育种贡献力量。研究剖析了不同大豆氮肥生态类型的形成基础,同时为不同大豆氮肥生态型的构建提供了分子元件。

参考文献

[1] 丁洪,郭庆元. 氮肥对不同品种大豆氮积累和产量品质的影响[J]. 土壤通报, 1995, 26(1): 18-21. (Ding H, Guo Q Y, Nitrogen fertilizer on the influence of different varieties soybean nitrogen accumulation and production quality[J]. Chinese Journal of Soil Science, 1995, 26(1): 18-21.)

[2] 管宇,刘丽君,董守坤,等. 施氮对大豆植株氮素和蛋白质含量的影响[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(7): 1-4. (Guan Y, Liu L J, Dong S K, et al. Effect of nitrogen application on nitrogen content and protein content in soybean[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2009, 40(7): 1-4.)

[3] 贾珂珂,章建新,买苏提·买买提江. 施氮量对超高产大豆中黄 35 花荚形成及产量的影响[J]. 新疆农业大学学报, 2014, 37(4): 311-316. (Jia K K, Zhang J X, Maisuti M M T J. Effects of nitrogen fertilizer on formation of flowers and pods and

output of zhonghuang 35 super-high yield soybean[J]. Journal of Xinjiang Agricultural University, 2014, 37(4): 311-316.)

[4] 杜晶,李文霞,董全中,等. 大豆荚数垂直分布的遗传分析与 QTL 定位[J]. 大豆科学, 2019, 38(3): 360-370. (Du J, Li W X, Dong Q Z, et al. Genetic analysis and QTL mapping on vertical distribution of pod number in soybean[J]. Soybean Science, 2019, 38(3): 360-370.)

[5] 李灿东,蒋洪蔚,张闻博,等. 大豆荚粒相关性状的 QTL 分析[J]. 分子植物育种, 2008, 6(6): 1091-1100. (Li C, Jiang H W, Zhang W B, et al. QTL analysis of seed and pod traits in soybean[J]. Molecular Plant Breeding, 2008, 6(6):1091-1100.)

[6] 杨玉花,白志元,张瑞军,等. 大豆单株荚数 QTL 定位及整合[J]. 华北农学报, 2019, 34(4): 90-95. (Yang Y H, Bai Z Y, Zhang R J, et al. QTL mapping and integration for pod number per plant in soybean[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2019, 34(4): 90 -95.)

[7] 姚丹,王丕武,张君,等. 大豆主要产量性状 QTL 定位分析[J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(3): 41-46. (Yao D, Wang P W, Zhang J, et al. A QTL mapping analysis of main yield traits in soybean[J]. Journal of South China Agricultural University, 2014, 35(3): 41-46.)

[8] Liu Y, Li Y, Reif J, et al. Identification of quantitative traitloci underlying plant height and seed weight in soybean[J]. Plant Genome, 2013, 6(3): 841-856.

[9] Wang W, Li X, Chen S, et al. Using presence/absence variation markers to identify the QTL/allele system that confers the small seed trait in wild soybean (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) [J]. Euphytica, 2015, 208(1): 1-11.

[10] 陈强,闫龙,冯燕,等. 大豆百粒重 QTL 定位及多样性评价[J]. 中国农业科学, 2016, 49(9):1646-1656. (Chen Q, Yan L, Feng Y, et al. Identify QTL associated with soybean 100-seed weight using recombinant inbred lines and determine QTL diversity within nature population[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(9):1646-1656.)

[11] 袁宝祺.大豆产量相关性状的 QTL 分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018. (Yuan B Q. QTL mapping of important yield traits in soybean population[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018.)

[12] 于博. 大豆株型有关性状的 QTL 定位分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2014. (Yu B. Mapping QTL for some plant type related traits in soybean[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2018.)

[13] 位艳丽. 大豆农艺和品质性状遗传模型分析与 QTL 定位[D]. 郑州: 河南农业大学, 2011. (Wei Y L. Genetic model analysis and QTL mapping of agronomic and quality traits in soybean[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2011.)

[14] Ning H, Yuan J, Dong Q, et al. Identification of QTLs related to the vertical distribution and seed-set of pod number in soybean [*Glycine max* (L.) Merri] [J]. PLoS One, 2018, 13(4): e0195830.