

不同发育时期大豆籽粒干物质积累的 QTL 动态分析

韩英鹏^{1, 2}, 滕卫丽², 杜玉萍², 孙德生², 张忠臣², 徐香玲¹

(¹哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 哈尔滨 150025, ²东北农业大学大豆研究所/大豆生物学省部共建教育部重点实验室, 哈尔滨 150030)

摘要: 【目的】在不同发育时期, 探索影响大豆籽粒干物质积累 QTL 的加性效应、上位性效应和环境互作效应及其对大豆籽粒干物质积累的影响, 可加深大豆育种工作者对产量形成的理解和加速育种进程。【方法】以美国大豆品种 Charleston 为母本, 东农 594 为父本及二者杂交所得 F₅ 所衍生的 143 个 F_{5:9}、F_{5:10} 和 F_{5:11} 重组自交系为研究材料, 研究不同发育时期控制大豆籽粒干物质积累的 QTL 及其遗传效应对大豆籽粒干物质积累的影响。【结果】在不同发育时期检测到与大豆籽粒干物质积累相关的 13 个加性 QTL 和 14 对上位性 QTL, 其中 8 个加性 QTL 和 8 对上位性 QTL 存在与环境互作效应。另外, 在本研究中仅有加性 QTL dmaC2-2 能够在 6 个发育时期都被检测到, 而其它加性 QTL 和 14 对上位性 QTL 只能在某个或某些时期被检测到。【结论】在 6 个不同的发育时期, 加性 QTL 数目、加性 QTL 能够解释的表型变异呈现“S”型曲线变化, 与大豆籽粒干物质重的表现型变化相似, 而上位性 QTL 能够解释的表型变异相对稳定且较小。从效应值上看, 加性效应在籽粒发育开始 (30 d 发育时期) 较大, 从 40 d 发育时期开始降低, 在 70 d 发育时期降至最低, 在籽粒发育结束时 (80 d 发育时期) 略有上升; 上位性效应从 30 d 发育时期到 70 d 发育时期一直上升, 在籽粒发育结束时 (80 d 发育时期) 略有下降; QTL × 环境互作效应在 6 个发育时期均显著地影响大豆籽粒干物质的积累。从连锁群的位置上看, 在 6 个不同的发育时期控制大豆籽粒干物质积累的加性 QTL 主要集中在 C2 连锁群 (从 OPK14-70 到 satt134 区间, 即 QTL dmaC2-1、dmaC2-2、dmaC2-3 所对应的区间), 特别是发育初期 (30 d 发育时期); 从 40 d 发育时期到籽粒发育结束时 (80 d 发育时期), 控制大豆籽粒干物质积累的加性 QTL 的连锁群位置变化较多, 表现为发育时期的选择性。在 6 个不同的发育时期中, 除 50 d 发育时期以外, 控制大豆籽粒干物质积累的上位性 QTL 主要集中在 C2 连锁群 (从 OPK14-70 到 satt202 区间, 即 QTL dmaC2-1 所对应的区间) 和 D1b 连锁群 (从 satt537 到 sat-135 区间, 即 QTL dmaD1b-1 所对应的区间) 之间。

关键词: 大豆 (*Glycine max* L. Merri); 籽粒干物质积累; QTL; 加性效应; 上位性效应; 环境互作效应

Dynamic QTL Analysis of Dry Matter Accumulation in Soybean Seed at Different Developmental Stages

HAN Ying-peng^{1,2}, TENG Wei-li², DU Yu-ping², SUN De-sheng², ZHANG Zhong-chen², XU Xiang-ling¹

(¹Life Science and Technology College, Harbin Normal University, Harbin 150025; ²Soybean Research Institute/Key Laboratory of Soybean Biology of the Ministry of Education of China, Northeast Agricultural University, Harbin 150030)

Abstract: 【Objective】 To explore the additive (A), epistatic (AA) and quantitative trait locus (QTL) × environment interaction effects (QE) of QTL on dry matter accumulation of soybean seed for deepen understanding the nature of the yield formation and accelerating the breeding process. 【Method】 The aim of the present study was to measure A, AA and QE effects of QTL on dry matter accumulation in a population of 143 F_{5:9}, F_{5:10} and F_{5:11} derived recombinant inbred lines developed from the cross between the soybean cultivars Charleston and Dongnong 594. 【Result】 Thirteen QTLs with A effect were detected at different developmental stages, eight of which had significant additive × environment (AE) effect. Fourteen AA pairwise QTLs were found,

收稿日期: 2009-09-07; 接受日期: 2010-02-09

基金项目: 国家“863”计划项目 (2006AA10Z1F1 和 2006AA100104-4)、黑龙江省教育厅面上项目 (11541025)、哈尔滨市科技创新人才研究专项 (2009RFQXN085)

作者简介: 韩英鹏, 博士研究生。Tel: 0451-55191041; E-mail: hyp234286@yahoo.com.cn. 通信作者徐香玲, 教授, 博士。Tel: 0451-86840570; E-mail: xx18761@126.com

eight of which showed significant epistatic \times environment (AAE) effect. Furthermore, only dmaC2_2, QTL with A effect could be found from 30 day to 80 day developmental stage, other QTLs with A effect and 14 AA pairwise QTLs were only found at some developmental stages. 【Conclusion】 The number of QTL with A effect and phenotypic variation explained by QTL with A effect, present “S” curve from 30 day to 80 day developmental stage, which was similar to phenotypic variation of dry matter accumulation of soybean seed. However, phenotypic variation explained by these AA pairwise QTLs was relatively stable and small. Additive effect, being high in 30 day developmental stage, decreased from 40 day to 70 day developmental stage, rising at 80 day developmental stage. Epistatic effects continuously rised from 30 day to 70 day developmental stage, slightly declined at 80 day developmental stage. QTL \times environment effect had a greater impact on the dry matter accumulation of soybean seed from 30 day to 80 day developmental stage. QTL with additive effect, mostly located in linkage group C2 (the interval from OPK14_70 to satt134, corresponding to QTL including dmaC2_1, dmaC2_2 and dmaC2_3) at six developmental stages, especially at 30 day developmental stage. Loci of linkage group of QTL with additive effect had most change from 40 day to maturity, which had selectivity at developmental stage. QTL with epistasis effect, mostly located between linkage group C2 (the interval from OPK14_70 to satt134, corresponding to QTL dmaC2_1) and linkage group D1b (the interval from satt537 to sat_135, corresponding to QTL dmaD1b_1) at most developmental stages, except for 50 day developmental stage.

Key words: soybean (*Glycine max* L. Merri); dry matter accumulation of seed; QTL; additive effect; epistemic effect; environment interaction effects

0 引言

【研究意义】在大豆籽粒形成过程中, 籽粒干物质积累呈递增的曲线或呈“S”型曲线变化, 而籽粒干物质的积累能力是产量形成的重要影响因素之一^[1]。目前国内外学者多通过调节栽培模式^[2-6]和控制营养元素的供应量^[7-14]等来调控大豆籽粒干物质的积累量。由于缺乏合适的分析手段和统计方法, 人们对于大豆籽粒干物质积累的动态发育本质长期认识不足。【前人研究进展】吴为人等^[15]提出新的 QTL 定位策略和方法-动态定位 (dynamic mapping) 可有效地利用性状发育过程中的遗传信息, 大幅度提高 QTL 定位的灵敏度和准确度, 并能揭示 QTL 的表达动态, 从而使 QTL 定位研究进入发育数量遗传学这个新领域。这种从静态分析转向动态分析, 可认为是 QTL 定位研究的最新进展。在此基础上, 朱军^[16]提出了估算条件遗传方差分量和预测条件遗传效应的统计分析方法, 能有效地检测出特定时段内基因表达的净效应。应用这种方法, Yan 等^[17]、何慈信等^[18]对水稻的株高、分蘖数、穗干物质重的发育动态进行了 QTL 定位, 严建兵等^[19]对玉米株高进行了 QTL 动态分析, 李卫华等^[20]对小麦 GMP 含量的发育动态进行了 QTL 定位, 刘丽等^[21]对小麦谷蛋白膨胀指数发育动态进行了 QTL 分析, 孙德生等^[22]对大豆株高的发育动态进行了 QTL 分析。Yang 等^[23]又进一步开发出基于 Windows 的相应计算机分析软件, 方便和简化了分析过程。【本研究切入点】但到目前为止, 关于大豆籽粒干物质积累

的发育动态 QTL 定位的研究却鲜见报道。本研究基于重组自交系并通过前期构建的分子遗传连锁图谱, 对不同发育时期大豆籽粒干物质积累进行 QTL 动态分析。【拟解决的关键问题】在分子水平探索控制大豆籽粒干物质积累的遗传规律, 从而明确大豆籽粒干物质积累的发育机制和大豆产量形成的机理。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究以遗传差别较大的美国大豆品种 Charleston 为母本, 东农 594 为父本及二者杂交所得 F₅ 所衍生的 143 个 F_{5:9}、F_{5:10} 和 F_{5:11} 重组自交系为研究材料, 于 2004 年、2005 年和 2006 年将 143 个 F_{5:9}、F_{5:10} 和 F_{5:11} 在东北农业大学香坊农场试验田种植, 2 行区、每行 3 m 长, 随机区组设计, 3 次重复, 精量点播, 株距 0.06 m, 田间管理同一般大田管理。

以株系内 50% 植株开花作为该株系的开花期, 分别记录每一株系的花期, 从开花后 30 d 开始, 每 10 d 取一次样, 取样时, 随机地从每个家系、每次区组重复中的每行挑取 10 株大豆植株挂牌, 作为取荚植株, 即 2 行区共挑取 20 株大豆植株作为取荚植株; 取荚时每次随机地从 20 个取荚植株中的 10 个取荚植株, 摘取 5—7 节间的 10 个荚, 并重复取荚 3 次, 即每个家系共取 30 个荚, 每个时期每个家系的区组共 3 次重复, 即共计 90 个荚的籽粒用来评价该时期的大豆籽粒干物质的表现型值, 直至大豆籽粒成熟。取完样后, 剥出籽粒, 称豆粒鲜重并记录, 于 105℃ 烘箱内烘 30

min, 然后置 50—70℃烘箱烘干至恒重, 称重并记录。

1.2 分子遗传图谱

孙德生等^[22]构建的一个包括 164 个 SSR 标记和 35 个 RAPD 标记覆盖 20 个连锁群的分子遗传连锁图谱, 该图谱全长 3 067.28 cM, 分子标记间平均距离 15.65 cM, 分子标记间距离最远的为 48.8 cM, 分子标记间距离最近的为 0.5 cM。分子标记在连锁群上的分布是不同的, 最多的 D1a 连锁群有 22 个标记, 最少的 C1 连锁群有 2 个标记。本研究将以此图谱为基础, 对不同发育时期大豆籽粒干物质积累进行 QTL 动态分析。

1.3 统计分析

利用基于混合线性模型的 QTL Network 2.0^[23]软件进行 QTL 分析。以 $P=0.005$ 为统计检测阈值, 即当标记的 P 值小于统计检测阈值时, 认为该分子标记处存在 1 个与性状有关的 QTL; 最后将检测到的所有 QTL 以及它们之间的上位性互作整合到一个全 QTL 模型中, 用基于 Gibbs 抽样的 Bayesian 方法估计遗传

效应。如在多个发育时期、并在同一连锁群的相同区间内, 检测到多个位置相似的 QTL (≤ 5 cM), 为表述方便, 在本研究中将其称为一个 QTL。

2 结果

2.1 表现型分析

表 1 反映了 6 个不同发育时期的重组自交系群体及其亲本的籽粒干物质的表现型值(用百粒重表示)。从表 1 中可以看出, 在 6 个不同发育时期, 2 个亲本间均有差异, 高值亲本(东农 594)与低值亲本(Charleston)之间的差异随着发育时期增加而逐渐加大, 在 60 d 发育时期, 二者差异达到最大; 在 70 d 发育时期, 二者差异有所下降; 但当到达成熟期时(80 d 发育时期), 二者差异略有上升。

从表 1 中可以看出, 重组自交系群体的籽粒干物质平均值的增量随着发育时期的增加而逐渐增加, 在 60 d 发育时期, 重组自交系的籽粒干物质平均值的增量达到最大, 这与大豆在该时期快速增长的事实相符;

表 1 父母本及重组自交系在不同发育时期干物质积累的遗传参数统计

Table 1 Statistical analysis of dry matter accumulation (delegated by 100-seed weights) at six developmental stages

性状 Trait	发育时期 Developmental stage	年份 Year	父母本 Parent		重组自交系 Recombinant inbred line					
			Charleston	东农 594 Dongnong 594	范围 Range	平均值 Mean	变异度 Coefficient of variation (%)	误差方差 Error variance	处理方差 Treatment variance	F 值 F value
百粒重 100-seed weight (g)	30 天 30 day	2004	0.42	1.43	0.20—2.82	1.17	36.46	0.21	1.13	5.38*
		2005	0.70	0.81	0.15—3.50	1.26	56.68	0.52	5.37	10.32*
	40 天 40 day	2006	0.41	1.60	0.38—6.20	2.19	57.46	0.61	6.09	9.98*
		2004	2.19	2.53	2.60—3.59	3.05	35.08	2.03	10.91	5.37*
		2005	2.50	3.83	1.71—10.02	4.89	30.07	3.64	39.49	10.84*
	50 天 50 day	2006	3.36	6.41	1.58—13.10	6.40	41.56	3.75	43.52	11.60*
		2004	3.69	6.01	3.13—12.74	6.50	26.51	5.87	50.43	8.59*
		2005	6.97	10.91	5.26—15.97	9.98	22.91	4.87	57.96	11.90*
	60 天 60 day	2006	5.99	11.60	3.08—18.95	11.73	25.32	6.32	52.59	8.32*
		2004	7.27	14.30	5.21—17.45	10.94	22.15	4.32	57.92	13.41*
		2005	12.84	16.76	9.16—22.53	15.59	15.89	4.91	58.77	11.96*
	70 天 70 day	2006	12.67	18.30	10.33—23.04	15.57	14.80	7.07	69.2	9.78*
		2004	10.44	15.93	8.88—19.82	14.07	15.99	2.11	32.23	15.27*
		2005	14.32	19.08	13.10—25.90	17.45	11.81	1.00	8.21	8.21*
	80 天 80 day	2006	15.41	19.37	12.04—24.07	16.99	12.56	1.21	10.21	8.43*
		2004	11.91	19.33	11.03—24.56	16.07	14.37	1.02	8.38	8.21*
		2005	15.65	19.85	13.45—27.27	18.33	11.24	0.92	10.21	11.09*
			2006	15.82	19.45	12.27—24.14	17.87	11.48	1.21	13.21

* 代表 0.05 显著水平 * Significant level at 0.05

在 70 d 发育时期, 重组自交系群体的籽粒干物质平均值的增量逐渐降低, 直至成熟期 (80 d 发育时期)。

从不同发育时期重组自交系群体的变化范围可以看出 (表 1), 在每个发育时期都有籽粒干物质超亲的家系, 即本研究所采用的重组自交系群体的表现型值变异较大。

从不同发育时期的重组自交系群体的变异度可以看出 (表 1), 从 30 d 发育时期到 50 d 发育时期的变异度较大, 甚至达到了 50% 以上; 但从 60 d 发育时期到 80 d 发育时期的变异度较低, 一般在 20% 以下。另外, 每个发育时期的籽粒干物质表现型值的误差方差、处理方差之比较小 (表 1), 因此该重组自交系群体的表现型值用于 QTL 分析有较大的可信度。

2.2 不同发育时期籽粒干物质积累的动态 QTL 分析

利用基于混合线性模型的 QTL Network 2.0 软件^[23], 在 $P < 0.005$ 时, 在不同发育时期检测到与大豆干物质积累相关的 13 个加性 QTL 和 14 对上上位性 QTL, 其中 8 个加性 QTL 和 8 对上上位性 QTL 存在与环境互作效应。

在 30 d 发育时期, 共发现 3 个加性 QTL, 均位于 C2 连锁群上, 可分别解释籽粒干物质积累的 31.18%、8.81% 和 20.01% 的表型变异, 3 个加性 QTL 的增效等位基因均来源于父本东农 594, 这与东农 594 具有较高的干物质积累量是一致的 (表 2, 图 1)。这 3 个加性 QTL 都与环境存在互作效应, 即都具有加性与环境互作效应, 在不同的环境条件下可解释从 1.99% 到 4.57% 的表型变异 (表 2, 图 1)。在 30 d 发育时期, 还检测到 2 对上上位性 QTL (dmaEP_1 和 dmaEP_2), 分别存在于连锁群 C2—C2、C2—D1b, 可分别解释 5.60% 和 2.86% 的表型变异, 且分别能在 2 个和 1 个环境条件下与环境存在互作效应 (表 3, 图 2)。

在 40 d 发育时期, 共检测到 7 个加性 QTL, 分别位于 A2、C2、C2、C2、D1b、E 和 M 连锁群上, 可分别解释 5.56%、7.67%、8.98%、12.29%、16.34%、7.75% 和 7.76% 的表型变异, 其中 dmaD1b_1 能够解释的表型变异最大, 达 16.34%。dmaA2_1、dmaC2_1 和 dmaE_1 位点的增效等位基因来源于 Charleston, dmaC2_2、dmaC2_3、dmaD1b_1 和 dmaM_1 的增效等位基因来源于东农 594。这 7 个加性 QTL, 除 dmaE_1 和 dmaM_1 外, 其余 5 个加性 QTL 至少能在 1 个环境条件下存在与环境互作效应, 能够解释从 2.39% 到 6.60% 的表型变异 (表 2, 图 1)。5 对控制籽粒干

物质积累的上位性 QTL (dmaEP_1、dmaEP_2、dmaEP_3、dmaEP_4、dmaEP_5) 存在于连锁群 C2—C2、C2—D1b、A1—C2、C2—D1b、D1b—M, 可解释从 2.03% 到 7.56% 的表型变异, 这 5 对上上位性 QTL 均存在与环境互作效应, 可解释从 1.04% 到 6.32% 的表型变异 (表 3, 图 2)。

在 50 d 发育时期, 共发现 6 个加性 QTL, 分别位于 A1、A2、C2、C2、E、G 连锁群上, 可解释从 2.41% 到 20.08% 的表型变异, 其中 dmaA2_1 可解释 20.08% 的表型变异。另外, dmaA2_1、dmaC2_1、dmaE_2 和 dmaG_1 的增效等位基因均来源于 Charleston, dmaA1_1 和 dmaC2_2 的增效等位基因均来源于东农 594; 其中 dmaA2_1、dmaC2_1、dmaC2_2 等 3 个加性 QTL 存在与环境互作效应, 能够解释从 1.98% 到 8.81% 的表型变异 (表 2, 图 1)。另外, 本时期还发现 1 对控制籽粒干物质积累的上位性 QTL (dmaEP_6), 位于连锁群 E—G, 可解释 5.05% 的表型变异 (表 3, 图 2)。

在 60 d 发育时期, 共检测到 5 个加性 QTL, 分别位于 C2、C2、E、F 和 L 连锁群上, 能够解释从 6.43% 到 12.63% 的表型变异, 其中 dmaL_1 可解释 12.63% 的表型变异。dmaE_1 和 dmaF_1 的增效等位基因均来源于 Charleston, dmaC2_2、dmaC2_3 和 dmaL_1 的增效等位基因均来源于东农 594。这 5 个加性 QTL 中, dmaC2_2、dmaE_1 和 dmaL_1 等 3 个加性 QTL 存在与环境互作效应, 可解释从 2.97% 到 5.43% 的表型变异 (表 2, 图 1)。另外, 本时期还发现 4 对控制籽粒干物质积累的上位性 QTL (dmaEP_4、dmaEP_7、dmaEP_8 和 dmaEP_9), 存在于连锁群 C2—D1b、C2—L、D1b—F 和 D1b—L, 可解释从 1.43% 到 4.11% 的表型变异, 其中 dmaEP_4 和 dmaEP_7 存在与环境互作效应, 可解释从 3.01% 到 5.53% 的表型变异 (表 3, 图 2)。

在 70 d 发育时期, 共检测到 6 个加性 QTL, 分别位于 A1、A2、C2、C2、C2 和 G 连锁群上, 能够解释从 3.32% 到 15.43% 的表型变异, 其中 dmaA2_1 可解释 15.43% 的表型变异。dmaA1_2、dmaA2_1 和 dmaG_1 的增效等位基因均来源于 Charleston, dmaC2_1、dmaC2_2 和 dmaC2_3 的增效等位基因均来源于东农 594。这 6 个加性 QTL 中, dmaA1_2、dmaC2_1、dmaC2_2 和 dmaC2_3 存在与环境互作效应, 可解释从 3.31% 到 8.00% 的表型变异 (表 2, 图 1)。另外, 本时期还发现 5 对控制籽粒干物质积累的上位

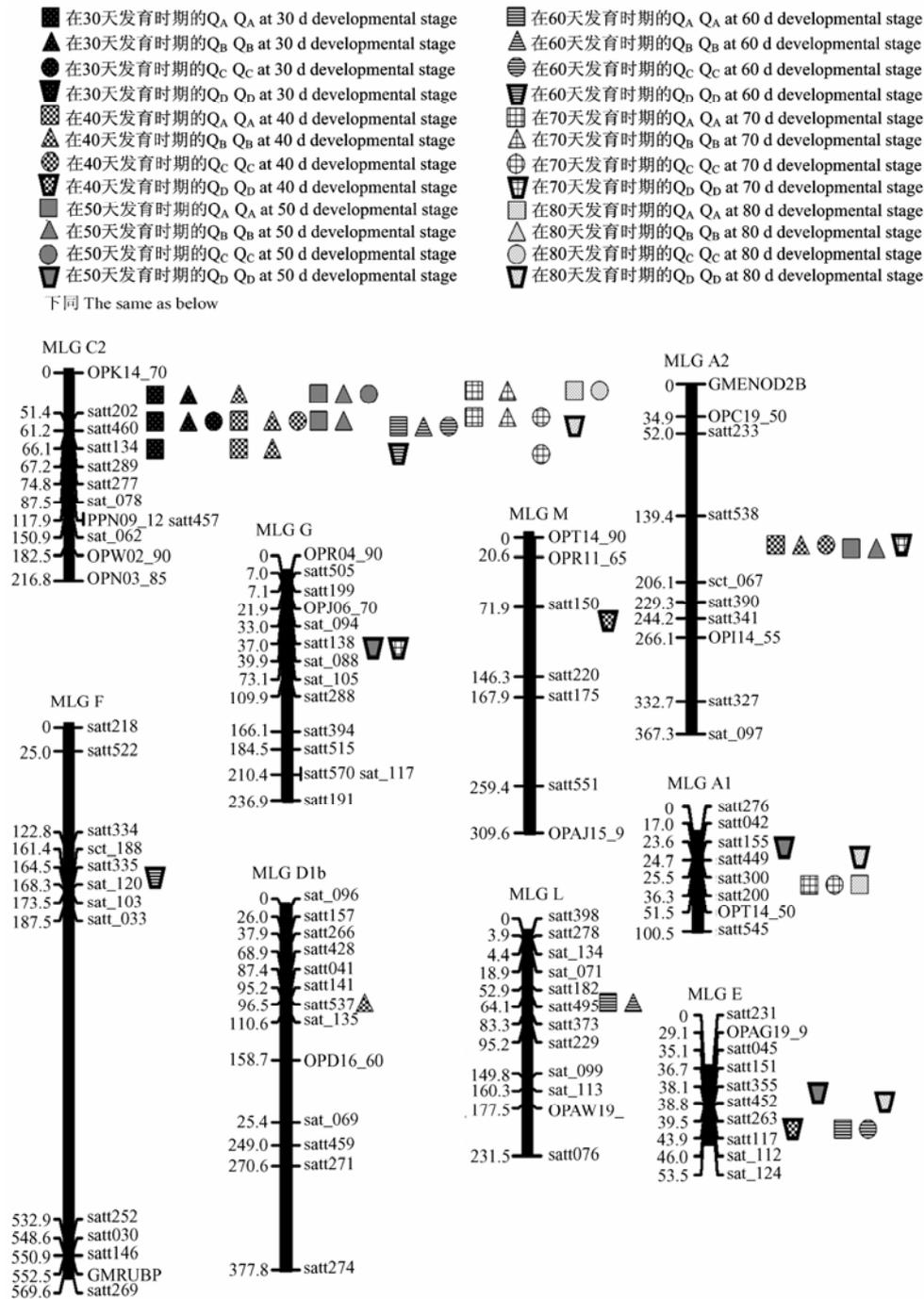
表 2 在不同发育时期影响大豆干物质积累 QTL 的加性效应 (A) 和加性与环境互作效应 (AE) 分析

Table 2 Estimated additive (A) and additive \times environment interaction (AE) effects on dry matter accumulation QTL at six different developmental stages in three environments

QTL	标记区间 Marker interval	时期 Stage	QTL 与左端 标记距离 The distance between QTL and left markers	F 值 F value	加性效应 (A) Additive effect	贡献率 H ² (%)	加性 \times 环境 1		加性 \times 环境 2		加性 \times 环境 3	
							A \times E1		A \times E2		A \times E3	
							效应 A \times E1	贡献率 H ² (%)	效应 A \times E2	贡献率 H ² (%)	效应 A \times E3	贡献率 H ² (%)
dmaC2_1	OPK14_70—satt202	30 d	23.10 cM	29.55	-0.41	31.18	-1.14	2.31	0.55	4.54		
dmaC2_2	satt202—satt460	30 d	3.20 cM	30.65	-0.47	8.81	-0.17	2.76	-2.89	2.21	3.06	1.99
dmaC2_3	satt460—satt134	30 d	2.10 cM	9.43	-0.54	20.01	0.30	4.57				
dmaA2_1	Satt538—Sct_067	40 d	12.71 cM	17.07	0.14	5.56	0.49	5.84	0.51	2.64	-1.00	3.53
dmaC2_1	OPK14_70—satt202	40 d	20.39 cM	5.61	1.09	7.67			0.57	2.75		
dmaC2_2	satt202—satt460	40 d	2.70 cM	9.85	-0.51	8.98	1.09	3.41	-0.01	6.60	-1.08	5.92
dmaC2_3	satt460—satt134	40 d	2.40 cM	19.50	-0.41	12.29	-0.57	5.77	-0.59	1.76		
dmaD1b_1	satt537—sat_135	40 d	10.79 cM	34.90	-0.70	16.34			-0.62	2.39		
dmaE_1	satt263—satt117	40 d	2.37 cM	35.83	0.58	7.75						
dmaM_1	satt150—satt220	40 d	4.20 cM	6.58	-0.32	7.76						
dmaA1_1	satt155—satt449	50 d	0.77 cM	7.41	-1.08	2.41						
dmaA2_1	satt538—sct_067	50 d	14.22 cM	11.35	0.55	20.08	-1.37	3.77	1.37	8.81		
dmaC2_1	OPK14_70—satt202	50 d	19.48 cM	7.53	0.17	15.04	-0.99	1.47	0.49	1.98	0.50	2.62
dmaC2_2	satt202—satt460	50 d	4.10 cM	27.34	-0.55	10.43	0.94	6.76	-0.94	5.47		
dmaE_2	satt355—satt452	50 d	1.01 cM	23.84	0.73	5.21						
dmaG_1	satt138—sat_088	50 d	0.45 cM	28.24	0.78	5.22						
dmaC2_2	satt202—satt460	60 d	3.50 cM	16.79	-0.43	6.90	-1.01	3.65	-0.92	2.97	1.93	5.43
dmaC2_3	satt460—satt134	60 d	1.90 cM	20.57	-0.51	10.76						
dmaE_1	satt263—satt117	60 d	1.89 cM	17.47	1.16	6.43	-0.02	4.85			0.02	4.28
dmaF_1	satt335—sat_120	60 d	2.11 cM	23.89	0.47	8.59						
dmaL_1	satt182—satt495	60 d	1.89 cM	10.43	-0.73	12.63	-0.67	3.23	0.67	4.02		
dmaA1_2	satt300—satt200	70 d	5.39 cM	27.82	0.39	10.03	-0.34	8.00			0.17	5.52
dmaA2_1	satt538—sct_067	70 d	10.88 cM	9.37	0.99	15.43						
dmaC2_1	OPK14_70—satt202	70 d	22.15 cM	24.87	-0.13	8.79	-0.94	7.85	0.44	4.98		
dmaC2_2	satt202—satt460	70 d	3.50 cM	28.50	-0.47	4.45	0.55	3.58	0.46	4.65	-1.01	3.98
dmaC2_3	satt460—satt134	70 d	2.00 cM	14.28	-0.67	8.00					-0.54	3.31
dmaG_1	satt138—sat_088	70 d	1.19 cM	36.12	1.06	3.32						
dmaA1_2	satt300—satt200	80 d	4.99 cM	13.29	0.41	26.21	-0.57	5.09				
dmaA1_1	satt155—satt449	80 d	1.02 cM	7.31	-0.14	8.00						
dmaC2_1	OPK14_70—satt202	80 d	20.29 cM	23.64	-0.65	4.28	-1.12	4.83			1.87	3.76
dmaC2_2	satt202—satt460	80 d	2.90 cM	9.97	-1.08	12.44						
dmaE_2	satt355—satt452	80 d	1.21 cM	30.35	0.37	10.51						

E1: 哈尔滨, 2004; E2: 哈尔滨, 2005; E3: 哈尔滨, 2006

E1: Harbin, 2004; E2: Harbin, 2005; E3: Harbin, 2006



QA: 具有加性效应及加性与 2004 年哈尔滨环境互作效应的 QTL; QB: 具有加性效应及加性与 2005 年哈尔滨环境互作效应的 QTL; QC: 具有加性效应及加性与 2006 年哈尔滨环境互作效应的 QTL; QD: 具有加性效应而不具有加性与环境互作效应的 QTL
 QA: QTL with additive effect + additive×environment effect at Harbin for 2004; QB: QTL with additive effect + additive×environment effect at Harbin for 2005; QC: QTL with additive effect + additive×environment effect at Harbin for 2006; QD: QTL with only additive effect and no additive×environment effect

图 1 具有加性效应及加性与环境互作效应的 QTL

Fig. 1 QTL with additive effect and additive × environment effect

性 QTL (dmaEP_3, dmaEP_4, dmaEP_10, dmaEP_11 和 dmaEP_12), 存在于连锁群 A1—C2、C2—D1b、

A1—C2、D1b—G、E—G, 可解释从 3.45% 到 6.62% 的表型变异, 其中 dmaEP_3、dmaEP_4 和 dmaEP_10

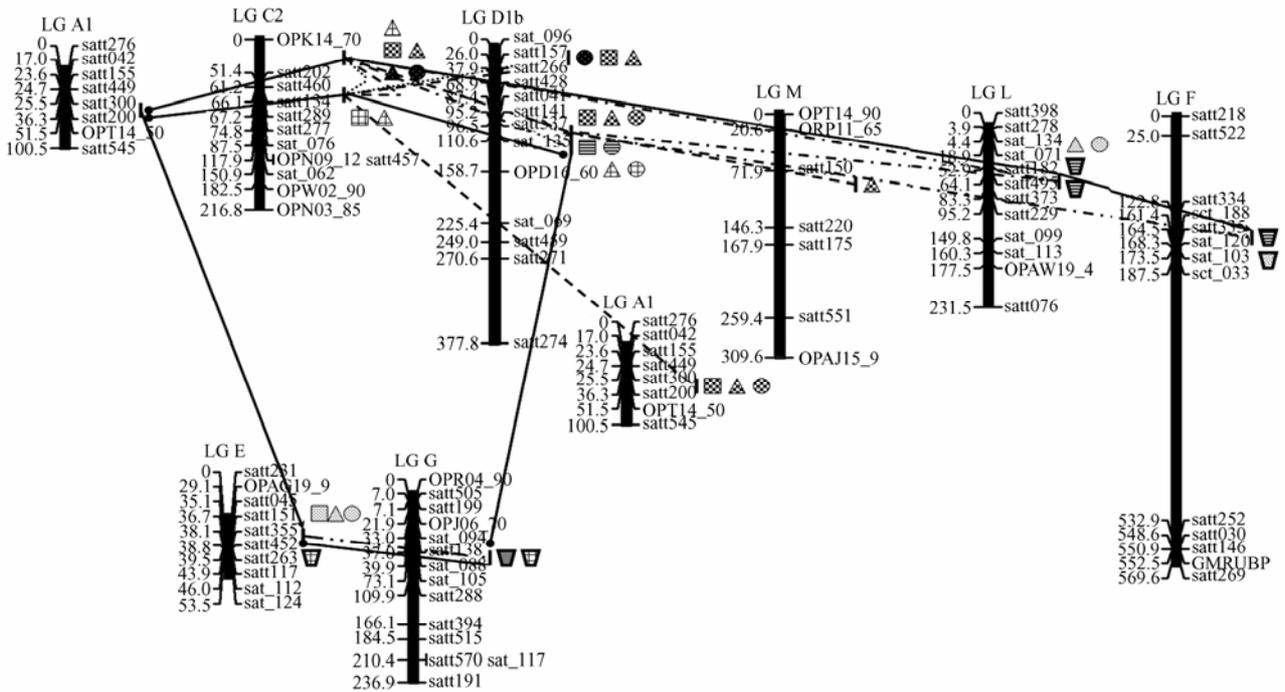
表 3 在不同发育时期影响大豆籽粒干物质积累 QTL 的上位性效应 (AA) 及上位性效应与环境互作效应 (AAE) 的分析.

Table 3 Estimated epistatic (AA) and epistasis \times environment interaction (AAE) effects on dry matter accumulation QTL at six different developmental stages in three environments.

上位性 QTL QTL with epistasis	QTL _i	标记区间 i Interval i	QTL _i 与左端 标记距离 The distance between QTL _i and left markers	QTL _j	标记区间 j Interval j	QTL _j 与左端 标记距离 The distance between QTL _j and left markers	时期 Stage	上位性 效应(AA) Epistatic effect	贡献率 H ² (%)	上位性 \times 环境 1		上位性 \times 环境 2		上位性 \times 环境 3	
										AA \times E1		AA \times E2		AA \times E3	
										效应 AA \times E1	贡献率 H ² (%)	效应 AA \times E2	贡献率 H ² (%)	效应 AA \times E3	贡献率 H ² (%)
dmaEP_1	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	23.10 cM	dmaC2_3	satt460—satt134	2.10 cM	30 d	0.19	5.60			0.27	1.78	0.22	1.59
dmaEP_2	dmaC2_3	satt460—Satt134	2.10 cM	dmaD1b_2	satt157—satt266	4.09 cM	30 d	-0.06	2.86					-0.30	2.91
dmaEP_1	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	20.39 cM	dmaC2_3	satt460—satt134	2.40 cM	40 d	0.42	7.56	-0.11	2.80	-0.13	5.31		
dmaEP_2	dmaC2_3	satt460—satt134	2.40 cM	dmaD1b_2	satt157—satt266	5.57 cM	40 d	0.14	7.08	0.86	4.21	0.30	6.32		
dmaEP_3	dmaA1_2	satt300—satt200	4.87 cM	dmaC2_3	satt460—satt134	2.40 cM	40 d	-0.27	2.03	0.06	2.19	-0.21	1.04	0.15	3.04
dmaEP_4	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	20.39 cM	dmaD1b_1	satt537—sat_135	10.79 cM	40 d	-0.24	5.71	-0.07	3.97	-0.06	3.02	-0.20	2.87
dmaEP_5	dmaD1b_1	satt537—sat_135	10.79 cM	dmaM_1	satt150—satt220	4.20 cM	40 d	0.04	4.44			-0.62	3.25		
dmaEP_6	dmaE_2	satt355—satt452	1.01 cM	dmaG_1	satt138—sat_088	0.45 cM	50 d	-0.23	5.05						
dmaEP_4	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	22.17 cM	dmaD1b_1	satt537—sat_135	8.32 cM	60 d	0.06	4.11	0.43	5.53			0.06	4.28
dmaEP_7	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	22.17 cM	dmaL_1	satt182—satt495	1.89 cM	60 d	0.20	3.89			-0.49	3.01		
dmaEP_8	dmaD1b_1	satt537—sat_135	8.32 cM	dmaF_1	satt335—sat_120	2.11 cM	60 d	0.22	1.43						
dmaEP_9	dmaD1b_1	satt537—sat_135	8.32 cM	dmaL_1	satt182—satt495	1.89 cM	60 d	0.08	2.98						
dmaEP_3	dmaA1_2	satt300—satt200	5.39 cM	dmaC2_3	satt460—satt134	2.00 cM	70 d	-0.29	6.57	0.01	4.13	0.12	3.21		
dmaEP_4	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	22.15 cM	dmaD1b_1	satt537—sat_135	12.21 cM	70 d	0.06	5.43			0.17	4.52	0.28	3.89
dmaEP_10	dmaA1_2	satt300—satt200	5.39 cM	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	22.15 cM	70 d	-0.69	3.45			0.05	2.72		
dmaEP_11	dmaD1b_1	satt537—sat_135	12.21 cM	dmaG_1	satt138—sat_088	1.19 cM	70 d	0.30	4.90						
dmaEP_12	dmaE_1	satt263—satt117	2.33 cM	dmaG_1	satt138—sat_088	1.19 cM	70 d	0.27	6.62						
dmaEP_7	dmaC2_1	OPK14_70—satt202	20.29 cM	dmaL_1	satt182—satt495	2.04 cM	80 d	0.11	3.32			0.12	4.70	0.63	3.87
dmaEP_13	dmaA1_2	satt300—satt200	4.99 cM	dmaE_2	satt355—satt452	1.21 cM	80 d	-0.04	4.29	0.12	3.17	0.19	5.35	0.26	4.76
dmaEP_14	dmaF_2	sct_188—satt335	0.1 cM	dmaL_1	satt182—satt495	1.21 cM	80 d	0.20	5.38						

E1: 哈尔滨, 2004; E2: 哈尔滨, 2005; E3: 哈尔滨, 2006 E1: Harbin, 2004; E2: Harbin, 2005; E3: Harbin, 2006

..... 在 30 天发育时期的上位性 QTL QTL with epistasis effect at 30 d developmental stage
 - - - - 在 40 天发育时期的上位性 QTL QTL with epistasis effect at 40 d developmental stage
 - · - · 在 50 天发育时期的上位性 QTL QTL with epistasis effect at 50 d developmental stage
 - - - - 在 60 天发育时期的上位性 QTL QTL with epistasis effect at 60 d developmental stage
 —●— 在 70 天发育时期的上位性 QTL QTL with epistasis effect at 70 d developmental stage
 —●— 在 80 天发育时期的上位性 QTL QTL with epistasis effect at 80 d developmental stage



QA: 具有上位性及上位性与 2004 年哈尔滨环境互作效应的 QTL; QB: 具有上位性效应及上位性效应与 2005 年哈尔滨环境互作效应的 QTL; QC: 具有上位性效应及上位性与 2006 年哈尔滨环境互作效应的 QTL; QD: 具有上位性效应而不具有上位性与环境互作效应的 QTL
 QA: QTL with epistasis effect + epistasis x environment effect at Harbin for 2004; QB: QTL with epistasis effect + epistasis x environment effect at Harbin for 2005; QC: QTL with epistasis effect + epistasis x environment effect at Harbin for 2006; QD: QTL with only epistasis effect and no epistasis x environment effect

图 2 具有上位性及上位性与环境互作效应的 QTL

Fig. 2 QTL with epistasis effect and epistasis x environment effect

存在与环境互作效应，可解释从 2.72% 到 4.52% 的表型变异（表 3，图 2）。

在 80 d 发育时期，共检测到 5 个加性 QTL，分别位于 A1、A1、C2、C2 和 E 连锁群上，能够解释从 4.28% 到 26.21% 的表型变异，其中 dmaA1_2 可解释 26.21% 的表型变异。dmaA1_2 和 dmaE_2 的增效等位基因均来源于 Charleston，dmaA1_1、dmaC2_1 和 dmaC2_2 的增效等位基因均来源于东农 594。这 5 个加性 QTL 中，dmaA1_2 和 dmaC2_1 存在与环境互作效应，可解释从 3.76% 到 5.09% 的表型变异（表 2，图 1）。另外，本时期还发现 3 对控制籽粒干物质积累的上位性 QTL（dmaEP_7、dmaEP_13 和 dmaEP_14），存在于连锁群 C2—L、A1—E 和 F—L，可解释从 3.32% 到 5.38% 的表型变异，其中 dmaEP_7 和 dmaEP_13 存

在与环境互作效应，可解释从 3.17% 到 5.35% 的表型变异（表 3，图 2）。

比较不同发育时期，可以看出，在 30 d 发育时期控制大豆籽粒干物质积累的 QTL 数目较少（仅有 3 个加性 QTL 和 2 对上位性 QTL），但加性 QTL 能够解释表型变异较大（从 8.81% 到 31.18%），在该时期遗传效应以加性效应为主，其次为 QTL x 环境互作效应，加性加性上位性效应在该时期对籽粒干物质积累影响较小；在 40 d 发育时期，控制大豆籽粒干物质积累的 QTL 数目开始增多（7 个加性 QTL 和 5 对上位性 QTL），但加性 QTL 能够解释的表型变异开始下降（从 5.56% 到 16.34%），在该时期遗传效应以加性效应和加性加性上位性效应为主，QTL x 环境互作效应影响相对较小；在 50 d 发育时期，加性 QTL 数目（6

个)和加性 QTL 能够解释的表型变异(从 2.41%到 20.08%)与 40 d 发育时期相似,但在该时期仅发现 1 对上位性 QTL,在该时期遗传效应以加性效应为主, QTL \times 环境互作效应其次,加性加性上位性效应在该时期影响较小;在 60 d 发育时期, QTL 数目(5 个加性 QTL 和 4 对上位性 QTL)和加性 QTL 能够解释的表型变异(从 6.43%到 12.63%)与 40 d 发育时期相似,而在该时期的遗传效应的构成与 50 d 发育时期的遗传效应构成相似,但加性加性上位性效应开始明显增强;在 70 d 发育时期, QTL 数目(6 个加性 QTL 和 5 对上位性 QTL)及加性 QTL 能够解释的表型变异(从 3.32%到 15.43%)与 40 d 和 60 d 发育时期相似,在该时期加性加性上位性效应增强为主要遗传效应,但加性效应和 QTL \times 环境互作效应在该时期对大豆籽粒干物质积累仍有相当大的影响;在 80 d 发育时期, QTL 数目(5 个加性 QTL 和 3 对上位性 QTL)及加性 QTL 能够解释的表型变异(从 4.28%到 26.21%)与 30 d 发育时期相似,在本发育时期遗传效应以加性效应和加性加性上位性效应为主, QTL \times 环境互作效应在该时期影响相对降低;在 30 d 至 80 d 的 6 个发育时期中,上位性 QTL 能够解释的表型变异相对较小(仅 5%左右)。

3 讨论

不同发育时期的大豆籽粒干物质积累是影响终止时期大豆产量的重要因素,同时又是植物发育生物学研究的模式性状之一。利用分子标记构建的遗传连锁图谱对控制大豆籽粒干物质积累 QTL 进行动态分析,可以了解控制大豆籽粒干物质积累基因(QTL)的遗传规律及其对大豆籽粒发育的影响,从而探明产量形成的规律,丰富大豆高产理论基础,指导大豆生产。目前,对控制大豆籽粒干物质积累 QTL 进行动态分析,在国内外均属鲜见。

3.1 本研究在不同时期或不同环境条件下检测到相同 QTL 较少的原因

本研究在不同时期、不同环境条件下,检测到相同 QTL 的数目较少,原因可能如下:(1)发育遗传学认为任何性状的发育都是一组有关基因在时空上有序表达的结果,即基因的表达具有时空性和选择性^[24]。说明基因在作物生长发育过程中的不同时期或不同阶段的表达是不同的,不同的基因可以在不同的时期表达,也可以在相同的时期表达。而基因的表达依赖于特定的环境^[25], QTL 与环境互作能够影响数量

性状表达。(2)在本研究中采用 1 个地点 3 年重复试验(即 3 个环境)且每个环境取样时期都是开花后 30 d 到开花后 80 d 结束,这一取样时间内的气候变化,各个环境也各不相同,这些环境因素的综合作用将导致各个环境不同时期或同一时期不同环境所检测到的 QTL 的不同。(3)在本研究中,从 30 d 到 50 d 发育时期,大豆籽粒干物质表现型值的变异度较大,甚至超过了 50%,一般来说,利用其进行 QTL 分析可信度较低,但多个环境下能够重复出现的 QTL(如 dmaC2_2),仍然具有较大的利用价值。(4) QTL 定位结果往往取决于构建图谱标记的饱和度,标记越多精度越高。而本研究所采用的遗传连锁图谱仅仅包括 164 个 SSR 和 35 个 RAPD 标记,数目偏少;影响定位结果的另一个重要因素是群体大小,本研究所采用的重组自交系包含了 143 个家系,群体不够大。标记饱和度和群体大小这 2 个因素直接限制了本研究检测到的 QTL 数目。很可能有一些基因效应较弱的 QTL 没有检测出来,也就导致一些在不同时期都表达或不同环境条件下同一时期表达的 QTL 没有检测出来。

3.2 不同发育时期的 QTL 数目及其遗传效应的比较

本研究表明,随着大豆籽粒的生长和发育,控制籽粒干物质积累的不同基因系统(QTL)在表达。在籽粒干物质发育的 6 个时期,共检测到 13 个加性 QTL,但只有 dmaC2_2 能够在 6 个发育时期同时被检测到,而其它 12 个加性 QTL 只在某个或某些发育时期被检测到。在本研究中,在 30 d 发育时期,发现 QTL 数目偏少、但其能够解释的表型变异较大(表 2,图 1),这与该时期大豆籽粒干物质的积累较慢且涉及的 QTL 较少是一致的(表 1)。本研究表明,随着大豆籽粒干物质的积累,所涉及的 QTL 逐渐增多,但其能够解释的表型变异与发育初期(开花后 30 d)相比有所下降。

本研究中,在不同发育时期共检测到 14 对上位性 QTL,其上位性效应值均较小(表 3,图 2),能够解释的表型变异大多不超过 5%,这表明上位性 QTL 只能在一定程度上影响大豆籽粒干物质的积累。

4 结论

在 6 个不同的发育时期,加性 QTL 数目、加性 QTL 能够解释的表型变异呈现“S”型曲线变化,与大豆籽粒干物质积累的表现型变化相似,而上位性 QTL 能够解释的表型变异相对稳定且较小(仅 5%左右)。从效应值上看,加性效应在籽粒发育开始时(30

d 发育时期)较大,从 40 d 发育时期开始降低,在 70 d 发育时期降至最低,在籽粒发育结束时(80 d 发育时期)略有上升;上位性效应从 30 d 发育时期到 70 d 发育时期一直上升,在籽粒发育结束时(80 d 发育时期)略有下降;QTL×环境互作效应在 6 个发育时期均有较大影响。从连锁群的位置上看,在 6 个不同的发育时期控制大豆籽粒干物质积累的加性 QTL 主要集中在 C2 连锁群(从 OPK14_70 到 satt134 区间,即 QTL dmaC2_1、dmaC2_2、dmaC2_3 所对应的区间),特别是发育初期(30 d 发育时期);从 40 d 发育时期到籽粒发育结束时(80 d 发育时期),控制大豆籽粒干物质积累的加性 QTL 的连锁群位置变化较多,表现为时期的选择性。在 6 个不同的发育时期中,除 50 d 发育时期外,控制大豆籽粒干物质积累的上位性 QTL 主要集中在 C2 连锁群(从 OPK14_70 到 satt202 区间,即 QTL dmaC2_1 所对应的区间)和 D1b 连锁群(从 satt537 到 sat_135 区间,即 QTL dmaD1b_1 所对应的区间)之间。

References

- [1] 李志刚, 宋书宏, 李瑞平, 苏 辉, 刘玉平. 大豆子粒中干物质、脂肪和蛋白质积累规律的研究. 作物杂志, 2008(4): 52-54.
Li Z G, Song S H, Li R P, Su H, Liu Y P. Study on the Accumulation regularity of soybean seeds dry matter fat and protein. *Crops*, 2008(4): 52-54. (in Chinese)
- [2] 徐文平, 苗兴芬, 任学坤, 申宏波. 播种方式对大豆干物质积累与产量影响的研究. 黑龙江农业科学, 2008(6): 32-37.
Xu W P, Miao X F, Ren X K, Shen H B. Effect of sowing methods on dry mater accumulation and yield in soybean. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2008(6): 32-37. (in Chinese)
- [3] 李瑞平, 李志刚, 王贵平, 马日亮, 刘玉平, 苏 辉. 不同栽培模式对大豆生长动态及干物质积累分配的影响. 大豆科学, 2008, 27(6): 979-987.
Li R P, Li Z G, Wang G P, Ma R L, Liu Y P, Su H. Effect of different cultivation patterns on growth tendency, dry matter accumulation and distribution of soybean. *Soybean Science*, 2008, 27(6): 979-987. (in Chinese)
- [4] 章建新, 翟云龙, 薛丽华. 密度对高产春大豆生长动态及干物质积累分配的影响. 大豆科学, 2006, 25(1): 1-5.
Zhang J X, Zhai Y L, Xue L H. Effect of plant density on growth tendency, dry matter accumulation and distribution in high yield spring soybean. *Soybean Science*, 2006, 25(1): 1-5. (in Chinese)
- [5] 周勋波, 孙淑娟, 陈雨海, 杨国敏, 杨荣光. 株行距配置对夏大豆光利用特性、干物质积累和产量的影响. 中国油料作物学报, 2008, 30(3): 322-326.
Zhou X B, Sun S J, Chen Y H, Yang G M, Yang R G. Effect of plant - row spacings on solar utilization, dry matter weight and yield in summer soybean. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2008, 30(3): 322-326. (in Chinese)
- [6] 高 阳, 段爱旺, 刘祖贵, 孙景生, 陈金平, 王和洲. 间作种植模式对玉米和大豆干物质积累与产量组成的影响. 中国农学通报, 2009, 25(2): 214-221.
Gao Y, Duan A W, Liu Z G, Sun J S, Chen J P, Wang H Z. Effect of intercropping patterns on dry matter accumulations and yield components of maize and soybean. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(2): 214-221. (in Chinese)
- [7] 王 政, 高瑞凤, 李文香, 倪永君, 姜德锋. 氮磷钾肥配施对大豆干物质积累及产量的影响. 大豆科学, 2008, 27(4): 587-598.
Wang Z, Gao R F, Li W X, Ni Y J, Jiang D F. Effect of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizer combined application on dry matter accumulation and yield of soybean. *Soybean Science*, 2008, 27(4): 587-598. (in Chinese)
- [8] 闫春娟, 韩晓增, 王树起, 王守宇, 李海波, 王凤仙. 钾对大豆干物质积累、产量及品质的影响. 大豆科学, 2008, 27(1): 113-117.
Yan C J, Han X Z, Wang S Q, Wang S Y, Li H B, Wang F X. Effect of potassium fertilizer on dry matter accumulation, yield and quality of soybean. *Soybean Science*, 2008, 27(1): 113-117. (in Chinese)
- [9] 闫春娟, 韩晓增, 王守宇, 王树起, 李海波. 水钾耦合对大豆干物质积累和产量的影响. 大豆科学, 2007, 26(6): 862-867.
Yan C J, Han X Z, Wang S Y, Wang S Q, Li H B. Effect of water-potassium coupling on dry matter accumulation and yield of soybean. *Soybean Science*, 2007, 26(6): 862-867. (in Chinese)
- [10] 唐 梅, 李伏生, 张富仓, 梁继华, 王 力, 陈 俊. 不同磷钾条件下苗期适度水分亏缺对大豆生长及干物质积累的影响. 干旱地区农业研究, 2006, 24(5): 109-114.
Tang M, Li F S, Zhang F C, Liang J H, Wang L, Chen J. Effect of moderate water deficit during seedling stage on growth and dry matter accumulation of soybean under different P and K levels. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2006, 24(5): 109-114. (in Chinese)
- [11] 张含彬, 伍晓燕, 杨文钰. 氮肥对套作大豆干物质积累与分配的影响. 大豆科学, 2006, 25(4): 404-409.
Zhang H B, Wu X Y, Yang W Y. Effect on nitrogen fertilizer on the accumulation and distribution of dry matter in relay-planting soybean. *Soybean Science*, 2006, 25(4): 404-409. (in Chinese)
- [12] 蔡柏岩, 祖 伟, 葛普萍. 磷素水平对不同基因型大豆干物质积累与分配的影响. 大豆科学, 2004, 23(4): 273-280.

- Cai B Y, Zu W, Ge J P. Influence on phosphorus amount to dry matter accumulation and distribution of different soybean cultivars. *Soybean Science*, 2004, 23(4): 273-280. (in Chinese)
- [13] Egli D B, Bruening W P. Accumulation of nitrogen and dry matter by soybean seeds with genetic differences in protein concentration. *Crop Science*, 2007, 47: 359-366.
- [14] Cregan P B, Yaklich R W. Dry matter and nitrogen accumulation and partitioning in selected soybean genotypes of different derivation. *Theoretical and Applied Genetics*, 1986, 72: 782-786.
- [15] 吴为人, 李维明, 卢浩然. 基于最小二乘估计的数量性状基因座的复合区间定位法. 福建农业大学学报, 1996, 25(4): 394-399.
- Wu W R, Li W M, Lu H R. Composite interval mapping of quantitative trait loci based on least squares estimation. *Journal of Fujian Agricultural University*, 1996, 25(4): 394-399. (in Chinese)
- [16] 朱 军. 运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法. 浙江大学学报: 自然科学版, 1999, 33(3): 327-335.
- Zhu J. Mixed model approaches of mapping genes for complex quantitative traits. *Journal of Zhejiang University: Natural Science*, 1999, 33(3): 327-335.
- [17] Yan J Q, Zhu J, He C X, Benmoussa M, Wu P. Quantitative trait loci analysis for developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97: 267-274.
- [18] 何慈信, 朱 军, 严菊强, Mebrouk B, 吴 平. 水稻穗干物质重发育动态的 QTL 定位. 中国农业科学, 2000, 33(1): 24-32.
- He C X, Zhu J, Yan J Q, Mebrouk B, Wu P. QTL mapping for developmental behavior of panicle dry weight in rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 2000, 33(1): 24-32. (in Chinese)
- [19] 严建兵, 汤 华, 黄益勤, 石永刚, 李建生, 郑用琰. 不同发育时期玉米株高 QTL 的动态分析. 科学通报, 2003, 48(18): 1959-1964.
- Yan J B, Tang H, Huang Y B, Shi Y G, Li J S, Zheng Y L. Dynamic analysis of plant height QTL at different developmental stages in maize. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48(18): 1959-1964. (in Chinese)
- [20] 李卫华, 尤明山, 刘 伟, 徐 杰, 刘春雷, 李保云, 刘广田. 小麦 GMP 含量发育动态的 QTL 定位. 作物学报, 2006, 32(7): 995-1000.
- Li W H, You M S, Liu W, Xu J, Liu C L, Li B Y, Liu G T. QTL mapping for developmental behavior of GMP content in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(7): 995-1000. (in Chinese)
- [21] 刘 丽, 李卫华, 刘 伟, 曹连莆, 李保云, 刘广田. 小麦谷蛋白膨胀指数发育动态的 QTL 分析. 中国农业科学, 2008, 41(11): 3838-3844.
- Liu L, Li W H, Liu W, Cao L P, Li B Y, Liu G T. Analysis of QTL for sig at different developmental stages in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(11): 3838-3844. (in Chinese)
- [22] 孙德生, 李文滨, 张忠臣, 陈庆山, 杨庆凯. 大豆株高 QTL 发育动态分析. 作物学报, 2006, 32(4): 509-514.
- Sun D S, Li W B, Zhang Z C, Che Q S, Yang Q K. Analysis of QTL for plant height at different developmental stages in soybean. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(4): 509-514. (in Chinese)
- [23] Yang J, Zhu J, Williams R W. Mapping the genetic architecture of complex traits in experimental populations. *Bioinformatics*, 2007, 23(12): 1527-1536.
- [24] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice. *Genetics*, 1997, 147: 765-776.
- [25] Zhuang J Y, Lin H X, Lu J, Qian H R, Hittalmani S, Huang N, Zheng K L. Analysis of QTL×environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95: 799-808.

(责任编辑 李 莉)