

大豆产量有关性状 QTL 的检测

黄中文^{1,3}, 赵团结¹, 喻德跃¹, 陈受宜², 盖钧镒¹

(¹国家大豆改良中心/南京农业大学大豆研究所/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095; ²中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101; ³河南科技学院农学系, 河南新乡 453003)

摘要:【目的】研究大豆产量和生物量、叶面积指数、冠层以及产量构成因素间的相关性, 定位控制这些性状的 QTL。【方法】以地理和遗传来源均有较大差异的北方亲本科丰 1 号和南方亲本南农 1138-2 所衍生的 184 个重组自交家系 2 年有重复的田间试验结果进行产量有关性状的 QTL 分析。【结果】(1) 产量与地上部生物量、叶面积指数、根重、冠层宽和高等均有极显著正相关, 相关系数 0.5~0.7。(2) 地上部生物量检测到 7 个 QTL, 贡献率 6.2%~21.1%, 其中 2 年重复检出 1 个(*qSBO-1*); 根重 8 个 QTL, 贡献率 5.2%~20.1%, 重复检出 1 个(*qRTBI-1*)。 (3) 开花期叶面积指数 5 个 QTL, 贡献率 6.4%~17.2%; 结荚期叶面积指数 5 个 QTL, 贡献率 7.3%~26.2%, 重复检出 1 个(*qLAIR3A2*); 冠层宽 4 个 QTL, 贡献率 6.3%~13.1%, 重复检出 1 个(*qCWD1b-2*); 冠层高 11 个 QTL, 贡献率 5.2%~9.2%, 重复检出 4 个(*qCHH-1*、*qCHO-1*、*qCHO-2*和*qCHO-3*)。 (4) 百粒重 6 个, 荚粒数 2 个, 荚数 1 个 QTL, 贡献率 6.9%~15.7%; 分枝荚数 5 个, 主茎荚数 3 个 QTL, 贡献率 6.3%~11.1%; 主茎节数 8 个 QTL, 有效分枝数 3 个 QTL, 贡献率 4.7%~15.2%。(5) 根重和地上部生物量各有 1 个, R1(始花期)和 R3(始荚期)叶面积指数各有 2 个, 冠层宽和高各有 2 个, 产量与荚数各有 1 个, 百粒重和分枝荚数各有 1 个, 荚粒数和主茎节数各有 1 个, 分枝荚数与有效分枝数各有 1 个共享的 QTL。【结论】大豆产量有关的 13 个性状共检测到 68 个 QTL; 年份间有重复检出的, 但不多, 其表达较大程度上与环境有关; 尽管性状间普遍有相关、有共享的 QTL, 但不多, 各有其遗传体系; 产量有关性状中很少有贡献率大的主效 QTL, 产量育种要考虑多数基因聚合的技术。

关键词: 大豆; 产量; 生物量; 叶部性状; 产量组分; 相关; QTL 定位

Detection of QTLs of Yield Related Traits in Soybean

HUANG Zhong-wen^{1,3}, ZHAO Tuan-jie¹, YU De-yue¹, CHEN Shou-yi², GAI Jun-yi

(¹National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement/Soybean Research Institute, Nanjing Agricultural University/National Center for Soybean Improvement, Nanjing 210095; ²Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; ³Department of Agronomy, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, Henan)

Abstract: 【Objective】 The present study was aimed to reveal the correlation between yield and biomass, leaf area and yield components, and to detect and map the QTLs of the yield-related traits. 【Method】 The 184 recombinant inbred lines derived from a cross between geographically and genetically distant parents, Kefeng 1 from northern China and Nannong 1138-2 from southern China, were tested in two years and then analyzed for detecting and mapping QTLs of the traits related to yield. 【Result】 A very significant positive correlation was observed between yield and above ground biomass, leaf area index, root weight, canopy width and canopy height with *r* values of 0.5-0.7. Seven QTLs of above ground biomass were mapped with contribution rate of 6.2%-21.1% and one QTL (*qSBO-1*) repeatedly detected in both years while eight QTLs of root weight mapped with contribution rate of 5.2%-20.1% and one QTL (*qRTBI-1*) repeatedly detected. Five QTLs of R1 leaf area index were mapped with contribution rate of 6.4%-17.2% while five QTLs of R3 leaf area index mapped with contribution rate of 7.3%-26.2% and one QTL (*qLAIR3A2*)

收稿日期: 2008-12-15; 接受日期: 2009-08-27

基金项目: 国家高技术研究发展计划(“863”计划)项目(2006AA100104)、国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目(2006CB101708, 2009CB118404)、国家自然科学基金项目(30490250)、教育部高等学校创新引智计划项目(B08025)、农业部公益性行业专项(200803060)

作者简介: 黄中文(1971—), 男, 河南潢川人, 副教授, 博士研究生, 研究方向为大豆遗传育种。E-mail: nauhuang@yahoo.com.cn。通信作者盖钧镒(1936—), 男, 江苏无锡人, 院士, 研究方向为作物遗传育种。Tel: 025-84395405; E-mail: sri@njau.edu.cn

repeatedly detected. Four QTLs of canopy width were mapped with contribution rate of 6.3%-13.1% and one QTL (*qCWD1b-2*) repeatedly detected while 11 QTLs of canopy height mapped with contribution rate of 5.2%-9.2% and four QTLs repeatedly detected. Six, two and one QTL of 100-seed weight, number of seeds per pod and number of pods per plant, respectively, were mapped with their contribution rate of 6.9%-15.7%. Five and three QTLs of number of pods on branches and number of pods on main stem, respectively, were mapped with their contribution rate of 6.3%-11.1%. Eight and three QTLs of number of nodes on main stem and effective number of branches, respectively, were mapped with their contribution rate of 4.7%-15.2%. There was one QTL shared by above ground biomass and root weight, two QTLs shared by R1 and R3 leaf area index, two QTLs by canopy width and height, one by yield and number of pods per plant, one by 100-seed weight and number of pods on branches, one by number of seeds per pod and number of nodes on main stem, and one by number of pods on branches and effective number of branches. **【Conclusion】** A total of 68 QTLs were mapped for 13 yield-related traits. Among them, only a small part was repeatedly detected in both years, implied their expression depended on years or environmental conditions. Although significant correlations existed among the traits extensively, only a small part of the QTLs was shared between the traits, which indicted different gene systems for various traits. There were few QTLs with large contribution found in the yield-related traits, thus breeding technology for pyramiding multiple genes should be considered for yield improvement.

Key words: soybean; yield; biomass; leaf trait; yield component; correlation; QTL mapping

0 引言

【研究意义】大豆是世界上重要的粮油和经济作物,是人类植物蛋白和植物油的主要来源。由于大豆籽粒中含有多种微量生物活性成分,大豆食品及以大豆为原料的保健品在国际上日益受到欢迎,世界对大豆的需求日益增加^[1]。目前大豆和其他高产作物相比,相对产量偏低,提高大豆产量潜力是大豆育种的重要任务。产量是一个综合性状,受多个形态、生理以及农艺性状的影响^[2]。一个品种的优劣决定于其如何整合各种优异性状,最终表现为高产。利用分子标记遗传图谱,定位控制产量相关性状的 QTL,为利用分子标记改良大豆产量潜力提供了有力手段。**【前人研究进展】**产量构成因素可以从两方面解析,一是产量由生物量与收获指数组成;二是产量由单位面积株数、单株荚数、每荚粒数、百粒重组成。两方面均可作进一步解析而衍生出与其相关的性状,最后均与群体光合和根、茎、叶生长及物质积累有关。根据以往研究报告,根重与产量极显著相关,R1(始花期)和 R5(始粒期)期生物量与产量具极显著的关系,收获期生物量与产量具稳定的正相关^[3-8]。叶面积指数是一个动态发育过程,一般在结荚期达到最大^[9],关于叶面积指数与产量的相关研究,结果不尽一致,有正相关^[9]或负相关^[10]的报道,说明叶面积指数要保持适当水平,过大或过小均不利于产量提高。大豆产量与单株粒数、每荚粒数、主茎节数、生育期、单株荚数呈极显著正相关^[2,11-12]。李莹等^[13]研究认为,百粒重、单株粒重与产量呈极显著正相关。关于大豆产量及产量

构成因子 QTL 的定位研究,国内外已经有一些报道^[14-17]。Mian 等^[18]和 Mansur 等^[19]报道了冠层高和冠层宽的 QTL 定位。王宏林等^[20]报道了根重 QTL 定位。据 soybase 数据库公布的数据,已经定位了产量 QTL 39 个,百粒重 QTL 88 个,冠层高和冠层宽分别为 4 个和 5 个(<http://soybase.org>)。但叶面积指数、生育时期生物量的 QTL 定位尚未见报道。鉴于产量是生长发育各种性状协调的最终结果,如上所述育种工作者期望找到与产量相关的主要性状。以往研究限于表型的解析,现已转到用分子标记从基因型的解析寻求与产量相关的主要性状。这也是本研究的出发点。**【本研究切入点】**利用亲缘关系相距较远、生物量和产量因素差异均较大的 2 个亲本构建的大豆重组自交家系群体,在较宽的变异范围内分析产量和地上部生物量、地下部生物量、叶面积指数、冠层宽和高、产量构成因素等的相关性,定位控制这些性状的 QTL。**【拟解决的关键问题】**严格控制试验误差,获得准确的田间表型数据,利用代表性好的重组自交家系群体构建相对较饱和的分子遗传图谱,定位大豆产量相关性状的 QTL,在此基础上研究 QTL 在年份间表达的异同和性状间 QTL 共享的程度等。

1 材料与方法

1.1 试验材料与分子标记遗传连锁图

一套包含 184 个家系的科丰 1 号×南农 1138-2 重组自交家系群体 NJRIKY ($F_{2:7:14}$) (即每一 F_2 单株衍生成 F_7 家系,每一 F_7 家系再选株建成的家系,至 2005 年是 F_{14} 代)。该群体亲本之一科丰 1 号,是中国北

方的一个大豆品种, 植株较矮小, 产量、生物量较低, 小粒黑种皮; 另一亲本南农 1138-2, 是南方生产上的推广品种, 产量、生物量等较高, 大粒黄种皮, 与科丰 1 号在地理来源、遗传来源以及农艺性状上均有较大差异。二者杂交衍生的重组自交家系群体 (NJRIKY), 家系间产量、生物量、叶部性状等均有较宽的变异, 该群体曾经过代表性检验和调整^[21]。2004 年 Zhang 等^[15]重新构建了这个群体的分子遗传图谱。最近这张图谱又增加了一些新的 SSR 标记并去除了有一些有缺失数据的标记。目前这张更新的图谱分子标记增加到 488 个, 分布在 25 个连锁群, 总长是 4 151.2 cM。

1.2 田间试验

供试群体及其亲本分别于 2005 年 6 月 12 日和 2006 年 6 月 14 日播种于南京农业大学国家大豆改良中心江浦实验站。采用 2 次重复的 14×14 简单格子设计, 每小区 5 行, 行长 4 m, 行距 0.5 m。穴距 0.1 m, 人工精量点播, 以保证苗匀。出苗日期两年均为 6 月 22 日。出苗后 18 d 左右间苗, 每行保留 40 株。田间管理同一般大田栽培。每小区的第 1 行作为生物量取样区, 第 3、4 行中间 3 m² 区域为测产区 (每行两端 0.5 m 不收获), 第 2、5 行为测产区的保护行。

1.3 性状调查

1.3.1 生物量 两年第一次取样时间均为 7 月 17 日, 以后每隔 10 d 取 1 次样。盛粒期至始熟期 (R6~R7) 停止取样, 取样数为 5 株。因各家系的生育期长短不同, 最后总取样次数为 6~8 次。大豆大部分根均生长在地下 0~15 cm 的土层处^[2], 取样时增加 10 cm, 即挖根深度为 25 cm, 连同地上部带回室内, 将根和地上部 (包括后期的荚) 分别装入纱袋, 于烘箱中 105℃ 杀青 15 min, 85℃ 烘至恒重 (≥72 h), 称重获得生物量动态。取最大生物量和相应的根重用于本试验的分析。家系成熟后收获用于计产的 3 m² 内的植株, 装于纱袋, 室外晒干至含水量约 13% 时脱粒, 称取籽粒产量。根据取样的 5 株所占面积 0.25 m²、测产面积 3 m², 换算单位面积生物量和产量 (kg·hm⁻²)。

1.3.2 产量构成因素 每小区收获第 2 行中间连续的 10 株调查以下性状: 有效分枝、分枝荚数、主茎荚数、总荚数、主茎节数、有效节数、百粒重、籽粒产量、每荚粒数。10 株的均值作为小区值。

1.3.3 叶部性状 冠层性状测量方法参考文献^[18], 即在家系生长的 V10 期 (第 10 节复叶充分展开) 测量冠层宽和冠层高。取 3 把 1 m 长的直尺连成“干”

字型, 其中第 3 把直尺能沿第 2 把滑动, 根据多数植株冠层的实际宽度做调整, 2 把平行的直尺间的距离即为冠层宽。地面到冠层最宽处的高度作为冠层高。每小区测量中间 3 行, 每行读 2 个数据, 将产生的 6 个测量数据的均值作为每小区的冠层宽和冠层高的观测值。

大豆叶面积指数是一个动态生长过程, 一般在结荚期达到最大, 本研究选择在家系的开花期和结荚期测定 2 次。用冠层分析仪 (CI-110 植物冠层分析仪, 思爱迪北京公司) 测定叶面积指数。测量时间在 5:00 至 7:00 和 18:00 点至 19:00。在位于小区中间的 2 个行间选择 4 个测量点, 每个测量点离行端 1.5 m。测量点地面挖出能放置冠层分析仪镜头的空穴, 使镜头上表面与地面等高, 消除因为各家系株高不一致而造成探测范围误差。根据每小区测量的 4 个原始冠层图像, 利用冠层分析仪软件计算出叶面积指数, 4 个数据的均值作为该小区观测值。

1.4 统计分析与 QTL 定位

采用 SAS9.0 的相应程序做各性状的方差分析、相关分析。

QTL 定位采用 Windows QTL Cartographer 2.5 的 CIM 方法^[21], 选择模型 6, 向前回归方法, 被检区间选择每侧 10 cM 的控制窗口。进行 1 000 次排列获得 QTL 显著的 LOD 阈值 ($P < 0.05$)^[22], 结果中所有性状只列出显著的 QTL。同一性状的 LOD 峰值相距在 5 cM 以内者视为同一 QTL。

本研究 QTL 定位均为初步定位, 2 年间有些 QTL 位置相同, 可重复检出, 但许多 QTL 两年间不同。不同的原因, 可能是由于不同 QTL 在不同环境下表达, 也可能是误差所致, 本研究的方法尚不可能作出区别, 有待精细定位结果的证实。因此下文的分析将着重在说明两年重复检出的 QTL 和单年中 LOD 值、贡献率和效应值均较大的 QTL。

2 结果与分析

产量及其相关的 13 个性状的频率分布和方差分析结果见表 1。各性状均呈连续变异, 表现出数量性状的特征。每性状均有大幅度变异, 变异系数在 9.3%~30.7%, 其中分枝荚数的变异幅度最大, 变幅从 6.04~44.31, 其它性状最大值一般为最小值的 3~4 倍。除百粒重外, 其它性状均有超亲分离现象。方差分析结果显示, 各性状家系间均有极显著差异 (表 1), 说明家系间各变异主要受基因型影响, 满足 QTL 定位

表 1 NJRIKY 群体各性状的频率分布和方差分析

Table 1 Frequency distribution and ANOVA of the traits in NJRIKY

性状 Trait	时间 Time	次数分布 Frequency distribution														F
产量 Yield (kg·hm ⁻²)	2005	组中值 Mid	682.00	838.00	995.00	1151.00	1307.00	1464.00	1620.00	1776.00	1933.00	2089.00	2245.00	2402.00	2558.00	4.80**
		f	1	1+p ₁	3	6	11	15	30	43	41	21	6+p ₂	4	2	
	2006	组中值 Mid	790.00	959.00	1128.00	1297.00	1466.00	1635.00	1805.00	1974.00	2143.00	2312.00	2481.00	2650.00	2820.00	2.70**
		f	1+p ₁	2	6	8	13	26	30	33	31+p ₂	17	8	5	4	
生物量 Biomass (kg·hm ⁻²)	2005	组中值 Mid	1932.00	2584.00	3236.00	3888.00	4540.00	5192.00	5844.00	6496.00	7148.00	7800.00	8452.00	9104.00	9756.00	1.9**
		f	1	6+p ₁	15	9	27	36	27	31	19+p ₂	9	2	1	1	
根重 Root weight (kg·hm ⁻²)	2006	组中值 Mid	1992.00	2482.00	2971.00	3461.00	3951.00	4440.00	4930.00	5419.00	5909.00	6398.00	6888.00	7378.00	1051.00	2.00**
		f	3	7+p ₁	20	15	25	31	26	17+p ₂	17	10	6	2	1	
R1 叶面 积指数 R1 LAI	2005	组中值 Mid	0.97	1.19	1.40	1.62	1.84	2.06	2.28	2.49	2.71	2.93	3.15	3.37	3.59	1.90**
		f	2	2+p ₁	5	9	17	23	27	29	31+p ₂	24	16	5	6	
R3 叶面 积指数 R3 LAI	2006	组中值 Mid	0.3	0.5+p ₁	0.70	0.90	1.10	1.30	1.50	1.70	1.90	2.1+p ₂	2.30	2.50	2.70	3.00**
		f	1	2	4	14	23	36	31	34	26	15	7	1	1	
冠层宽 Canopy width (cm)	2005	组中值 Mid	23.40	25.00	26.60	28.20	29.80	31.40	32.90	34.50	36.10	37.70	39.30	40.90	42.50	1.70**
		f	1	0+p ₁	1	1+p ₁	16	18	17	39	29+p ₂	23	21+p ₂	10	8	
冠层高 Canopy height (cm)	2006	组中值 Mid	30.30	32.40	34.50	36.50	38.60	40.70	42.80	44.90	47.00	49.00	51.10	53.20	55.30	1.80**
		f	8	14	26+p ₁	33	41	31	16	11	1	1+p ₂	1	0	1	
单株荚数 Pod no. per plant	2005	组中值 Mid	34.30	36.60	38.90	41.20	43.60	45.90	48.20	50.50	52.80	55.10	57.40	59.70	62.00	3.80**
		f	2	1+p ₁	8	14	26	22	31	23	25	13	12+p ₂	4	3	
百粒重 100 seed weight (g)	2006	组中值 Mid	34.80	37.50	40.20	42.80	45.50	48.20	50.80	53.50	56.20	58.80	61.50	64.20	66.80	4.10**
		f	2+p ₁	7	13	15	26	27	31	23	14	15+p ₂	5	4	2	
荚粒数 Seed no. per pod	2006	组中值 Mid	23.00	27.50	31.90	36.40	40.90	45.30	49.80	54.30	58.70	63.20	67.70	72.10	76.60	2.80**
		f	1	5+p ₂	12	24	37+p ₁	42	30	15	10	5	2	0	1	
有效分枝数 Effective branches	2006	组中值 Mid	7.70	8.50	9.20	10.00	10.80	11.60	12.40	13.10	13.90	14.70	15.50	16.20	17.00	13.00**
		f	1+p ₁	1	8	17	29	32	35	25	17	5	7	5+p ₂	2	
分枝荚数 Pod no. on branch	2006	组中值 Mid	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90	2.00	2.10	2.20	2.40	1.40**
		f	3	0	5	13	21+p ₁	35	34	34	23+p ₂	11	1	1	3	
主茎荚数 Pod no. on main stem	2006	组中值 Mid	1.30	1.80	2.30	2.80	3.30	3.80	4.30	4.80	5.30	5.80	6.30	6.80	7.30	3.20**
		f	1	1	4+p ₂	25	37	44+p ₁	33	22	8	4	2	2	1	
主茎节数 Node no. on main stem	2006	组中值 Mid	6.00	9.20	12.40	15.60	18.80	22.00	25.20	28.40	31.60	34.70	37.90	41.10	44.30	2.70**
		f	1	4+p ₂	17	34	38	32+p ₁	26	15	9	6	0	0	2	
	2006	组中值 Mid	13.90	16.00	18.10	20.20	22.30	24.40	26.50	28.60	30.70	32.80	34.90	37.00	39.10	3.20**
		f	5	15	17+p ₁	23	29+p ₂	27	20	20	16	4	6	1	1	
	2006	组中值 Mid	10.10	11.10	12.10	13.10	14.00	15.00	16.00	16.90	17.90	18.90	19.90	20.80	21.80	15.00**
	f	1	3	7+p ₁	19	32	37	26	16	8+p ₂	8	14	8	5		

P₁: 科丰 1 号, P₂: 南农 1138-2。* 表示显著 (P<0.05); ** 表示极显著 (P<0.01)。Mid: 组中值; f: 频率

P₁: Kefeng 1, P₂: Nannong1138-2. *: Significant at P<0.05; **: Significant at P<0.01. Mid = mid-point of the class value; f = frequency

的条件。

2.1 性状间相关分析

产量与生物量等性状之间的简单相关系数见表 2。产量与除有效分枝数和分枝荚数外的其余 11 个性

状均呈极显著的相关。产量与地上部生物量的相关系数最高, 为 0.66**~0.72**; 其次是叶面积指数、根重、冠层宽和高。产量与产量构成因素中荚数、百粒重和荚粒数的相关系数相对较低, 但也达到极显著水平。

表 2 产量和农艺性状相互间的相关系数

Table 2 Correlation among yield and agronomic traits

性状 Trait	生物量 Biomass	根重 Root weight	叶面积 指数 LAI (R1)	叶面积 指数 LAI (R3)	冠层宽 Canopy width	冠层高 Canopy height	单株 荚数 Pod no.per plant	百粒重 100 seed weight	荚粒数 Seed no. per pod	有效分枝 Effective branches	分枝荚数 Pod no. on branch	主茎荚数 Pod no. on main stem	主茎节数 Node no. on main stem
根重 Root weight	0.74**												
叶面积指数 LAI (R1)	0.54**	0.40**											
叶面积指数 LAI(R3)	0.63**	0.59**											
冠层宽 Canopy width	0.72**	0.63**	0.65**										
冠层高 Canopy height	0.61**	0.56**	0.89**										
单株荚数 Pod no.per plant	0.41**	0.30**	0.50**	0.44**									
百粒重 100 seed weight	0.54**	0.32**	0.55**	0.52**									
荚粒数 Seed no. per pod	0.46**	0.34**	0.54**	0.42**	0.49**								
有效分枝数 Effective branches	0.69**	0.46**	0.56**	0.57**	0.63**								
分枝荚数 Pod no. on branch	0.25**	0.26**	0.40**	0.38**	0.14	0.15							
主茎荚数 Pod no. on main stem	0.32**	0.19*	0.10	0.14	0.20*	0.33**	-0.36**						
主茎节数 Node no. on main stem	0.21*	0.24**	0.19*	0.18*	0.08	0.07	0.02	-0.02					
产量 Yield	0.08	0.10	0.12	0.10	-0.05	0.01	0.48**	-0.15*	-0.0				
	0.07	0.07	0.20*	0.17*	0.01	-0.05	0.80**	-0.35**	-0.07	0.77**			
	0.33**	0.35**	0.42**	0.43**	0.22**	0.31**	0.70**	-0.19*	0.11	-0.13	0.13		
	0.35**	0.53**	0.54**	0.50**	0.13	0.20**	0.50**	-0.09	0.10	0.27**	0.33**	0.42**	
	0.72**	0.58**	0.55**	0.66**	0.42**	0.45**	0.28**	0.28**	0.28**	0.11	0.13	0.31**	0.22**
	0.66**	0.47**	0.54**	0.51**	0.52**	0.55**							

一组相关系数中有 2 个数值的, 上表示 2005 年试验结果, 下为 2006 年试验结果。* 表示显著 ($P<0.05$); ** 表示极显著 ($P<0.01$)

If there are two figures in one cell, the upper one is from 2005 experiment and the lower one is from 2006 experiment. *: Significant at $P<0.05$; **: Significant at $P<0.01$

根重与地上部生物量之间、叶部性状之间均具有极显著的正相关。

产量构成因素相互间的关系相对复杂, 从正显著相关、不相关到负极显著相关均有发现。单株荚数与分枝荚数、主茎节数的相关系数较大 ($r=0.80$ **和 0.77 **), 说明单株荚数主要由分枝荚数和主茎节数决定。百粒重与分枝荚数、主茎荚数、总荚数具显著负相关, 说明荚数和百粒重同作为产量因子, 是一对相互消长的矛盾。荚粒数与有效分枝数、主茎荚数和分枝荚数呈极显著负相关, 与百粒重、主茎节数呈无

显著相关。

2.2 生物量 QTL 分析

2.2.1 地上部生物量 (1) 两年共检测 7 个地上部生物量 QTL, 分别位于 B1、D1b、D2、O 连锁群, 解释表型变异的 6.2%~21.1%。(2) 位于 O 连锁群 Satt592-GMKF082b 区间的 *qSBO-1* 置信区间重叠, 两年重复检出, 贡献率 8.2%~9.1%, 增效基因来自生物量低值亲本科丰 1 号。(3) 位于 B1 GMKF082c-GMKF168b 和 GMKF168b-GMKF046 区间的 *qSBB1-1* 和 *qSBB1-2* 于 2005 年检测到, LOD 和 R^2 值均较大

(6.1 与 7.1, 14.3% 与 21.1%), 增效基因来自高值亲本南农 1138-2; 两者共有一个标记, 但相距 14.7 cM, 置信区间不重叠 (表 3)。

2.2.2 根重 (1)2 年共检测到 8 个根重有关的 QTL, 分别位于 B1、F2、D1b、D2、O 5 个连锁群上, 解释率在 5.2%~20.1% 之间。(2)B1 连锁群 Satt597-A520T 区间的 *qRTB1-1* 两年重复检出, 置信区间几乎重合, 贡献率 10.2%~11.2%, 增效基因来自南农 1138-2, 离

A520T 的图距是 3.1 cM。(3)O 连锁群 satt331-sat_274 和 GMKF082b-satt331 区间的 *qRTO-2* 和 *qRTO-3* LOD 和 R^2 值均较大, 分别于 2005 和 2006 年检出, 增效基因来自科丰 1 号; 两者区间虽不同, 但共有一个标记, 相距仅 3.4 cM, 可能是同一个 QTL。(4)在标记区间 Satt592-GMKF082b 同时检测到根重和地上部生物量 QTL, 加性效应显示亲本科丰 1 号在该位点, 具有同时增加地上部和地下部生物量的效应 (表 3)。

表 3 NJRIKY 群体的地上部和根生物量 QTL 检测结果

Table 3 QTL mapping for biomass of shoot and root in NJRIKY

性状 Trait	年份 Year	连锁群 Linkage group	QTL	位置 Position	连锁标记 Flanking marker	LOD	R^2 (%)	加性效应 Additive effect	置信区间 Confidence interval
地上部生物量 Above ground biomass	2005	B1	<i>qSBB1-1</i>	50.1	GMKF082c-GMKF168b	6.1	14.3	-555.4	43.8-54.8
		B1	<i>qSBB1-2</i>	64.8	GMKF168b-GMKF046	7.1	21.1	-676.1	57.4-69.4
		O	<i>qSBO-1</i>	34.6	Satt592-GMKF082b	3.4	8.2	394.1	32.6-56.8
		O	<i>qSBO-2</i>	44.4	satt331-sat_274	4.6	8.2	430.0	42.3-52
	2006	D1b	<i>qSBD1b</i>	51.4	A691T-K4771	4.5	8.1	-375.0	46-55.6
		D2	<i>qSBD2</i>	63.0	Satt458-satt135	5.1	10.1	-414.5	57.7-66.8
		O	<i>qSBO-3</i>	32.3	LE23T-Satt592	3.0	6.2	332.8	24.9-54.3
		O	<i>qSBO-1</i>	38.2	Satt592-GMKF082b	4.7	9.1	387.3	34.1-42.1
根重 Root weight	2005	B1	<i>qRTB1-1</i>	223.2	Satt597-A520T	4.7	10.2	-47.2	216.9-230
		F2	<i>qRTF2</i>	42.8	Satt252-W	2.9	5.4	-33.8	39-48.4
		O	<i>qRTO-1</i>	34.6	Satt592-GMKF082b	5.2	11.2	47.6	32.6-57.5
		O	<i>qRTO-2</i>	45.6	satt331-sat_274	7.7	15.3	58.5	41.7-46.1
	2006	B1	<i>qRTB1-1</i>	226.3	Satt597-A520T	5.3	11.2	-58.5	220.9-231.9
		B1	<i>qRTB1-2</i>	235.3	A118T-Sat_128	3.8	9.2	-52.0	217.2-241.3
		D1b	<i>qRTD1b</i>	51.4	A691T-K4771	3.6	6.1	-43.3	45.3-54.3
		D2	<i>qRTD2</i>	127.3	satt669-Sat_292	3.2	5.2	41.0	114.1-133.6
O	<i>qRTO-3</i>	42.2	GMKF082b-satt331	9.9	20.1	79.7	38.3-44.3		

加性效应为正时供体亲本是科丰 1 号, 为负时供体亲本是南农 1138-2。粗体连锁标记表示该 QTL 两年重复检出或与其它 QTL 共享。下同
The allele with positive additive effect is from Kefeng 1 while that with negative one is from Nannong 1138-2. The boldface linked markers denote the related QTL was detected in both years or the same of another trait. The same as below

2.3 叶部性状 QTL 分析

2.3.1 叶面积指数 (1) 在 NJRIKY 群体的始花期 (R1) 检测到位于 A2、B1、M 的 5 个叶面积指数 QTL, 解释率在 6.4%~17.2% 之间, 2 年未检测到稳定表达的 QTL。结莢期检测到位于 A2、B1、M、C1、D1b 的 5 个叶面积指数 QTL, 解释率在 7.3%~26.2% 之间, 两年有两个位点的 QTL 重复检出。(2) 结莢期 (R3) 叶面积指数位于 A2 连锁群 LE44D-Sat_036b 区间的 *qLAIR3A2* 两年稳定检出, 贡献率 7.2%~13.2%, 增效基因来自高值亲本南农 1138-2。(3) 结

莢期叶面积指数位于 B1 连锁群 GMKF082c-GMKF168b 的 *qLAIR3B1-1* 两年稳定检出, 距右侧标记 4.7 cM, 贡献率 13.2%~15.3%, 增效基因来自高值亲本南农 1138-2。(4) 与 *qLAIR3B1-1* 相邻区间的 *qLAIR3B1-2* 虽然只在 2005 年检出, 但贡献率最大 ($R^2=26.2\%$), 距共同标记 GMKF168b 8.0 cM, 增效基因也来自南农 1138-2。(5) 2006 年检出的 R1 叶面积指数中有 2 个与结莢期叶面积指数的 *qLAIR3A2* 和 *qLAIR3B1-1* 重叠, 说明 LE44D-Sat_036b 和 GMKF082c-GMKF168b 的这 2 个位点同时控制花期和莢期叶面积

指数 (表 4)。

2.3.2 冠层宽与高 (1) 两年共检测到位于 D1b、I、O 连锁群的 4 个冠层宽有关的 QTL, 解释率在 6.3%~13.1% 之间, 其中 D1b 的 Satt558-Satt157 区间两年稳定检出的 *qCWD1b-2*, 贡献率 8.0%~13.1%, 增效基

因来自南农 1138-2。(2) 冠层高有关的 QTL 两年共检测到 11 个, 位于 C2、D1b、D2、H、N、O 连锁群上, 解释率为 5.2%~9.2%。其中 H 上 sat_218-satt434 区间的 *qCHH-1*、O 上 satt128-Satt473 区间的 *qCHO-1*、O 上 satt262-satt173 区间的 *qCHO-2* 和 O 上 sat_291-

表 4 NJRIKY 群体叶部性状 QTL 检测结果

Table 4 QTL mapping of leaf traits in NJRIKY

性状 Trait	年份 Year	连锁群 Linkage group	QTL	位置 Position	连锁标记 Flanking marker	LOD	R ² (%)	加性效应 Additive effect	置信区间 Confidence interval
叶面积指数 Leaf area index (R1)	2005	A2	<i>qLAIR1A2-1</i>	89.3	B172T-sat_162	3.2	8.1	-0.15	81.8-98.2
	2006	A2	<i>qLAIR1A2-2</i>	314.5	LE44D-Sat_036b	3.4	8.2	0.11	307.1-323.4
		B1	<i>qLAIR1B1-1</i>	38.5	GMKF177-GMKF082c	6.1	14.1	-0.15	31.7-51.2
		B1	<i>qLAIR1B1-2</i>	44.1	GMKF082c-GMKF168b	6.5	17.2	-0.17	32.5-49.6
	M	<i>qLAIR1M</i>	55	sat_148-satt245	3.2	6.4	-0.10	53.3-61.6	
叶面积指数 Leaf area index (R3)	2005	A2	<i>qLAIR3A2</i>	316.5	LE44D-Sat_036b	3.0	7.2	0.18	307.1-324.7
		B1	<i>qLAIR3B1-1</i>	50.1	GMKF082c-GMKF168b	6.0	15.3	-0.27	44.0-54.8
		B1	<i>qLAIR3B1-2</i>	62.8	GMKF168b-GMKF046	8.0	26.2	-0.34	57.9-67.5
	2006	C1	<i>qLAIR3C1</i>	4.1	Gpatr-K300I	3.3	8.2	0.19	0.0-15.4
	A2	<i>qLAIR3A2</i>	314.5	LE44D-Sat_036b	4.6	13.2	0.19	313.7-319.8	
	B1	<i>qLAIR3B1-1</i>	50.1	GMKF082c-GMKF168b	4.5	13.2	-0.16	44.0-61.7	
冠层宽 Canopy width	2005	D1b	<i>qLAIR3D1b</i>	45.7	satt634-LC5T	3.0	7.3	-0.12	35.7-50
		D1b	<i>qCWD1b-1</i>	67.7	K477I-Satt558	4.5	11.2	-1.2	61.4-75.3
	2006	D1b	<i>qCWD1b-2</i>	76.6	Satt558-Satt157	6.0	13.1	-1.3	74.6-78.6
		D1b	<i>qCWD1b-2</i>	72.6	Satt558-Satt157	3.7	8.0	-1.2	65.2-78.1
	I	<i>qCWI</i>	95.1	B39V-Sat_419	4.3	8.0	-1.2	90.0-102.1	
	O	<i>qCWO</i>	98.4	satt262-satt173	3.1	6.3	-1.0	95.6-100.6	
冠层高 Canopy height	2005	C2	<i>qCHC2</i>	178.3	GMKF059a-satt319	5.2	9.1	-1.7	171.8-181.7
		D1b	<i>qCHD1b</i>	79.5	Satt558-Satt157	3.5	5.4	-1.4	72.7-79.2
		H	<i>qCHH-1</i>	32.7	sat_218-satt434	4.2	7.2	-1.5	27.8-38
		H	<i>qCHH-2</i>	42.0	satt434-B148T	3.9	7.4	-1.5	38.0-44.2
		N	<i>qCHN</i>	154.6	Sat_379-Sct_195	5.5	9.3	-1.7	143.2-156.6
		O	<i>qCHO-1</i>	92.7	satt128-Satt473	5.1	9.2	-1.7	86.9-101.2
		O	<i>qCHO-2</i>	99.1	satt262-satt173	5.4	8.0	-1.6	96.1-104.6
	2006	O	<i>qCHO-3</i>	105.3	sat_291-satt608	4.8	8.1	-1.5	103-109.6
	2006	D1b	<i>qCHD1b-1</i>	51.4	A691T-K477I	3.7	7.2	-1.7	43.5-56.3
		D1b	<i>qCHD1b-2</i>	69.7	K477I-Satt558	3.5	7.4	-1.7	64.1-70.0
		D2	<i>qCHD2</i>	63.2	Satt458-satt135	4.2	8.2	-2.4	60.9-67.6
H		<i>qCHH-1</i>	38	sat_218-satt434	3.0	5.2	-1.6	32.9-44.6	
	O	<i>qCHO-1</i>	92.7	satt128-Satt473	3.3	7.2	-1.8	86.4-103.7	
	O	<i>qCHO-2</i>	98.4	satt262-satt173	4.4	8.3	-1.9	95.1-99.1	
	O	<i>qCHO-3</i>	103	sat_291-satt608	3.4	6.1	-1.7	96.8-107.4	

satt608 区间的 *qCHO-3* 在 2 年的试验中均重复检测到, 增效基因均来自南农 1138-2。(3) 上列 QTL 中, 冠层宽的 *qCWD1b-2* 和 *qCWO* 与冠层高的 *qCHD1b* 和 *qCHO-2* 重叠, 是同时控制冠层宽和冠层高的 QTL。

2.4 产量构成因素 QTL 分析

本研究产量 QTL 的定位结果已在另文中报道, 要比较产量 QTL 和产量构成因素 QTL 的关系, 可参阅文献[23]。

2.4.1 百粒重、荚粒数和单株荚数 百粒重在 A2、B1、C1、O2 上检出 6 个 QTL, 荚粒数在 O 上检出 2 个 QTL; 荚数在 B1 上检出 1 个 QTL, 解释相应的表型变异在 6.9%~15.7%之间, 有关参数见表 5。这 3 个产量构成因子的 QTL 中未发现相重叠的位点, 说明有各自具有独立的遗传体系。所有百粒重和荚数 QTL 的增效基因均来自南农 1138-2, 而荚粒数增效基因来自科丰 1 号。

表 5 NJRIKY 群体产量组分 QTL 检测结果

Table 5 QTL mapping of yield components in NJRIKY

性状 Trait	连锁群 Linkage group	QTL	位置 Position	连锁标记 Flanking marker	LOD	R ² (%)	加性效应 Additive effect	置信区间 Confidence interval
百粒重 100 seed weight	A2	<i>qSWA2</i>	164.9	Sat_199-Satt525	7.9	15.9	-0.710	159.1-171.7
	B1	<i>qSWB1-1</i>	277.0	Sat_151-sat_261	10.1	15.7	-0.708	275.4-280.3
	B1	<i>qSWB1-2</i>	287.7	Satt426-Satt509	6.6	11.8	-0.614	268.2-288.1
	C1	<i>qSWC1-1</i>	187.2	Satt338-AI794821	3.9	6.9	-0.469	181.6-190.5
	C1	<i>qSWC1-2</i>	204.5	AI794821-A63_2T	4.0	14.3	-0.666	190.5-216.8
	O2	<i>qSWO2</i>	31.6	Satt358-sat_196	4.5	7.5	-0.496	26.8-33.6
荚粒数 Seed no. per pod	O	<i>qSNPPO-1</i>	34.6	Satt592-GMKF082b	3.6	9.0	0.062	32.5-38.2
	O	<i>qSNPPO-2</i>	45.6	sat_274-BE801128	7.0	13.7	0.078	43.5-53.3
单株荚数 Pod no. per plant	B1	<i>qPPB1</i>	79.6	GMKF046-GMKF080	3.1	13.0	-3.227	64.0-91.2
分枝荚数 Pod no. on branch	A2	<i>qPNPBA2-1</i>	160.9	Sat_199-Satt525	3.5	8.9	1.939	153.6-184.3
	A2	<i>qPNPBA2-2</i>	175.8	Satt525-A117_2H	3.6	11.1	2.153	167.8-183.8
	L2	<i>qPNBPL2-1</i>	57.0	A461T-Satt229	4.1	8.8	-1.938	46.2-63.0
	L2	<i>qPNBPL2-2</i>	67.3	Satt229-GMKF125a	3.1	8.6	-1.906	42.9-75.3
	O	<i>qPNPBO</i>	94.7	Satt473-satt262	3.1	6.3	1.624	89.7-98.3
主茎荚数 Pod no. on main stem	B1	<i>qPNMSB1</i>	0.0	GMKF104b-GMKF177	3.9	7.6	-1.484	0.0-7.5
	G	<i>qPNMSG</i>	140.3	Sat_403-L36T	4.0	9.3	1.658	134.7-145.3
	O	<i>qPNMSO</i>	176.9	satt633-A644I	3.3	11.2	-1.897	163.3-193
主茎节数 Node no. on main stem	B1	<i>qNNMSB1-1</i>	40.1	GMKF082c-GMKF168b	3.3	4.7	-0.607	30.9-49.3
	B1	<i>qNNMSB1-2</i>	235.3	A118T-Sat_128	3.3	5.5	-0.641	226.3-242.3
	C2	<i>qNNMSC2-1</i>	176.3	GMKF059a-satt319	8.9	15.2	-1.089	174.3-179.7
	C2	<i>qNNMSC2-2</i>	186	Sat_312-satt286	7.2	13.0	-0.974	182-188
	C2	<i>qNNMSC2-3</i>	193.2	satt286-A63_1T	6.3	11.2	-0.888	189.2-197.1
	O	<i>qNNMSO-1</i>	20.0	sat_231-LE23T	3.7	8.5	0.774	9.8-54.5
	O	<i>qNNMSO-2</i>	34.6	Satt592-GMKF082b	8.1	12.8	0.946	30.2-38.2
	O	<i>qNNMSO-3</i>	40.2	GMKF082b-satt331	7.7	12.4	0.931	38.2-42.9
	有效分枝数 Effective branches	A2	<i>qEBA2</i>	197.2	A117_2H-A117_1D	6.5	13.7	0.345
G		<i>qEBG</i>	216.8	sat_223-A73H	3.4	6.2	-0.231	208.9-220.9
L2		<i>qEBL2</i>	57.0	A461T-Satt229	3.0	6.2	-0.229	44.3-63.3

2.4.2 分枝荚数和主茎荚数 共检测到 5 个分枝荚数和 3 个主茎荚数 QTL, 分别分布于 A2、L2、O 和 B1、G、O 上, 贡献率在 6.3%~11.1%之间。5 个分枝荚数 QTL 中有 3 个, *qPNPBA2-1*、*qPNPBA2-2* 和 *qPNPBO* 的增效基因来自南农 1138-2, 其它 2 个来自科丰 1 号。3 个主茎荚数 QTL 中, *qPNMSB1* 和 *qPNMSO* 增效基因来自南农 1138-2, *qPNMSG* 来自科丰 1 号。

2.4.3 主茎节数 共检测到 8 个控制主茎节数的 QTL, 分布于 B1、C2、和 O 连锁群, 单个 QTL 贡献率在 4.7%~15.2%之间。其中有 5 个 QTL (*qNNMSB1-1*、*qNNMSB1-2*、*qNNMSC2-1*、*qNNMSC2-2* 和 *qNNMSC2-3*) 的增效基因来自南农 1138-2, 其它 3 个来自科丰 1 号。*qNNMSC2-1* 的贡献率和加性效应在 8 个主茎节数 QTL 中最高。

2.4.4 有效分枝数 检测到 3 个控制有效分枝数的 QTL, 分别位于 A2、G 和 L2 连锁群, 解释率在 6.2%~13.7%。其中 *qEBA2* 的解释率和加性效应最高, 增效基因来自科丰 1 号, 其它 2 个 QTL 的增效基因来自南农 1138-2。

比较产量构成因素性状的 QTL, B1 的 GMKF046-GMKF080 区间有产量的 *qYDB1-1* 和荚数的 *qPPB1* 相重叠; A2 的 Sat_199-Satt525 区间有百粒重的 *qSWA2* 和分枝荚数的 *qPNPBA2-1* 相重叠; O 上的 Satt592-GMKF082b 区间有荚粒数的 *qSNPPO-1* 和主茎节数的 *qNNMSO-2* 相重叠; L2 上 A461T-Satt229 区间分枝荚数的 *qPNBPL2-1* 和有效分枝数的 *qEBL2* 相重叠。

综上 QTL 检测结果, 与产量有关的生物量、叶部性状等 13 个性状共检测到的 68 个 QTL; 年份间重复检出的仅少数, 约 1/5, 不同年份 (环境) 有不同的 QTL 表达; 尽管性状间普遍有相关, 但共享的 QTL 仅少数, 约 1/5, 各性状有其自身的遗传体系; 产量有关性状中很少有高效应的主效 QTL, 因而产量育种要考虑多数基因聚合的技术。

3 讨论

本研究在亲本差异较大的 NJRIKY 群体共检测到 68 个产量相关性状 QTL, 连同产量的 QTL^[23] 共计 77 个, 解释的表型变异从 4.7% (主茎节数 QTL *qNNMSB1-1*) 到 26.2% (叶面积指数 QTL *qLAIR3B1-2*), 大多数 QTL 的贡献率均不大, 表现出数量性状的遗传特征, 这与许多其他研究者的结果是

一致的^[24-25]。产量有关性状 QTL 在连锁群的分布并不均匀, 主要分布在 B1 和 O 连锁群。本群体的其它性状定位结果也有类似现象^[26]。本试验除冠层宽和冠层高 QTL 增效基因全部来自冠层宽和高表型值较大的亲本南农 1138-2 外, 其它 QTL 的增效基因多数来自高值亲本, 但也有来自低值亲本的, 说明亲本间 QTL 的增效基因确有互补的情况, 高值亲本的增效基因很重要, 低值亲中存在的增效基因也不能忽视。

本试验 QTL 定位结果与其它研究者的报道比较发现, A2 连锁群上的百粒重 QTL *qSWA2* (Sat_199-Satt525)、B1 连锁群上的 QTL *qSWB1-2* (Satt426-Satt509) 与 Orf 等^[27]报道的百粒重 QTL 在大豆公共图谱上分别相距 10.08 和 14.01 cM。而 O 连锁群的 QTL *qSWO2* (Satt358-sat_196) 与 Csanadi 等^[28]报道百粒重 QTL 等位。B1 连锁群上的 *qSWB1-2* (Satt426-Satt509) 与陈庆山等^[17]报道的百粒重 QTL 位点一致。位于 D1a 连锁群上的产量 QTL *qPYD1a-3* (Sat_345-satt436) 与 Orf 等^[27]报道的产量 QTL 等位。Mian 等^[18]利用方差分析的方法, 定位了 3 个冠层宽有关的 QTL, 分别位于 C2、F 和 I 连锁群, 其中位于 I 连锁群上的冠层宽 QTL 与本研究发现的 QTL 等位。其他 QTL 与本研究的结果距离较远; Mian 等^[18] 和 Mansur 等^[19] 还同时报道了 3 个冠层高 QTL, 分别位于 C2、F 和 E 连锁群, 均与本研究不等位。QTL 定位结果随研究者所用的群体和鉴定地点会有较大差异, 说明数量性状遗传控制的复杂性。

在 A2 连锁群的 LE44D-Sat_036b 区间, 同时检测到根重、结荚期叶面积指数的 QTL, 增效基因均来自科丰 1 号; 在 B1 连锁群的 GMKF082c-GMKF168b 和 GMKF168b-GMKF046 2 个区间, 亲本南农 1138-2 在这 2 个区域具有同时增加地上部生物量和叶面积指数的效应; 位于 B1 连锁群的 QTL Satt597-A520T 区间, 根重 QTL *qRTB1-1* 的增效基因均来自南农 1138-2; 在 D1b 连锁群的 Satt558-Satt157 区间, 同时检测到冠层宽和冠层高 QTL, 并与产量 QTL *qYDD1b-1* 标记区间相同, 增效基因同样来自南农 1138-2。以上这些这些标记区间性状的效应方向一致, 在分子标记辅助选择中是有价值的信息。产量和根重、地上部生物量、叶面积指数、冠层高和宽等性状相互间均有相关。产量相关性状 QTL 重叠在同一标记区间, 基因的一因多效性可以解释部分原因; QTL 相对集中分布在少数连锁群上可能是相关的主要原因。Zhuang 等^[29]、Hua 等^[24] 和 Jiang 等^[25]也报道了类似的结果。

以上述及与产量相关的性状中,地上部生物量、根重和叶面积指数等性状与产量有较高的相关,尤其前两者。联系其 QTL 定位的结果,产量的 9 个 QTL 中有 3 个与地上部生物量 7 个 QTL 中的 3 个共享标记,包括 B1 上的 GMKF046, D2 上的 satt135 和 O 上的 sat_274; 有 2 个与根重 8 个 QTL 中的 2 个共享标记,包括 B1 上的 A520T 和 O 上的 sat_274^[23]。这里所检测到与产量共享标记的是地上部生物量和根重,要用这两个性状对产量作间接选择必须找到适用的方法。可能的途径,一是通过简化的测定方法,如遥感技术,另一是通过共享标记的辅助选择,这些均有赖于检测技术的发展。由本研究看来,与产量 QTL 具有共同标记的性状是存在的,但有待进一步搜索。本研究的出发点是期望从基因型的解析寻求与产量相关的主要性状,研究的实践说明这一思路是有前景的。

4 结 论

大豆产量与地上部生物量、叶面积指数、根重、冠层宽和高等均有极显著正相关,相关系数 0.5~0.7。产量有关的 13 个性状共检测到 68 个 QTL,有少数在年份间能重复检出,其表达较大程度上与环境有关。尽管性状间普遍有相关、有共享的 QTL,但不多,各有其遗传体系。产量有关性状中很少有贡献率大的主效 QTL,产量育种要考虑多数基因聚合的技术。

References

- [1] 朱洪德,朱桂英. 大豆超高产及品质改良理论与实践研究进展. 中国农学通报. 2005, 26(12): 154-158.
Zhu H D, Zhu G Y. Progress of research on theory and practice for super high yield and quality improvement in soybean. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 26(12): 154-158. (in Chinese)
- [2] Boerma H R, Specht J E. *Soybeans: Improvement, Production and Uses*(3rd ed). Madison, Wisconsin, USA: SSSA Publishers, 2004: 303-396.
- [3] 傅金民,董 钻. 大豆根系生长及其与产量的关系. 大豆科学, 1987, 6(4): 261-271.
Fu J M, Dong Z. Studies on root growth and relationships between root and yield in soybean. *Soybean Science*, 1987, 6(4): 261-271. (in Chinese)
- [4] Egli D B, Guffy R D, Heitholt J J. Factors associated with reduced yields of decayed plantings of soybean. *Journal of Agronomy Crop Science*, 1987, 159: 176-185.
- [5] Board J E, Modali H. Dry matter accumulation predictors for optimal yield in soybean. *Crop Science*, 2005, 45(5): 1790-1799.
- [6] Rigsby B, Board J E. Identification of soybean cultivars that yield well at low plant population. *Crop Science*, 2003, 43: 234-239.
- [7] Bhardwaj H L, Bhagsari A S. Harvest index and related characteristics of small and large seeded soybean genotypes. *Soybean Genetics Newsletter*, 1990, 17: 109-113.
- [8] 崔世友,喻德跃. 大豆产量改良中生物量、收获指数的研究及展望. 大豆科学, 2006, 25(1): 67-72.
Cui S Y, Yu D Y. Progress and prospect of research on biomass and harvest index in soybean. *Soybean Science*, 2006, 25(1): 67-72. (in Chinese)
- [9] 董 钻,宾郁泉,孙连庆. 大豆品种生产力的比较研究,沈阳农学院学报, 1979, (1): 37-47.
Dong Z, Bin Y Q, Sun L Q. Comparing studies on productivity of soybean. *Journal of Shenyang Agricultural College*, 1979, (1): 37-47. (in Chinese)
- [10] 张荣贵,宋 宇. 大豆叶面积、净光合生产率与产量的相关性. 中国农业科学, 1979, (2): 40-46.
Zhang R G, Song Y. Correlation of leaf area and net photosynthesis rate to the yield of soybean. *Scientia Agricultura Sinica*, 1979, (2): 40-46. (in Chinese)
- [11] 马育华,盖钧镒. 江淮下游地区大豆地方品种的初步研究(三)—数量性状的表型、遗传相关,选择指数,及其育种意义. 作物学报, 1979, 5(4): 1-11.
Ma Y H, Gai J Y. Preliminary study on the local soybean varieties in lower Yangtze and Hwai valleys III—phenotypic and genotypic correlations, selection indices, and their implications in soybean breeding. *Acta Agronomica Sinica*, 1979, 5(4): 1-11. (in Chinese)
- [12] 宋启建,盖钧镒,马育华. 长江中游夏大豆地方品种品质与产量等性状的典型相关与通径分析. 大豆科学, 1996, 15(2): 22-16.
Song Q J, Gai J Y, Ma Y H. Canonical correlation analysis and path coefficient analysis of protein content, oil content and yield of summer soybean landrace population from Mid-Yangtze River Valley. *Soybean Science*, 1996, 15(2): 22-16. (in Chinese)
- [13] 李 莹. 大豆品种产量构成因素的研究. 大豆科学, 1984, 3(3): 209-214.
Li Y. Studies on the yield constitutive factors in soybean varieties. *Soybean Science*, 1984, 3(3): 209-214. (in Chinese)
- [14] 吴晓雷,王永军,贺超英,陈受宜,盖钧镒,王学臣. 大豆重要农艺性状的 QTL 定位分析. 遗传学报, 2001, 28(10): 947-955.
Wu X L, Wang Y J, He C Y, Chen S Y, Gai J Y, Wang X C. QTLs mapping of some agronomic traits of soybean. *Acta Genetic Sinica*, 2001, 28(10): 947-955. (in Chinese)

- [15] Zhang W K, Wang Y J, Luo G Z, Zhang J S, He C Y, Wu X L, Gai J Y, Chen S Y. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 1131-1139.
- [16] 王贤智, 张晓娟, 周 蓉, 沙爱华, 吴学军, 蔡淑平, 邱德珍, 周新安. 大豆重组自交系群体荚粒性状的 QTL 分析. *作物学报*, 2007, 33(3): 441-448.
- Wang X Z, Zhang X J, Zhou R, Sha A H, Wu X J, Cai S P, Qiu D Z, Zhou X A. QTL analysis of seed and pod traits in soybean RIL population. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(3): 441-448. (in Chinese)
- [17] 陈庆山, 张忠臣, 刘春燕, 辛大伟, 单大鹏, 邱红梅, 单彩云. 大豆主要农艺性状的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2007, 40(1): 41-47.
- Chen Q S, Zhang Z C, Liu C Y, Xin D W, Shan D P, Qiu H M, Shan C Y. QTL analysis of major agronomic traits in soybean. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(1): 41-47. (in Chinese)
- [18] Mian M A R, Ashley D A, Vencill W K, Boerma H R. QTLs conditioning early growth in a soybean population segregating for growth habit. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97: 1210-1216.
- [19] Mansur L M, Lark K G, Kross H, Oliveira A. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological, and seed traits of soybean (*Glycine max* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 86: 907-913.
- [20] 王宏林, 喻德跃, 王永军, 陈受宜, 盖钧镒. 应用重组自交系群体定位大豆根重 QTL. *遗传*, 2004, 26(3): 333-336.
- Wang H L, Yu D Y, Wang Y J, Chen S Y, Gai J Y. Mapping qtls of soybean root weight with ril population NJRIKY. *Hereditas(Beijing)*, 2004, 26(3): 333-336. (in Chinese)
- [21] Wang S C, Basten C J, Zeng Z B. Cartographer V2. 5 [20060510], <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>.
- [22] Churchill A G, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 1994, 138(3): 963-971.
- [23] 黄中文, 赵团结, 喻德跃, 陈受宜, 盖钧镒. 大豆生物量积累、收获指数及产量间的相关与 QTL 分析. *作物学报*, 2008, 34(6): 944-951.
- Huang Z W, Zhao T J, Yu D Y, Chen S Y, Gai J Y. Correlation and QTL mapping of biomass accumulation, apparent harvest index, and yield in soybean. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(6): 944-951. (in Chinese)
- [24] Hua J P, Xing Y Z, Wu W R, Xu C G, Sun X L, Yu S B, Zhang Q F. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interaction can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100(5): 2574-2579.
- [25] Jiang G H, Xu C G, Li X H, He Y Q. Characterization of the genetic basis for yield and its component traits of rice revealed by doubled haploid population. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31 (1): 63-72.
- [26] 黄中文, 赵团结, 喻德跃, 陈受宜, 盖钧镒. 大豆倒伏性评价指标及 QTL 分析. *作物学报*, 2008, 34(4): 605-611.
- Huang Z W, Zhao T J, Yu D Y, Chen S Y, Gai J Y. Lodging resistance indices and related qtls in soybean. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(4): 605-611. (in Chinese)
- [27] Orf J H, Chase K, Jarvik T, Mansur L M, Cregan P B, Adler F R, Lark K G. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Science*, 1999, 39 (6): 1642-1651.
- [28] Csanadi G, Vollmann J, Stift G, Lelley T. Seed quality QTLs identified in a molecular map of early maturing soybean. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103(6-7): 912-919.
- [29] Zhuang J Y, Lin H X, Lu J, Qian H R, Hittalmani S, Huang N, Zheng K L. Analysis of QTL X environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95(5-6): 799-808.

(责任编辑 于 竞, 郭银巧)