

大豆荚数性状相关 QTL 的加性、上位性及 QE 互作效应分析

杨喆^{1,2} 孙亚男¹ 齐照明¹ 辛大伟¹ 蒋洪蔚³ 何琳³ 栾怀海³

刘春燕³ 钟鹏² 刘丽君² 胡国华³ 陈庆山^{1*} **王凤义¹**

(1. 东北农业大学 农学院, 哈尔滨 150030; 2. 黑龙江省农业科学院 大豆研究所, 哈尔滨 150086;

3. 黑龙江省农垦育种中心, 哈尔滨 150090)

摘要 本研究利用 Charleston×东农 594 得到的 147 个 $F_{2,14}$ - $F_{2,19}$ 重组自交系群体, 对 11 个环境条件下大豆荚数性状相关 QTL 的加性、上位性及其与环境互作效应进行了分析。在 6 年 11 个不同遗传背景条件下的多环境联合分析中定位了 11 个 QTL 具有加性效应, 其加性(A)贡献率和 AE 互作贡献率都是微效的。联合分析同时定位到 20 对 QTL 具有上位效应, 并发现上位 QTL 的 2 种作用模式, 一种是同一连锁群上 2 个 QTL 间的上位性互作, 另一种是不同连锁群上 2 个 QTL 间的上位性互作。鉴定出 9 个具有加性效应的 QTL 能在多个环境条件下被检测到, 17 对具有上位性效应的 QTL 能在多个环境条件下被检测到, 部分 QTL 的上位性效应解释的表型变异大于 5%。这些在不同环境或不同遗传背景下检测到的 QTL, 可作为大豆荚数相关性状改良的候选标记, 用于分子标记辅助选择或图位克隆。

关键词 大豆; 荚数性状; 加性; 上位性; QE 互作效应

中图分类号 S 52; S 565.1

文章编号 1007-4333(2013)03-0001-13

文献标志码 A

Analysis of additive effect, epistatic and QE interaction effect for QTL of pod number traits in soybean

YANG Zhe^{1,2}, SUN Ya-nan¹, QI Zhao-ming¹, XIN Da-wei¹, JIANG Hong-wei³, HE Lin³,

LUAN Huai-hai³, LIU Chun-yan³, ZHONG Peng², LIU Li-jun², HU Guo-hua³,

CHEN Qing-shan^{1*}, **WANG Feng-yi¹**

(1. Agronomy College, Northeast Agriculture University, Harbin 150030, China;

(2. Soybean Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China;

(3. Land Reclamation Research and Breeding Center of Heilongjiang Province, Harbin 150090, China)

Abstract The objective of this research is to identify QTL with additive effect and epistatic effect, and analyze the effects of additive QTL by environment (AE) interactions and epistatic QTL by environment (AAE) interactions in eleven environments over six years. The population of $F_{2,14}$ - $F_{2,19}$ Recombination Inbred Lines (RILs), derived from the cross between Charleston and DongNong594, was used to construct the linkage groups with Simple Sequence Repeat (SSR) markers in present study. 11 additive effect QTLs (A) were identified in the conjoint analysis of 11 environments, the phenotypic variation explanations for these additive QTLs were more microefficient than that of the main effect in these additive QTLs. 20 pairs of epistatic QTLs (AA) were also identified, two patterns were found

收稿日期: 2012-10-17

基金项目: 农业行业科技项目(200903003); “十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAD35B06-1); 现代农业产业体系项目(CARS-04-02A); 黑龙江省普通高等学校新世纪优秀人才培养计划项目(1252-NCET-004)

第一作者: 杨喆, 助理研究员, 博士研究生, 主要从事大豆遗传育种与生物技术研究, E-mail: yz78100@163.com

通讯作者: 陈庆山, 教授, 博士生导师, 主要从事大豆遗传育种与生物技术研究, E-mail: qshch@sohu.com

between the epistatic QTLs, one was two epistatic QTLs interacted on the same linkage group, another was two epistatic QTLs located on different linkage groups interacted each other. Nine additive QTLs and 17 pairs of epistatic QTLs could be identified among multiple environments at the same time. More than 5% of the phenotypic variation could be explained by parts of the epistatic QTLs. Therefore, the QTLs identified among different environments or different background can be used as the candidate makers for the improvement of the pod number traits in soybean in marker assisted selection (MAS) or mapping clone.

Key words soybean; QTL; pod number traits; additive effect; epistatic effect; QE interaction effect

大豆是最重要的农作物之一,提高大豆产量是大豆育种专家进行大豆遗传改良的核心内容^[1-2]。过去大豆单产的提高主要是通过品种间杂交的常规方法实现的^[3],而利用分子标记辅助选择(Marker assisted selection, MAS)方法是目前除常规育种方法外进行大豆性状改良最为有效的育种方法之一,它可以加速遗传改良进程,并极大地提高育种效率^[4-5]。利用 MAS 不仅可以对单基因控制的性状进行选择,也可以对多基因控制的性状进行选择^[6-9]。随着越来越多的控制作物重要农艺性状的基因被定位或分离,研究者发现并鉴定了一批与抗性、品质和产量相关的基因或 QTL,找到了一些与之紧密连锁的分子标记,为 MAS 育种奠定了坚实的理论基础并提供了有利工具^[10-15]。

大豆的荚数性状是重要的产量相关性状^[16-19],目前对大豆荚数性状的 QTL 定位研究已经取得明显进展^[20-26]。大豆荚数性状是多基因控制的数量性状,对环境条件变化敏感,因此在分子标记辅助育种过程中,除了要分析基因的主效作用外,对基因间的互作、基因与环境的互作等因素也必须分析。在以前的研究中,环境对 QTL 定位的影响虽有分析结果^[21,23,25],但是由于环境较少,导致对遗传效应的分析不够准确;而且在 QTL 定位研究中,特别是在多个环境下进行 QTL 位点的加性和上位性效应分析,对准确分析控制大豆不同性状的 QTL 效应是非常必要的^[26-28]。研究加性效应和上位性效应的方法很多^[29-31],已经有具有显著上位效应的大豆株高和产量 QTL 被定位^[32-33]。刘春燕等已经定位了荚数相关性状的主效 QTL,但是没有关于控制大豆荚数相关性状的加性、上位性效应 QTL 及其与环境互作的报道^[26]。混合线性模型的 QTL 分析软件的开发和应用弥补了 QTL 定位分析中环境效应估计的不足,为获得更加稳定和准确的 QTL 提供了有利的工具^[34-38]。

本研究利用 2006—2011 年连续 6 年 2 点种植

的 147 个 $F_{2,14}$ - $F_{2,19}$ 重组自交系群体(Recombinant inbred line, RIL),分析大豆荚数相关性状 QTL 的加性和上位性效应,并对其与环境互作效应进行分析,深入研究 QTL 与环境的互作关系,发掘多个环境下稳定表达的 QTL,为从荚数相关性状的选择角度制定大豆高产育种策略奠定分子基础,实现 MAS 在育种中准确性和高效性的特点。

1 材料与方法

1.1 植物材料

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(♂)及由二者杂交后获得的 147 个 $F_{2,14}$ - $F_{2,19}$ 代重组自交系。

1.2 试验设计

于 2006—2011 年连续 6 年在东北农业大学香坊试验站和红兴隆农场科研所试验站种植。行长 5 m,垄宽 65 cm。2006—2007 年 2 次重复,2008—2011 年 3 次重复,随机区组设计,管理同一般大田^[39]。

1.3 表型数据记录

在每行中间按照标号顺序取 5 个单株进行表型数据考察,数据分析和记录方法同一般大豆材料^[40]。所记录性状为:一粒荚数、二粒荚数,三粒荚数,四粒荚数、单株荚数和单数粒重,共 6 个性状的表型数据。

1.4 SSR 分析

DNA 提取采用 CTAB 方法^[41],SSR 引物合成和 SSR 分析参照 Cregan 等的方法^[42],PCR 扩增反应以及扩增产物电泳参照 Trigizano 等的方法^[43]。

1.5 数据统计分析

大豆连锁遗传图谱由陈庆山等绘制^[44]。利用 SPSS 17.0 进行表型数据的正态分布检验、方差分析和荚数性状的相关分析。将不同年份和不同地点组合作为环境因子处理,利用 QTLMAPER V1.6 遗传分析软件采用单环境分析和多环境联合分析 2

种分析策略对 6 个大豆荚数性状的主效 QTL、加性 QTL 和上位 QTL 进行定位以及其与环境互作效应进行分析。为确定显著 QTL,以 $P < 0.005$ 和 $LOD > 1.0$ 为阈值来判断 QTL 的存在。“一致性 QTL”检测是根据 Tuberosa 等的标准,即在不同环境中检测到相同性状的 QTL,标记区间相同或置信区间重叠(距离 < 20 cM),则被认定是同一 QTL^[45-46]。

2 结果与分析

2.1 RIL 群体表型数据分析

从表 1 的统计分析结果可以看出,RIL 群体荚

数性状中一粒荚数在 9 个环境中表型差异达到显著水平,二粒荚数在 5 个环境中表型差异达到显著水平;三粒荚数在 1 个环境中表型差异达到显著水平;四粒荚数在所有 11 个环境中的表型差异都达到显著水平;单株粒重在 4 个环境中表型差异达到显著水平;单株荚数在 3 个环境中表型差异达到显著水平,说明 6 个荚数性状在这 11 个环境中表型变异是非常丰富的。同时 RIL 群体表现较强的超亲效应,可见群体内部的个体变异较大,能够筛选出优良的资源材料。6 个性状的峰度和偏度值多介于 0 和 1 之间,从整体看这 6 个性状的表型数据都符合近似

表 1 RIL 群体在 11 个环境下荚数性状表型数据统计分析

Table 1 Statistical analysis for pod number traits of RIL population in multiple environments

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parents		重组自交系 RIL			
		Charleston	东农 594 Dongnong594	平均值 Mean	方差 Variance	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
一粒荚数 NOP	E1**	4.3	4.9	5.0	5.3	1.5	3.6
	E2**	4.8	3.4	3.8	2.2	0.9	0.3
	E3	3.1	5.3	3.0	2.4	0.6	0.2
	E4*	5.8	6.3	5.5	4.5	0.4	0.6
	E5**	1.4	3.6	1.9	1.3	1.3	1.7
	E6**	4.2	2.1	3.0	2.9	2.1	8.1
	E7**	2.3	5.5	6.3	6.4	1.2	2.1
	E8**	7.1	5.4	6.2	5.1	1.2	3.3
	E9**	4.4	1.3	3.9	4.3	1.2	1.8
	EE10	9.9	6.1	5.7	4.7	0.5	0.1
	E11**	3.4	3.4	3.5	2.0	0.7	0.5
二粒荚数 NTP	E1**	13.1	15.9	14.7	34.6	3.4	24.9
	E2	14.3	7.1	11.7	11.0	0.4	0
	E3	16.8	12.9	11.5	12.4	0.3	-0.2
	E4	7.4	10.2	10.6	8.8	0.4	0.6
	E5**	4.5	10.9	6.2	6.7	0.8	0.3
	E6**	10.5	6.7	7.1	8.5	1.6	3.4
	E7	8.9	13.7	14.1	17.3	0.7	1.3
	E8**	16.6	13.2	16.4	25.5	1.3	2.8
	E9**	10.3	3.8	10.5	19.4	1.0	1.1
	E10	15.0	10.9	12.9	13.1	0.3	0.7
	E11	7.7	7.6	10.9	8.7	0.2	0.4

续表

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parents		重组自交系 RIL			
		Charleston	东农 594 Dongnong594	平均值 Mean	方差 Variance	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
三粒荚数 NThP	E1	24.4	26.5	17.9	31.9	0.4	0.3
	E2	14.5	9.4	15.7	26.3	0.4	-0.3
	E3	20.8	18.7	21.0	34.4	0.5	-0.1
	E4	10.1	12.3	12.6	17.0	0.4	-0.1
	E5	10.6	20.0	12.6	14.6	0.3	-0.5
	E6	10.8	8.5	8.5	7.5	0.3	-0.3
	E7	7.1	13.3	16.8	26.3	0.3	-0.1
	E8	25.1	17.0	20.1	29.8	0.7	3.2
	E9**	10.7	5.8	14.3	28.5	1.1	2.4
	E10	15.5	9.7	14.9	17.2	0.2	0.5
	E11	13.0	8.8	16.2	22.7	0.7	2.1
四粒荚数 NFP	E1**	7.3	5.2	2.2	4.6	1.3	1.5
	E2**	2.7	0.1	2.3	4.1	1.2	1.3
	E3**	2.8	0.6	2.7	5.1	1.3	2.4
	E4**	0	0	1.6	1.4	1.1	1.0
	E5**	3.7	6.9	2.1	3.8	1.0	0.2
	E6**	1.3	2.1	1.2	1.3	1.4	2.0
	E7**	1.5	3.7	1.9	2.7	1.2	1.6
	E8**	4.1	3.5	2.7	4.2	0.8	0.9
	E9**	1.5	2.6	2.2	4.3	1.1	0.9
	E10**	2.4	2.4	1.8	2.3	1.2	1.6
	E11**	2.1	1.2	2.3	3.0	1.0	0.8
单株荚数 NPPP	E1**	49.1	52.5	39.7	126.1	1.4	7.3
	E2	36.3	20.0	33.3	72.0	0.2	-0.4
	E3	43.5	37.5	38.0	58.4	0.1	0.3
	E4	23.3	28.8	30.2	59.7	0.1	-0.5
	E5	20.2	41.4	22.6	40.4	0.1	-0.6
	E6**	26.8	19.4	19.7	32.7	0.9	1.3
	E7	19.8	36.2	39.0	80.9	0.1	0.1
	E8	52.9	39.1	45.4	109.5	0.7	4.0
	E9*	26.9	13.5	30.9	103.3	0.8	1.2
	E10	42.8	29.1	35.2	60.7	-0.3	0.6
	E11	26.2	21.0	32.7	55.8	-0.1	0.7

续表

性状 Trait	环境 Environment	亲本 Parents		重组自交系 RIL			
		Charleston	东农 594 Dongnong594	平均值 Mean	方差 Variance	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
单株粒重 SWPP	E1	25.4	27.0	14.6	15.1	0.5	1.5
	E2	16.2	9.6	12.8	10.9	0.2	0
	E3	18.0	19.9	14.2	8.9	0.2	0.6
	E4	16.2	16.8	12.9	7.6	0.1	0.4
	E5*	2.0	6.5	4.5	5.5	0.5	0.2
	E6**	6.6	7.7	7.5	21.8	2.1	4.5
	E7	6.5	14.3	12.9	10.6	0.4	0
	E8*	23.6	23.5	19.1	18.2	0.8	3.0
	E9	10.1	7.6	11.4	10.5	0.1	-0.4
	E10	16.9	12.5	15.7	14.3	-0.3	0.4
	E11*	7.2	5.9	8.6	6.8	1.0	4.0

注:环境编号 E1-E11 分别代表环境 2006 哈尔滨、2006 红兴隆、2007 哈尔滨、2007 红兴隆、2008 哈尔滨、2008 红兴隆、2009 哈尔滨、2009 红兴隆、2010 哈尔滨、2010 红兴隆和 2011 哈尔滨。一粒荚数 NOP, number of one-seed pod; 二粒荚数 NTP, number of two-seed pod; 三粒荚数 NThP, number of three-seed pod; 四粒荚数 NFP, number of four-seed pod; 单株粒重 SWPP, seed weight per plant; 单株荚数 NPPP, number of pod per plant。**:表明 $P < 0.001$ 水平 RIL 群体内差异极显著; *:表明 $P < 0.05$ 水平 RIL 群体内差异显著。

Note: Environmental codes E1-E11 representative the environments named 2006 Harbin, 2006 HongXinglong, 2007 Harbin, 2007 HongXinglong, 2008 Harbin, 2008 HongXinglong, 2009 Harbin, 2009 HongXinglong, 2010 Harbin, 2010 HongXinglong, 2011 Harbin, respectively. NOP, number of one-seed pod; NTP, number of two-seed pod; NThP, number of three-seed pod; NFP, number of four-seed pod; SWPP, seed weight per plant; NPPP, number of pod per plant。**: indicates extremely significant difference at level of $P < 0.001$ in RIL population; *: indicates significant difference at level of $P < 0.05$ in RIL population.

正态连续分布的数量遗传模式。

2.2 RIL 群体荚数性状相关性分析

对 6 个大豆荚数性状分析结果(表 2)表明,不同环境条件下单株荚数和单株粒重分别与一粒、二粒、三粒和四粒等 4 个荚数性状的相关性存在着差异。从总体上看,在 2006 年 2 个环境中单株荚数和单株粒重与 4 个荚数性状呈极显著正相关;在 2007 年哈尔滨这 2 个性状与四粒荚数没有相关性,而与其他 3 个荚数性状呈极显著正相关,在 2007 年红兴隆二者与四粒荚数没有相关性,单株荚数与其他 3 个荚数性状呈极显著正相关,单株粒重与一粒荚数呈显著相关,与二粒荚数和三粒荚数没有相关性;在 2008 年红兴隆单株粒重与三粒荚数呈极显著正相关,与其他 3 个荚数性状没有相关性,单株荚数与 4 个荚数性状呈极显著正相关,在 2008 年哈尔滨 2 个性状与 4 个荚数性状呈极显著正相关;单株荚数在 2009 年 2 个环境都与四粒荚数没有相关性,与其他 3 个荚数性状呈极显著正相关,而单株粒重则只在

2009 年哈尔滨与四粒荚数没有相关性,与其他 3 个荚数性状在 2 个环境都呈极显著正相关;单株荚数和单株粒重在 2010 年 2 个环境和 2011 年 1 个环境与其他 4 个荚数性状都呈极显著正相关。

综合以上分析可知,一粒、二粒、三粒和四粒荚数与单株荚数和单株粒重在除 2007 和 2008 年红兴隆 2 个环境与单株粒重相关性不显著外(在 2007 年与一粒荚数显著正相关,2008 年与三粒荚数极显著正相关),在其他年份和地点均呈极显著正相关,说明这些性状间关系受环境影响较小,而其他性状在年际间和环境间的相关性不一致,说明这些性状间关系受环境影响较大。

2.3 RIL 群体荚数性状相关 QTL 的加性效应及其与环境互作效应分析

运用 QTLMAPER V1.6 分析 11 个环境条件下 6 个荚数性状数据,共检测到 11 个加性 QTL,其中有 5 个性状的加性 QTL 与环境存在显著互作效应(表 3)。其中与二粒荚数连锁的加性 QTL 有 4 个

表2 多环境条件下大豆荚数性状相关性分析

Table 2 Correlation analysis for pod number traits of soybean among multiple environments

年份 Year	性状 Trait	哈尔滨 HRB					红兴隆 HXL					
		NOP	NTP	NThP	NFP	SWPP	NOP	NTP	NThP	NFP	NPPP	SWPP
2006	NOP	1					1					
	NTP	0.43**	1				0.49**	1				
	NThP	0.09	0.47**	1			-0.01	0.52**	1			
	NFP	0.07	-0.04	0.20*	1		0.22**	-0.02	0.23**	1		
	NPPP	0.48**	0.84**	0.81**	0.29**	1	0.41**	0.79**	0.86**	0.41**	1	
	SWPP	0.38**	0.55**	0.76**	0.37**	0.82**	0.25**	0.61**	0.79**	0.48**	0.88**	1
2007	NOP	1					1					
	NTP	0.64**	1				0.68**	1				
	NThP	-0.24**	0.29**	1			0.26**	0.64**	1			
	NFP	-0.30**	-0.47**	-0.04	1		-0.17*	-0.18*	0.13	1		
	NPPP	0.23**	0.67**	0.84**	-0.01	1	0.65**	0.88**	0.87**	0.11	1	
	SWPP	0.30**	0.51**	0.51**	0.16	0.73**	0.17*	0.13	0.11	-0.05	0.15	1
2008	NOP	1					1					
	NTP	0.70**	1				0.69**	1				
	NThP	0.13	0.38**	1			-0.06	0.34**	1			
	NFP	0.11	-0.03	0.07	1		0.01	-0.01	0.16	1		
	NPPP	0.58**	0.75**	0.80**	0.35**	1	0.62**	0.87**	0.66**	0.27**	1	
	SWPP	0.43**	0.45**	0.40**	0.36**	0.61**	-0.10	0.02	0.28**	0.10	0.13	1
2009	NOP	1					1					
	NTP	0.26**	1				0.57**	1				
	NThP	0.02	0.53**	1			0.15	0.57**	1			
	NFP	0.06	0.01	0.02	1		-0.08	-0.14	0.05	1		
	NPPP	0.41**	0.81**	0.84**	0.09	1	0.55**	0.87**	0.84**	0.13	1	
	SWPP	0.18*	0.36**	0.43**	0.12	0.48**	0.28**	0.39**	0.47**	0.18*	0.53**	1
2010	NOP	1					1					
	NTP	0.78**	1				0.70**	1				
	NThP	0.37**	0.64**	1			0.09	0.38**	1			
	NFP	-0.12	-0.28**	0.04	1		-0.09	-0.10	0.08	1		
	NPPP	0.69**	0.88**	0.88**	-0.06	1	0.64**	0.84**	0.75**	0.17*	1	
	SWPP	0.40**	0.55**	0.69**	0.13	0.77**	0.41**	0.55**	0.52**	0.33**	0.71**	1

续表

年份 Year	性状 T trait	哈尔滨 HRB					红兴隆 HXL						
		NOP	NTP	NThP	NFP	NPPP	SWPP	NOP	NTP	NThP	NFP	NPPP	SWPP
2011	NOP	1											
	NTP	0.61**	1										
	NThP	0.08	0.42**	1									
	NFP	-0.04	-0.07	0.13	1								
	NPPP	0.47**	0.763**	0.85**	0.29**	1							
	SWPP	0.23**	0.43**	0.49**	0.27**	0.60**	1						

注：一粒荚数 NOP, number of one-seed pod; 二粒荚数 NTP, number of two-seed pod; 三粒荚数 NThP, number of three-seed pod; 四粒荚数 NFP, number of four-seed pod; 单株粒重 SWPP, seed weight per plant; 单株荚数 NPPP, number of pod per plant. * 表示在 $P=0.05$ 水平达到显著相关性; ** 表示在 $P=0.01$ 水平达到极显著相关性。

Note: * indicates the correlation is significant at the 0.05 level; ** indicates the correlation is significant at the 0.01 level. NOP, number of one-seed pod; NTP, number of two-seed pod; NThP, number of three-seed pod; NFP, number of four-seed pod; SWPP, seed weight per plant; NPPP, number of pod per plant.

表3 RIL 群体荚数性状加性 QTL 及其与环境互作效应

Table 3 Additive QTL by environment interactions for pod number traits in RIL population

性状 T trait	QTL	环境 Environment	标记区间 Marker interval	位置 position(cM)	加性效应 A	显著 AE 互作效应	显著加性 QTL	
							贡献率 $R^2_{AE}/\%$	AE 互作贡献率 $R^2_{AE}/\%$
二粒荚数 NTP	QNTPA1-1	E2, E7	Sat_087-Satt200	51.8	0.41	-0.06, -0.01	0.68	0.27
	QNTPC2-1*	E8	Sat_092-Satt460	126.5	-0.34	-0.46	0.49	0.32
	QNTPD1a-1	E1, E10, E11	Satt203-Satt198	236.4	-0.12	-1.43, 0.77, 0.96	0.51	2.50
三粒荚数 NThP	QNTPD1a-2*	E1	Satt273-Satt502	264.1	-0.55	-0.55	1.27	0.73
	QNThPD1a-1*	E3, E9	Satt220-Sat_112	146.5	0.49	1.04, -0.01	0.67	0.76
四粒荚数 NFP	QNFPA1-1*	E5, E8	Sct_067-Satt545	12.0	0.28	0.31, -1.13	2.23	1.34
	QNFPA1-2*	E7, E10, E11	Satt390-Satt218	212.8	0.25	0.99, -0.24, -1.05	1.78	1.08
单株荚数 NPPP	QNFPB1-1*	E5, E6, E10	Sat_113-Satt521	129.7	-0.30	0.45, 0.02, 0.01	2.49	1.87
	QNFPF-1	E5, E7	Satt252-Satt269	10.0	-0.27	-0.23, -0.01	2.01	0.54
单株粒重 SWPP	QNPPPO-1	E1, E8, E9	Satt331-Satt173	0.0	0.06	-1.02, 2.04	0.87	2.58
	QSWPPF-1*	E5, E8	Satt252-Satt269	2.0	-0.24	2.98, -2.11, -1.46	0.69	1.73

注：* 为单环境分析中检测到的主效 QTL。

Note: * indicates the main effect QTL identified in single environment mapping of QTLMAPER.

(QNTPA1-1、QNTPC2-1、QNTPD1a-1 和 QNTPD1a-2), QNTPA1-1 和 QNTPD1a-1 分别在 2 个和 3 个环境发生显著互作, AE 互作贡献率分别为 0.27% 和 2.50%; QNTPC2-1 和 QNTPD1a-2 都是在单环境分析中也检测到的 QTL, 分别与 1 个环境发生显著互作, AE 互作贡献率分别为 0.32% 和 0.73%, 这 2 个加性 QTL 的主效贡献率分别为 7.51% 和 11.10% (数据未列出)。与三粒荚数连锁的加性 QTL 为 QNThPD1a-1, 与 2 个环境发生显著互作, AE 互作贡献率为 0.76%, 单个环境分析中主效贡献率为 14.31%。与四粒荚数连锁的加性 QTL 有 4 个, 有 3 个在单个环境分析中被检测到, 分别与 1 个、1 个和 3 个环境发生显著互作, AE 互作贡献率分别为 1.34%、1.08% 和 1.875%, 在单个环境分析中主效贡献率分别为 14.92%、9.88% 和 11.96%; QNFPPF-1 与 2 个环境发生显著互作, AE 互作贡献率为 0.54%。与单株粒重连锁的加性 QTL 为 QSWPPF-1, 在单个环境分析中也被检测到, 与 2 个环境发生显著互作, AE 互作贡献率为 2.58%, 其主效贡献率为 19.79% 和 30.22%。与单株荚数连锁的加性 QTL 为 QNPPPO-1, 与 3 个环境发生显著互作, AE 互作贡献率为 1.73%。

2.4 RIL 群体荚数性状相关 QTL 的上位效应及其与环境互作效应分析

运用 QTLMAPER V1.6 分析 11 个环境 6 个荚数性状数据, 共检测到 20 对上位 QTL, 其中有 4 个性状的上位 QTL 与环境存在显著互作效应(表 4)。

其中属于同一连锁群上 2 个 QTL 互作模式的上位 QTL 有 5 对, QNOPC2-1-QNOPC2-2、QNOPD1a-1-QNOPD1a-2、QNTPC2-1-QNTPC2-2、QNFPA1-1-QNFPA1-2 和 QNFPA1-3-QNFPA1-4, 分别与一、二和四粒荚数相连锁, 分布于 A1、C2 和 D1a 连锁群上, 分别与 3、4、4、3 和 2 个环境发生显著互作, AAE 互作对表型变异的贡献率分别为 1.06%、1.53%、2.41%、1.31% 和 0.54%。属于不同连锁群上 2 个 QTL 互作模式的上位 QTL 有 15 对, 分别与一、二和四粒荚数及单株粒重相连锁, 分布于 A1、A2、B1、B2、C1、C2、D1a、D1b、F、G、H、I、J、M、N 和 O 连锁群上, 与之发生显著互作的环境个数范围是 1~4 个, AAE 互作对表型变异的贡献率范围是 0.21%~2.57%。有 1 对上位 QTL 为 QNTPD1a-1-QNTPD1b-2, 与二粒荚数相连锁, 与 3 个环境发生显著互作, 其上位效应贡献率为 17.96%,

而其 AAE 互作贡献率则为 1.39%, 上位效应贡献率远远大于 AAE 互作贡献率, 这就表明对这个性状而言除主效应外, 上位效应也是影响其表型遗传变异的重要因素。另外有 2 对上位 QTL, QNOPC2-1-QNOPC2-2 和 QNFPC2-2-QNFPC2-2, 分别与一粒和四粒荚数, 其 AA 贡献率分别为 6.29% 和 7.97%, 而其 AAE 互作贡献率分别为 1.06% 和 0.21%, 表明 QTL 的上位性效应以及上位性和环境互作效应也应给予重视。

3 讨论

3.1 大豆荚数性状的相关性研究

大豆一、二、三、四粒荚数、单株荚数和单株粒重等农艺性状都是重要的产量构成因子, 对产量影响较大, 易受环境条件影响。周延清等认为四粒荚数与单株粒重之间存在负相关^[47], 但是本研究的结果表明四粒荚数与单株粒重之间存在极显著正相关, 与之相反, 说明不同环境条件对四粒荚数与产量的关系影响较大; 在不同环境下的研究结果表明, 一、二、三粒荚数与单株荚数存在显著正相关, 而四粒荚数则表现负相关^[23,48,57], 本研究结果表明单株荚数与一、二、三、四粒荚数存在极显著正相关, 说明这 4 个荚数性状都是与产量密切相关的性状。从本研究得到的 11 个环境下 6 个大豆荚数相关性状分析结果看, 单株粒数和单株荚数与一、二、三、四粒荚数的相关性在不同环境下比较稳定, 受环境条件影响较小; 而其他性状之间的相关性不稳定, 受环境条件影响较大, 与前人的研究结果相一致^[23,48,57]。

3.2 QTL 与环境互作对 QTL 定位及其加性效应的影响

很多研究证明数量性状重要遗传组分包括 QTL 与环境互作效应以及 QTL 之间互作的上位效应^[32,49], 而上位性作为数量性状重要的遗传基础这一研究结果在很多研究中已经被验证^[35,50-51], 而同时分析多个环境下的数据, 能增大 QTL 的检测强度, 准确估计 QTL 的位置和效应^[52]。在多种环境中检测到的 QTL 可能比那些表现出更高效应值但是只能在一种环境中检测到的 QTL 更实用, 这样的 QTL 在转移到新的遗传背景或在不同的环境条件下评价时更稳定^[53]。本研究通过单环境分析在 11 个环境下共定位了 34 个主效 QTL (数据未列出), 分布于 A1、B1、C2、D1a、D1b、D2、F、H、I、J 和

表 4 RIL 群体中荚数性状上位性 QTL 及其与环境互作效应
Table 4 Epistatic QTL by environment interactions for pod number traits in RIL population

性状 Trait	QTL	标记区间 Marker interval	QTL	标记区间 Marker interval	环境 Environment	上位性效应 AA	显著 AAE 互作效应	显著上位性 QTL AAE 互作贡献率 贡献率 R_A^2 / %	R_{AE}^2 / %
一粒荚数 NOP	QNOPAI-1	Satt200-Satt164	QNOPG-1	Satt199-Satt505	E8, E10	0.20	-0.09, 0.50	0.71	0.88
	QNOPAI-2	Satt449-Satt155	QNOPI-1	Satt440-Sct_189	E1, E10	0.18	0.29, 0.28	0.56	0.82
	QNOPC2-1	Sat_092-Satt460	QNOPC2-2	Satt134-Satt289	E1, E4, E7	0.61	-1.23, 0.42, 0.51	6.29	1.06
	QNOPDIa-1*	Satt373-Sat_062	QNOPDIa-2	Satt370-Satt383	E1, E7, E8, E9	0.19	0.55, -0.45, 0.40, -0.70	0.63	1.53
	QNTPC2-1	Satt460-Satt202	QNTPC2-2	Satt289-Satt277	E3, E5, E6, E8	0.94	0.19, -0.78, -0.79, 1.47	3.39	2.41
	QNTPC2-3	Sat_120-Sat_103	QNTPDIb-1	Satt274-Satt459	E7, E9	-0.68	-0.69, -0.70	1.75	1.07
二粒荚数 NTP	QNTPDIa-1	Satt203-Satt198	QNTPDIb-2	Satt271-Satt274	E1, E3, E6	-2.17	-0.60, -0.15, 0.14	17.96	1.39
	QNFPAI-1*	Sct_067-Satt545	QNFPAI-2	Satt164-Satt042	E1, E6, E8	-0.34	0.33, 0.04, -0.12	2.95	1.31
	QNFPAI-3	Satt200-Satt164	QNFPAI-4	Satt300-Satt522	E3, E5	-0.36	0.13, -0.15	3.35	0.54
	QNFPAI-5	Satt270-Satt390	QNFPC2-1	Satt372-Satt076	E4, E11	0.28	-0.08, 0.12	2.09	0.95
	QNFPAI-6*	Satt390-Satt218	QNFPDIb-1	Satt266-Satt157	E2, E6, E8, E10	-0.43	0.29, -0.01, -0.13, -0.22	4.85	2.57
	QNFPA2-1	Satt468-Satt327	QNFPI-1	Satt457-Satt244	E3, E5, E8	-0.33	0.06, 0.03, -0.35	2.75	0.78
四粒荚数 NFP	QNFPC1-1	Satt195-Sat_042	QNFPH-1	Satt330-Satt292	E4	0.17	-0.01	0.73	0.72
	QNFPC2-1	Satt372-Satt076	QNFPH-1	Sat_117-Satt191	E1, E6, E9, E10	-578.17	-0.41, 0.15, 0.28, 0.18	0.00	0.34
	QNFPC2-2	Satt134-Satt289	QNFPM-1	Satt273-Satt502	E5	-0.56	0.00	7.97	0.21
	QNFPAIa-2	Sat_124-Sat_084	QNFPI-2	Satt244-Satt431	E1, E8, E11	-0.27	0.33, -0.36, -0.15	1.83	1.88
	QNFPAIb-2	Satt271-Satt274	QNFPM-1	Satt196-Satt150	E2, E5	-0.22	0.25, -0.12	1.29	1.22
	QNFPI-1	Satt252-Satt269	QNFPO-1	Satt173-Satt581	E2, E6, E9	-0.19	0.33, -0.08, -0.16	0.92	1.12
单粒粒重 SWPP	QNFPI-3	Satt414-Satt380	QNFPI-1	Satt445-Satt257	E4	0.12	0.27	0.00	0.93
	QSWPPDIb-1	Satt459-Sat_069	QSWPPG-1	Satt288-Satt012	E2, E6, E10, E11	0.62	0.71, 0.99, -0.94, -0.82	1.38	1.78

注：* 为单环境分析中检测到的主效 QTL。黑体加粗的字体表示位于同一连锁群上发生互作的主效 QTL。
Note: * indicates the main effect QTL identified in single environment mapping of QTLMAPER. Boldface letters indicated epistatic QTL interacted on the same linkage group.

N连锁群,对表型变异的贡献率范围是5.62%~30.22%。研究发现在同一标记区间内存在与多个性状连锁的QTL^[23,26,28],共有6个标记区间存在这个现象,即Satt413-Sat_086存在与一粒荚数QTL和二粒荚数QTL,Satt373-Sat_062存在一粒荚数QTL和单株粒重QTL,Satt229-Sat_099存在二粒荚数QTL,Satt198-Satt273存在二粒荚数QTL和单株荚数QTL,Sat_099-Sat_113存在三粒荚数QTL和单株荚数QTL,Sat_092-Satt460存在二粒荚数QTL、三粒荚数QTL,这样的结果可能是由“一因多效”的原因造成的,但是具体还需要更深入的研究来论证。又如在B1连锁群上的标记区间Sat_099-Sat_113定位了1个三粒荚数主效QTL,位置80.8 cM,贡献率为7.04%,这与刘春燕等^[26]定位的三粒荚数QTL相同,它的位置为91.7 cM,贡献率为9.18%,二者仍为同一QTL。另外,根据研究结果得出与四粒荚数连锁的主效QTL中,QNFPA1-2、QNFPA1-4和QNFPA1-5为同一QTL并位于标记区间Satt390-Satt218,QNFPA1-1和QNFPA1-3为同一QTL并位于标记区Sct_067-Satt545,QNFPB1-1和QNFPB1-2为同一QTL并位于标记区间Sat_113-Satt521,QNFPP-1和QNFPF-2为同一QTL并位于标记区间Satt269-GMRUBP;与单株粒重连锁的主效QTL中,QSWPPF-1和QSWPPF-2为同一QTL并位于标记区间Satt252-Satt269,这些主效QTL都能够在2个或2个以上环境中稳定表达并被重复检测到,与其他的研究中也得到可以在不同环境中检测到相同QTL的研究结果相一致^[22-23],这些在不同环境和不同遗传背景下多次被验证的,可以作为改良大豆荚粒相关性状的MAS的候选QTL。

基因与环境互作是影响植物表型性状的重要因素之一,导致遗传群体的同一性状在不同环境条件下表现出明显差异。因此,在不同环境下检测同一遗传群体的控制同一性状的QTL结果不尽相同^[54]。虽然控制植物许多性状的QTL对环境表现敏感,但是不同性状的QTL稳定性不同,遗传力高的性状在不同环境中更容易被检测到^[55]。正如Du等对大豆单株粒重和水分胁迫QTLs定位研究结果一样^[56],QTL与环境互作对QTL稳定性的影响很大,所得到的QTL在各个环境中都可以检测到。本研究对大豆6个荚数性状进行11个环境联合分析,共定位了11个加性QTL,分布于A1、B1、C2、

D1a、F和O连锁群,与以前的研究相一致^[22-23,26,57]。与二粒荚数、三粒荚数、四粒荚数、单株荚数和单株粒重相连锁的加性QTL可以在多个环境中被检测到,同时又分别与这些环境发生显著互作,这些加性QTL不论是加性贡献率还是AE互作贡献率都没有超过3%,是非常微效的。但是与环境互作的QTL,往往受环境的影响较大,稳定性较差,很难在不同的环境中同时被检测到,而本研究的结果并不是这样,其原因可能是上述加性QTL在单环境定位分析中都是属于贡献率较高的主效QTL,虽然与环境发生互作但还是可以在不同环境中被检测到,同时由于QTL与环境存在较强的互作关系,从而影响QTL在不同环境中的检测结果^[58]。对于这些既能在多环境下被定位到同时又与环境存在显著互作的QTL,是否能成为分子标记辅助选择或图位克隆的候选染色体区段,关键在于它们与环境之间的互作是否是有利的,因此如何利用这些QTL将是今后研究的重点^[59]。QTL成簇存在的现象是普遍存在的,这在大豆QTL定位研究中是常见的^[22-23,26,57],在本研究中QNFPF-1和QSWPPF-1位于F连锁群的标记区间Satt252-Satt269上,从在连锁群的位置看可以确定为同一QTL位点,与四粒荚数和单株粒重2个性状相连锁,这个结果与Mansur等发现与大豆多个农艺性状相关的QTL在连锁群上成簇存在相一致,其原因是由于各性状具有较高的遗传力或这些性状间具有较大的遗传相关性,可能是一个上位基因作用的结果,也可能是控制某些性状的基因排列紧密,而在后代却表现单个位点分离,使得该位点的遗传效应较大^[60]。Moncada等^[61]认为这种与多个性状有关的特定区域,可能存在连锁或上位效应,有必要研究QTL的上位性作用,确定上位性作用对基因表达的影响。

3.3 QTL上位效应及环境对上位QTL定位的影响

复杂性状的基因表达存在上位性作用在QTL定位研究中已经得到验证^[62-63]。而且一些研究表明,在一个作图群体中的上位性效应能够解释较大的表型变异^[64-65]。大豆荚数性状是由少数主效基因和微效多基因控制的数量性状,尽管一系列的主效和微效多基因已经被定位到大豆20个连锁群中的大部分,但是关于上位性存在的证据和重要性的研究却很少。前人关于大豆荚数性状QTL定位忽略了上位性效应的原因一方面是研究群体世代较低或者QTL定位分析方法不能检测到上位性的存在,

另一方面是统计方法限制了上位性的分析。上位 QTL 互作分析能够检测到上位 QTL 自身对相关性状没有直接作用,但是与另外一个控制该性状的其他 QTL 产生上位互作后能够对该性状有显著影响^[66]。而忽略上位性 QTL 互作则导致遗传方差的低估和单个 QTL 效应的高估^[64]。这种忽略还直接影响分子辅助选择(MAS)的遗传响应,特别是在高代群体个体选择中影响更为显著^[67]。在大豆胞囊线虫研究中发现,忽略连锁群 J 上的 SCN 连锁 QTL 上位性效应导致利用 MAS 方法分析 SCN 高代群体个体抗性消失,而早代群体后代则拥有抗性^[68]。本研究在 11 个环境下共定位了 20 对上位 QTL,发现上位 QTL 的 2 种作用模式与谭巍巍等^[59] 研究结果相似,说明在分析 QTL 间上位互作又分析环境因素对这些上位 QTL 的影响,是对大豆荚数性状 QTL 定位研究的有益补充。存在于标记区间 Satt200-Satt164、Satt372-Satt076、Satt134-Satt289 和 Satt271-Satt274 的上位 QTL,与一粒荚数、二粒荚数和四粒荚数相连锁,位于 A1、C2 和 D1b 连锁群,根据在连锁群的位置可以确定为同一上位 QTL(数据未列出),这个结果也与 Mansur 等研究的 QTL 成簇存在的结果相一致^[58]。在上位 QTL 间互作及上位 QTL 与环境间的互作也发现了几种互作模式,其中 3 对上位 QTL 的上位贡献率都大于其 AAE 互作贡献率,这就表明对与这些上位 QTL 连锁的性状而言除了主效应外上位效应也是影响其表型遗传变异的重要因素,而环境效应的影响是微效的;其他 17 对上位 QTL 不论是 AA 贡献率还是 AAE 贡献率都是非常微效的,对表型变异的影响是非常小的,但是这些效应又是客观存在的,应该予以充分的研究和重视。而且 QNOPD1a-1、QNFP1a-1 和 QNFP1a-6 是 3 个具有主效应的上位 QTL,它们不仅在单环境主效 QTL 定位中可以检测到而且在 11 个环境联合分析定位中也可以被检测到,它们可以和其他上位 QTL 发生上位互作,3 个上位 QTL 与其他上位 QTL 之间互作对表型变异的贡献率分别为 0.63%、2.95% 和 4.85%,它们的 AAE 互作贡献率分别为 1.53%、1.31% 和 2.57%;3 个上位 QTL 的主效贡献率分别为 13.32%、14.92% 和 9.88%,都要大于它们的 AA 贡献率和 AAE 互作贡献率。因此主效应还是影响表型变异的最主要因素,部分上位性 QTL 对表型贡献率也较大,同时环境条件对主效和上位性 QTL

的表型贡献率也有影响。因此,在分子标记辅助育种中应充分估计上位性效应与环境效应对 MAS 的影响,使被选的材料具有更高的准确性,从而达到 MAS 高效性和准确性的目的。

3.4 环境稳定型 QTL 与 MAS

不同环境中对 QTL 评价的新的育种策略对发掘 MAS 的潜力是非常必要的^[69-70],这些评价包括主效应、加性效应和上位效应及其与环境互作效应分析,因为育种者总是选择基因型稳定的材料进行育种研究。同时对 QTL 的正确评价和精确定位为 MAS 奠定了基础,这样育种者就可以根据所定位的 QTL 制定合适的育种策略,以利用 MAS 的高效性、精确性和针对性。所以为了加快育种进程和提高育种效率进行多环境联合 QTL 定位研究是非常必要的。

参 考 文 献

- [1] Richards R A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(Suppl 1):447-458
- [2] 崔世友,吴娟娟,陈厚存. 作物品种改良的回顾与展望[J]. *长江大学学报:自然科学版*, 2011, 8(7):229-233
- [3] Specht J E, Hume D J, Kumudini S V. Soybean yield potential—a genetic and physiological perspective[J]. *Crop Science*, 1999, 39(6):1560-1570
- [4] 张芳,谢皓,陈学珍. 大豆分子标记辅助育种研究进展[J]. *北京农学院学报*, 2010, 25(2):74-77
- [5] 陈欢,张文英,樊龙江. 作物育种方法研究进展与展望[J]. *科技通报*, 2011, 27(1):61-65
- [6] Stuber C W. Mapping and manipulating quantitative traits in maize[J]. *Trends in Genetics*, 1995, 11(12):477-481
- [7] Yoshimura S, Yoshimura A, Iwata N, et al. Tagging and combining bacterial blight resistance genes in rice using RAPD and RFLP markers[J]. *Molecular Breeding*, 1995, 1(4):375-387
- [8] Chen S, Lin X H, Xu C G, et al. Improvement of bacterial blight resistance of Minghui63, an elite restorer line of hybrid rice, by molecular marker-assisted selection[J]. *Crop Science*, 2000, 40(1):239-244
- [9] Eathington S R, Crosbie T M, Edwards M D, et al. Molecular markers in a commercial breeding program[J]. *Crop Science*, 2007, 47(Suppl 3):154-163
- [10] 董娜,王清连,张金宝,等. 棉花 QTL 定位及 MAS 育种进展与展望[J]. *广东农业科学*, 2009(6):23-27
- [11] 何冉,关荣霞,刘章雄,等. 用分离群体中的残余杂合系定位大豆 C1 连锁群的分枝数 qBN-c1-1 位点[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(4):1152-1157

- [12] 王丽丽,魏鹏,刘志勇,等.利用分子标记辅助选育大白菜核基因雄性不育系[J].分子植物育种,2010,8(2):312-318
- [13] 王竹林,王艺彬,刘联正,等.小麦抗白粉病基因 Pm4 的分子标记辅助育种研究[J].麦类作物学报,2011,31(5):819-823
- [14] 蒋锋,刘鹏飞,王汉宁,等.玉米穗高系数的遗传分析与 QTL 定位研究[J].中国农业大学学报,2011,16(4):9-15
- [15] 刘艳,王逸超,樊继伟,等.分子标记辅助选择 Xa2 基因在选育抗白叶枯病水稻新品系中的应用[J].浙江农业学报,2011,23(2):248-251
- [16] 童继平,韩傲男,王胜军,等.作物数量性状研究进展[J].生物技术进展,2011,1(2):98-104
- [17] Orf J H, and Chase K. Genetics of soybean agronomic traits. I. Comparison of three related recombinant inbred populations [J]. Crop Science, 1999, 39(6): 1642-1651
- [18] Sun D S, Li W B, Zhang Z C, et al. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of Soybean (*Glycine max* L Merr)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112(4): 665-673
- [19] Teng W, Han Y, Du Y, et al. QTL analyses of seed weight during the development of soybean (*Glycine max* L Merr)[J]. Heredity, 2009, 102(4): 372-380
- [20] 黄中文.利用重组自交系群体研究大豆产量与生物量动态特征、茎叶性状间的关系和产量相关性状的 QTL 分析[D].南京:南京农业大学,2008
- [21] 王贤智.大豆产量相关性状的遗传与稳定性分析及 QTL 定位研究[D].北京:中国农业科学院,2008
- [22] 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
- [23] 周蓉,陈海峰,王贤智,等.大豆产量和产量构成因子及倒伏性的 QTL 分析[J].作物学报,2009,35(5):821-830
- [24] Palomeque L, Liu L J, Li W B, et al. QTL in mega-environments:II. Agronomic trait QTL co-localized with seed yield QTL detected in a population derived from a cross of high-yielding adapted \times highyielding exotic soybean lines[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119(3): 429-436
- [25] Palomeque L, Liu L J, Li W B, et al. Validation of mega-environment universal and specific QTL associated with seed yield and agronomic traits in soybeans [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(5): 997-1003
- [26] 刘春燕,齐照明,韩冬伟,等.大豆产量相关性状的多年多点 QTL 分析[J].东北农业大学学报,2010,41(11):1-9
- [27] 李文滨,赵雪.2009 年大豆分子标记及辅助选择育种研究进展[J].东北农业大学学报,2010,41(1):139-148
- [28] 单大鹏,刘春燕,蒋洪蔚,等.两种方法定位 5 个地点大豆蛋白质含量 QTL[J].中国油料作物学报,2011,33(1):9-14
- [29] Kao C H and Zeng Z B. Multiple interval mapping for quantitative trait loci[J]. Genetics, 1999, 152(3): 1203-1216
- [30] Piepho H P. A mixed-model approach to mapping quantitative trait loci in barley on the basis of multiple environment data [J]. Genetics, 2000, 156(4): 2043-2050
- [31] Yi N, Xu S Z, Allison D B. Bayesian model choice and search strategies for mapping interacting quantitative trait Loci [J]. Genetics, 2003, 165(2): 867-883
- [32] Lark K G, Chase K, Adler F R, et al. Interactions between quantitative trait loci in soybean in which trait variation at one locus is conditional upon a specific allele at another [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 1995, 92(10): 4656-4660
- [33] Orf J H, Chase K. Genetics of soybean agronomic traits. II. Interactions between yield quantitative trait loci in soybean [J]. Crop Science, 1999b, 39: 1652-1656
- [34] Zhu J. General genetic models and new analysis methods for quantitative traits [J]. Journal of Zhejiang Agriculture University, 1994, 20(6): 551-559
- [35] 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(7/8): 1255-1264
- [36] Li H, Ye G, Wang J. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. Genetics, 2007, 175(1): 361-374
- [37] Li H, Z Li, J Wang. Inclusive composite interval mapping (ICIM) for digenic epistasis of quantitative traits in biparental populations [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 116(2): 243-260
- [38] Wang D L, Zhu J, Li Z K, et al. QTLMAPERV1. 6 [M]. Hangzhou: Zhejiang University, 1999
- [39] 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
- [40] Sun Y N, Pan J B, Shi X L, et al. Multi-environment mapping and meta-analysis of 100-seed weight in soybean [J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(10): 9435-9443
- [41] Doyle J J, Doyle J L. Isolation of plant DNA from fresh tissue [J]. Focus, 1990, 12: 13-15
- [42] Cregan P B, Jarvik T, Bush A L. An integrated genetic linkage map of the soybean genome [J]. Crop Science, 1999, 39(5): 1464-1490
- [43] Trigizano R N, Caetano-Anolles G. Laboratory exercises on DNA amplification fingerprinting for evaluating the molecular diversity of horticultural species [J]. Hort Technology, 1998, 8(3): 413-423
- [44] 陈庆山,张忠臣,刘春燕,等.应用 Charleston \times 东农 594 重组自交系群体构建 SSR 大豆遗传图谱 [J]. 中国农业科学, 2005, 38(7): 1312-1316
- [45] Tuberosa R, Salvi S, Sanguineti M C, et al. Mapping QTL regulating morpho-physiological traits and yield: case studies, shortcomings and perspectives in drought-stress maize [J]. Annual Botany, 2002, 89(7): 941-963
- [46] Voorrips R E. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs [J]. The Journal of Heredity, 2002, 93(1): 77-78
- [47] 周延清,陈晓虹,苑保军,等.株粒重构成因素对大豆高产育种

- 的作用研究[J]. 河南师范大学学报:自然科学版,2000,8(1):58-61
- [48] 周新安,王贤智,蔡淑平,等. 大豆重组自交系群体三、四粒荚变异及其与产量的关系[J]. 中国油料作物学报,2005,27(4):22-25
- [49] Li Z K, Pinson S R M, Park W D, et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L)[J]. Genetics, 1997, 145(2):453-465
- [50] Li Z K, Luo L J, Mei H W, et al. Over-dominant epistatic loci are the primary genetic basis of in-breeding depression and heterosis in rice I. Biomass and grain yield[J]. Genetics, 2001, 158(4):1737-1753
- [51] Cao G Q, Zhu J, He C X, et al. Impact of epistasis and QTL × environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103(1):153-160
- [52] Jansen R C, Van Ooijen J M, Stam P. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91(1):33-37
- [53] Fulton T M, Beck B T, Emmatty D, et al. QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(5/6):881-894
- [54] Zhuang J Y, Lin H X, Lu J. Analysis of QTL × environment interaction for yield components and plant height in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(5/6):799-808
- [55] Huang N, Angeles E R, Doming J. Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: Marker-assisted selection using RFLP and PCR[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(3):313-320
- [56] Du W J, Wang M, Fu S X, et al. Mapping QTLs for seed yield and drought susceptibility index in soybean (*Glycine max* L) across different environments [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2009, 36(12):721-731
- [57] 王贤智, 张晓娟, 周蓉, 等. 大豆重组自交系群体荚粒性状的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2007, 33(3):441-448
- [58] Tanksley S D, Ahn N, Causse M. RFLP mapping of the rice genome[C]// Proceeding of Second International Rice Genetics Symposium. Rice Genetics II. Los Banos, Laguna; International Rice Research Institute, 1991:435-442
- [59] 谭巍巍, 王阳, 李永祥, 等. 不同环境下多个玉米穗部性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2011, 44(2):233-244
- [60] Mansur L M, Orf J H, Lark K G, et al. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological, and seed trait of Soybean (*Glycine max* L Merr) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 86(8):907-913
- [61] Moncada P, Martinez C P, Borrero J, et al. Quantitative trait loci for yield and yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an unland environment[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 102(1):41-52
- [62] Ohno Y, Tanase H, Nabika T, et al. Selective genotyping with epistasis can be utilized for a major quantitative trait locus mapping in hypertension in rats[J]. Genetics, 2000, 155(2):785-792
- [63] Yang D L, Jing R, Chang X P, et al. Identification of quantitative trait loci and environmental interactions for accumulation and remobilization of water-soluble carbohydrates in wheat (*Triticum aestivum* L) stems [J]. Genetics, 2007, 176(1):571-584
- [64] Carlborg O, Haley C S. Epistasis: too often neglected in complex trait studies[J]. Nature Reviews Genetics, 2004, 5(8):618-625
- [65] Malmberg R L, Mauricio R. QTL-based evidence for the role of epistasis in evolution[J]. Genetics Res, 2005, 86(2):89-95
- [66] Purcell S, Sham P C. Epistasis in quantitative trait locus linkage analysis: Interaction or main effect [J]. Behavior Genetics, 2004, 34(2):143-152
- [67] Liu P, Zhu J, Lu Y. Marker-assisted selection in segregating generations of self-fertilizing crops[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(2):370-376
- [68] Glover K D, Wang D, Arelli P R, et al. Near isogenic lines confirm a soybean cyst nematode resistance gene from PI 88788 on linkage group J[J]. Crop Science, 2004, 44(3):936-941
- [69] Liu G F, Yang J, Xu H M, et al. Influence of epistasis and QTL × environment interaction on heading date of rice (*Oryza sativa* L)[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2007, 34(7):608-615
- [70] Liu P Y, Zhu J, Lu Y. Impacts of QTL × environment interactions on genetic response to Marker-Assisted Selection [J]. Acta Genetica Sinica, 2006, 33(1):63-71