

LẬP BẢN ĐỒ LOCUS TÍNH TRẠNG SỐ LƯỢNG VỀ TÍNH CHỊU NGẬP ÚNG Ở GIAI ĐOẠN ĐẦU CỦA QUẦN THỂ DÒNG TÁI TỔ HỢP ĐẬU TƯƠNG

Sanjeev K. Dhungana, Hong-Sik Kim, Beom-Kyu Kang, Jeong-Hyun Seo, Hyun-Tae Kim, Sang-Ouk Shin, Chang-Hwan Park, Do-Yeon Kwak

Phòng nghiên cứu giống cây trồng cạn, Bộ phận Khoa học cây trồng phía Nam, Viện Khoa học Cây trồng Quốc gia, Cục Quản lý Phát triển Nông thôn, Miryang, Hàn Quốc

TÓM TẮT

Căng thẳng do ngập lụt làm giảm năng suất đậu tương đáng kể. Giai đoạn đầu của đậu tương ở Hàn Quốc trùng với mùa mưa, có khả năng gây ra ngập úng. Các thí nghiệm trong nhà kính được thực hiện để lập bản đồ locus các tính trạng số lượng (QTL) về khả năng chịu ngập úng ở đậu tương để điều tra và xác định các gen ứng viên gần các điểm nóng QTL. Căng thẳng ngập úng được áp dụng ở giai đoạn V1 – V2 trên quần thể dòng lai tái tổ hợp (Paldakong × NTS1116), hàm lượng diệp lục lá (CC) và khối lượng thân khô (DW) được đo ở đối chứng và ngập. Bản đồ di truyền được xây dựng bằng cách sử dụng marker 180K Axiom® SoyaSNP. QTL được phân tích ở đối chứng và ngập cũng như cho chỉ số (tỷ lệ CC hoặc DW trong điều kiện ngập để kiểm soát, CCI và DWI) và chỉ số chịu ngập (FTI, trung bình của CCI và DWI). Tổng số 20 QTL với điểm LOD 3,59–19,73 gây ra 5,8% –33,3% biến thiên kiểu hình được xác định trên chín nhiễm sắc thể. Nhiễm sắc thể 10, 12 và 13 chứa QTL tương đối ổn định hơn. Kết quả của nghiên cứu này có thể hữu ích để hiểu thêm về cơ sở di truyền của khả năng chịu ngập úng của đậu tương và áp dụng trong các chương trình chọn giống.

Từ khóa: hàm lượng diệp lục, giai đoạn sinh trưởng ban đầu, chịu ngập úng, lập bản đồ QTL, khối lượng thân khô, đậu tương

1. GIỚI THIỆU

Đậu tương một trong bốn loại cây trồng hàng hóa chính (<http://faostat.fao.org/>) như một nguồn thực phẩm và thức ăn chăn nuôi quan trọng vì hàm lượng protein và dầu cao. Ở Hàn Quốc, đậu tương trồng trên ruộng lúa cũng như nương rẫy có thể bị ảnh hưởng bởi ngập lụt ở giai đoạn đầu, đặc biệt là khu vực mưa sớm. Hơn nữa, đậu tương trồng trên ruộng lúa bị ảnh hưởng nặng hơn do ngập úng hơn so với rẫy vì ruộng lúa thoát nước kém. Năng suất đậu tương giảm đáng kể do ngập nước vì cây đậu tương bị ảnh hưởng nhiều bởi căng thẳng, đặc biệt là trong quá trình nảy mầm (Hou & Thseng, 1991; Wu, Chen, Hummer, Zeng, & Klepadlo, 2017), giai đoạn sinh dưỡng sớm và giai đoạn sinh sản sớm (Linkemer, Board, & Musgrave, 1998; Nguyen và cs, 2012). Do đó, cải thiện khả năng chịu ngập úng là rất quan trọng để tăng năng suất đậu tương, trong đó việc xác định các vùng di truyền chi phối khả năng chịu ngập ở đậu tương có thể được ứng dụng nhiều để nâng cao khả năng chống chịu với điều kiện bất thuận.

Phân tích locus tính trạng số lượng (QTL) đặc biệt hữu ích trong việc xác định vị trí các vùng di truyền chiếm các biến thiên tính trạng số lượng (Abiola và cs, 2003; Miles & Wayne, 2008; Paterson, 1995). Một số nghiên cứu đã được thực hiện để xác định QTL về khả năng chịu ngập ở các loại cây trồng khác nhau, chẳng hạn như ngô (Mano và cs, 2007; Osman, Tang, Qiu, & Naim, 2017), lúa mạch (Bertholdsson, Holefors, Macaulay, & Crespo-Herrera, 2015; Li, Vaillancourt, Mendham, & Zhou, 2008; Zhang và cs, 2016) và lúa mì (Ballesteros và cs, 2015; Yu & Chen, 2013; Yu và cs, 2014). Nếu QTL cho các

đặc điểm quan tâm như khả năng chịu căng thẳng được xác định, sau đó nó có thể được chuyển vào các giống cây trồng ưu tú để nâng cao khả năng chống chịu căng thẳng của chúng bằng cách áp dụng công nghệ chọn lọc có sự hỗ trợ marker (MAS) (Collard, Jahufer, Brouwer, & Pang, 2005; Mustroph, 2018). Thông tin thu được từ các nghiên cứu QTL đã được sử dụng để cải thiện khả năng chịu ngập úng ở lúa (Ismail, Singh, Singh, Dar, & Mackill, 2013; Singh, Septiningsih, Balyan, Singh, & Rai, 2017). Ba loại mầm đậu tương chịu ngập úng cũng đã được phát triển thông qua MAS (Valliyodan và cs, 2016).

Để có thông tin di truyền và cải thiện khả năng chịu ngập úng ở các giống đậu tương, một số nghiên cứu QTL đã được thực hiện. Hầu hết các báo cáo có sẵn về QTL đối với khả năng chịu ngập úng ở đậu tương đều tập trung vào các phép đo tính trạng kiểu hình gián tiếp như sự thay đổi năng suất hoặc quan sát bằng mắt để xác định mức độ tổn thương do ngập úng (Cornelious và cs, 2005; Githiri, Watanabe, Harada, & Takahashi, 2006; Nguyen và cs, 2012; Reyna, Cornelious, Shannon, & Sneller, 2003; Sayama và cs, 2009; VanToai và cs, 2001). Một nghiên cứu gần đây đã lập bản đồ QTL cho các đặc điểm phát triển rễ ở đậu tương trong điều kiện thiếu oxy và ngập úng (Van Nguyen và cs, 2017). Việc lựa chọn các đặc điểm thích hợp và các phép đo chính xác của chúng là rất quan trọng đối với phân tích QTL về khả năng chịu stress phi sinh học (Berger, Parent, & Tester, 2010; Salekdeh, Reynolds, Bennett, & Boyer, 2009). Hàm lượng diệp lục trong lá (CC) (Cho, Ji, & Yamakawa, 2006) và khối lượng khô của thân (DW) (Shimono, Konno, Sakai, & Sameshima, 2012; VanToai và cs, 2001) bị ảnh hưởng nhiều bởi tình trạng ngập úng ở đậu tương, và hai thông số này đã được xem xét trong các nghiên cứu về khả năng chịu ngập úng trên cây đậu tương (Nguyen, Binh, Hoang, Mochizuki, & Nguyen, 2015; Sakazono và cs, 2014; Shimamura, Mochizuki, Nada, & Fukuyama, 2003). Hai đặc điểm này đã được đưa vào bản đồ QTL về khả năng chịu ngập úng ở các loại cây trồng khác nhau. Một báo cáo gần đây (Hummer, 2018) đã xem xét CC trong phân tích QTL đối với khả năng chịu ngập úng ở đậu tương. Có một số báo cáo về các loại cây trồng khác, chẳng hạn như đậu khô (Soltani và cs, 2018), lúa mì (Ballesteros và cs, 2015; Yu & Chen, 2013; Yu và cs, 2014) và lúa mạch (Li và cs, 2008), đã xem xét các giá trị CC, DW và/hoặc chỉ số của chúng trong phân tích QTL về khả năng chịu ngập. Mục tiêu của nghiên cứu này là xác định QTL về khả năng chịu ngập úng ở giai đoạn đầu của đậu tương dựa trên các phép đo định lượng CC và DW, vốn bị ảnh hưởng đáng kể bởi căng thẳng.

2. VẬT LIỆU VÀ PHƯƠNG PHÁP

2.1 Nguyên liệu thực vật và điều kiện trồng trọt

152 dòng lai tái tổ hợp (RIL) (F_{6:7} và F_{7:8}), của đậu tương (*Glycine max* L. Merr.) được phát triển thông qua phương pháp một hạt (single seed descent – SSD) từ tổ hợp lai giữa giống chịu hạn Paldakong (giống mẹ) và giống miễn cảm NTS1116 (giống bố) đã được sử dụng để phân tích QTL về tính chịu hạn. Dựa trên báo cáo của Koo và cs (2014) khi sàng lọc 192 mầm đậu tương về khả năng chịu ngập, Paldakong và NTS1116 được xác định lần lượt là các giống cây trồng chống chịu và miễn cảm. RILs cùng với các giống bố mẹ đã được trồng trong nhà kính dưới điều kiện nhiệt độ và ánh sáng xung quanh trong 2 năm, 2017 và 2018. Năm 2017, hạt được gieo vào tháng 6 với hàng cách hàng và cây cách cây 5 cm trong thùng thép không gỉ (2 × 1 × 0,6m). Năm 2018, hạt được gieo vào tháng 5 với hàng cách hàng 10cm và cây cách cây 7,5cm. Thùng nhựa (1,58 × 1,13 × 0,6m) cũng được sử dụng để trồng cây vì nhiệt độ đất ở cả hai loại thùng không chênh

lệch đáng kể. Đất trong thùng chứa bao gồm hỗn hợp cát, phân trộn và đất rẫy với tỷ lệ bằng nhau. Ảnh hưởng của các biến thể do bản chất của các thùng chứa đã được giảm thiểu hơn nữa bằng cách gieo các kiểu gen giống nhau vào cùng một loại thùng chứa cho cả nghiệm thức đối chứng và ngập.

Một cây duy nhất được trồng cho một lần lặp lại vào năm 2017, giá trị trung bình của ba cây trồng cùng nhau được báo cáo là một lần lặp lại vào năm 2018. Ba lần lặp lại được duy trì cho cả nghiệm thức đối chứng và ngập trong cả hai năm. Các cây được cho phép phát triển trong điều kiện môi trường xung quanh cho đến giai đoạn V1–V2, sau đó tạo ngập úng bằng cách ngâm nước khoảng 10 cm từ bề mặt đất trong 14 ngày, trong khi các cây đối chứng được trồng trong điều kiện môi trường xung quanh trong suốt chu kỳ.

2.2 Đo hàm lượng diệp lục và khối lượng khô của chồi

Đặc trưng cho các tính trạng như khả năng chịu ngập do nhiều gen chi phối, đòi hỏi phải quan tâm nhiều đến kiểu hình để tăng độ tin cậy và tính hữu ích của kết quả. CC và DW được xem xét để lập bản đồ QTL về khả năng chịu ngập trong nghiên cứu này. Máy đo phân tích đất và cây trồng (SPAD) đo độ xanh được sử dụng rộng rãi để suy ra hàm lượng diệp lục trong lá cây. Sử dụng máy đo diệp lục (SPAD-502Plus, Minolta Camera Co.), CC được đo trên lá giữa của lá thứ hai và thứ ba lần lượt là 12 và 13 ngày sau ngập (DAF). Các giá trị SPAD thu được từ lá thứ hai và thứ ba được tính trung bình để giảm thiểu sự thay đổi trong số đọc SPAD ở mỗi cây và có thể thu được kết quả QTL đáng tin cậy hơn. Để đo DW, lượng nước thừa trong các thùng chứa ở 14 DAF được rút hết ra ngoài và cây được cắt trên bề mặt đất, cho vào túi giấy và đem sấy trong lò (60°C) cho đến khi có khối lượng không đổi.

Giá trị chỉ số của hàm lượng diệp lục lá (CCI) và khối lượng khô của thân (DWI) được tính toán riêng biệt là tỷ lệ giữa các giá trị trung bình ba lần lặp lại của chúng trong điều kiện ngập với đối chứng. Chỉ số chịu ngập (FTI) được xác định là giá trị trung bình của CCI và DWI.

2.3 Tách chiết DNA và xác định kiểu gen

Các lá chết non từ 3 đến 4 cây con của mỗi RIL được thu hoạch hàng loạt và bảo quản trong tủ đông (-80°C). Từng phần nhỏ (~ 100 mg) lá và một hạt thếp không gỉ được cho vào các ống 2 mL và được làm lạnh bằng nitơ lỏng trước khi nghiền bằng máy nghiền hạt (TissueLyser II; Qiagen). DNA được chiết xuất từ lá nghiền thành bột bằng bộ kit thương mại (Exgene™ Plant SV Miniprep Kit; GeneAll) theo hướng dẫn của nhà sản xuất. 50 microlitre đệm AE đã được sử dụng để tách DNA. Tổng số 152 RIL và hai bố mẹ được định kiểu gen bằng cách sử dụng mảng 180K Axiom® SoyaSNP (Lee và cs, 2015).

2.4 Lập bản đồ liên kết và phân tích QTL

Trong số marker SNP 180K được sử dụng để xác định kiểu gen, chỉ những marker đa hình giữa bố và mẹ được sử dụng để phân tích QTL. Các marker thừa là các marker có sự phân ly đồng nhất trong quần thể di truyền và hiển thị nhóm ở một vị trí di truyền trong bản đồ liên kết và do đó không thể đóng góp thêm vào nghiên cứu di truyền (Meng, Li, Zhang, & Wang, 2015). Vì các marker thừa không thể cung cấp thông tin bổ sung cho kết quả QTL, chúng đã bị loại bỏ bằng cách sử dụng chức năng Bin trong phần mềm IciMapping V4.1 (Wang, Li, Zhang, & Meng, 2016) trước khi xây dựng bản đồ. Sự biến thiên phân ly có ý nghĩa của $p < .001$ và dữ liệu bị khuyết với $> 10\%$ được sử dụng làm tiêu

chí trong hàm Bin để loại bỏ các marker thừa. Chức năng bản đồ của IciMapping V4.1 được sử dụng để xây dựng bản đồ liên kết theo hướng dẫn của nhà sản xuất với các thông số được điều chỉnh: phân nhóm theo ngưỡng chênh lệch (LOD) logarit 3.0, xếp thứ tự theo nnTwoOpt và gập khúc bằng tổng các phân số tái tổ hợp liên kề.

Phân tích QTL được thực hiện với khoảng bản đồ tổng hợp (CIM) trong phần mềm QTL Cartographer V2.5 (có tại <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/>). Phân tích CIM được thực hiện bằng cách sử dụng Mô hình 6, hồi quy tiến và lùi, tốc độ di chuyển là 1,0 cM và QTL giả định với kích thước cửa sổ là 10cM. Ngưỡng LOD cho mỗi tính trạng được xác định bằng cách sử dụng 1.000 phép thử hoán vị ở $p < 0,05$.

Các QTL được đặt tên bằng cách kết hợp các chữ cái viết tắt q cho QTL và SFT viết tắt cho khả năng chịu ngập của đậu tương, tên nhiễm sắc thể và vị trí của marker liên kết QTL trên nhiễm sắc thể đó. Ví dụ: *qSFT_1-4* biểu thị một QTL liên quan đến khả năng chịu ngập được phát hiện ở marker thứ tư trên nhiễm sắc thể 1.

2.5 Phân tích thống kê

Tần số phân bố của RIL được chuẩn bị với PROC TEMPLATE và PROC UNIVARIATE của chương trình SAS 9.4 (Viện SAS, 2013). Phân tích sự biến thiên (ANOVA) được thực hiện trong SAS 9.4. Hệ số di truyền theo nghĩa rộng (H^2) được xác định như mô tả trước đó (Toker, 2004) bằng cách sử dụng phương trình:

$$H^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2/E + \sigma_{e/rE}^2)$$

trong đó E, G và r lần lượt là số lượng môi trường, kiểu gen và lần lặp lại. Tương tự, σ_G^2 , σ_e^2 lần lượt là các thành phần của phương sai đối với kiểu gen và sai số. Tương quan của Pearson được tính toán trong SAS 9.4 bằng cách sử dụng PROC CORR.

2.6 Xác định các gen ứng viên

Các gen ứng viên nằm giữa hoặc gần các marker bên sườn (± 100 Kb) của QTL đã được tìm kiếm trong SoyBase (www.soybase.org [ngày 10 tháng 1 năm 2019]) và Phytozome (www.phytozome.net [ngày 10 tháng 1 năm 2019]). Phiên bản gen *Glyma 2.0* trong SoyBase được sử dụng để dự đoán thông tin gen.

3. KẾT QUẢ

3.1 Sự biến đổi kiểu hình và mối tương quan

Giá trị trung bình CC và DW của bố mẹ và RIL ở cả hai nghiệm thức trong năm 2018 đều cao hơn năm 2017 (Bảng 1).

Bảng 1. Hàm lượng diệp lục (CC) và khối lượng thân khô (DW) của bố mẹ (Paldalkong và NTS1116) và RILs trong điều kiện ngập và đối chứng trong năm 2017 và 2018

Công thức	Tính trạng	Năm	Bố mẹ		RIL		H^2 a
			Paldalkong Mean \pm SD	NTS1116 Mean \pm SD	Mean	Range	
Đối chứng	CC (SPAD)	2017	32,58 \pm 4,16	37,60 \pm 2,96	31,62	18,20 \pm 39,35	0,25
		2018	38,92 \pm 2,21	44,83 \pm 3,73	40,40	35,02 \pm 47,06	0,89
		Mean ^b	35,75 \pm 4,48	41,21 \pm 5,11	36,37	18,20 \pm 47,06	0,45
	DW (g)	2017	1,46 \pm 1,24	2,47 \pm 0,52	1,78	0,43 \pm 4,50	0,37
		2018	3,84 \pm 0,92	2,92 \pm 0,78	3,02	1,60 \pm 5,22	0,81

	Mean	2,65±1,68	2,70±0,32	2,45	0,43±5,22	0,13	
Ngập	CC (SPAD)	2017	20,83±0,81	19,93±1,62	21,45	12,60±27,32	0,18
		2018	30,14±0,95	31,05±1,68	29,92	21,32±36,58	0,86
		Mean	25,48±6,58	25,49±7,86	26,01	12,60±36,58	0,27
	DW (g)	2017	1,59±0,18	1,39±0,18	1,21	0,51±2,32	0,41
		2018	3,34±0,44	2,01±0,09	2,83	1,03±4,54	0,76
		Mean	2,47±1,24	1,70±0,44	2,07	0,51±4,54	0,25

a hệ số di truyền theo nghĩa rộng.

b Giá trị trung bình của năm 2017 và 2018.

Ở đối chứng, CC và DW trung bình của Paldalkong là 35,75 và 2,65g và của NTS1116 là 41,21 và 2,70g. Mặt khác, dưới áp lực ngập, CC của hai bố mẹ gần như bằng nhau, tuy nhiên, giá trị DW cho thấy sự khác biệt lớn giữa Paldalkong (2,47g) và NTS1116 (1,70g). CC trung bình của RIL ở đối chứng và ngập lần lượt là 36,37 và 26,01. DW trung bình của RILs cũng khác nhau ở đối chứng (2,45g) và ngập (2,07g). Giá trị CCI, DWI và FTI của Paldalkong cao hơn NTS1116 trong 2 năm (Bảng 2), cho thấy Paldalkong có khả năng chịu ngập tốt hơn NTS1116. Giá trị trung bình CCI, DWI và FTI của Paldalkong (0,71, 0,98, 0,84) cao hơn của NTS1116 (0,61, 0,62 và 0,62). Giá trị CCI, DWI và FTI của RIL trong năm 2018 cao hơn so với năm 2017 đối với CC và DW (Bảng 1). Khoảng CCI, DWI và FTI của quần thể RIL lần lượt là 0,42–1,27, 0,23–1,98 và 0,40–1,62.

Bảng 2. Các giá trị chỉ số về hàm lượng diệp lục lá (CCI), khối lượng khô của thân (DWI) và chỉ số chịu ngập (FTI) của cây bố mẹ (Paldalkong và NTS1116) và RILs năm 2017 và 2018

Tính trạng	Năm	Bố mẹ		RIL	
		Paldalkong	NTS1116	Mean	Range
CCI	2017	0,64	0,53	0,68	0,42-1,27
	2018	0,77	0,69	0,74	0,56-0,96
	Mean ^a	0,71	0,61	0,71	0,42-1,27
DWI	2017	1,09	0,56	0,77	0,23-1,98
	2018	0,87	0,69	0,96	0,51-1,51
	Mean	0,98	0,62	0,86	0,23-1,98
FTI	2017	0,86	0,55	0,72	0,40-1,62
	2018	0,82	0,69	0,85	0,54-1,19
	Mean	0,84	0,62	0,79	0,40-1,62

a Giá trị trung bình của năm 2017 và 2018.

Hệ số di truyền theo nghĩa rộng (H^2) đối với CC và DW rất khác nhau giữa 2 năm ở cả hai nghiệm thức. Trong điều kiện ngập, H^2 đối với CC lần lượt là 18% và 86% trong năm 2017 và 2018; trong khi đó, đối chứng, giá trị lần lượt là 25% và 89%. H^2 đối với DW lần lượt là 37% và 81% ở đối chứng và 41% và 76% trong điều kiện ngập trong năm 2017 và 2018. Khoảng trung bình CC (18,20–47,06 và 12,60–36,58) và DW (0,43–5,22 và 0,51–4,54) của các RIL tương ứng trong các nghiệm thức đối chứng và ngập, cho thấy các biến thiên liên tục với sự phân ly mạnh mẽ (Hình 1). Mỗi tương quan giữa CC và DW của Pearson là có ý nghĩa trong cả hai năm và hai nghiệm thức. Giá trị hệ số tương quan là 0,19 ($p < 0,05$) và 0,54 ($p < 0,01$) vào năm 2017, 0,46 ($p < 0,01$) và 0,52 ($p < 0,01$) vào năm 2018 tương ứng với ngập và đối chứng.

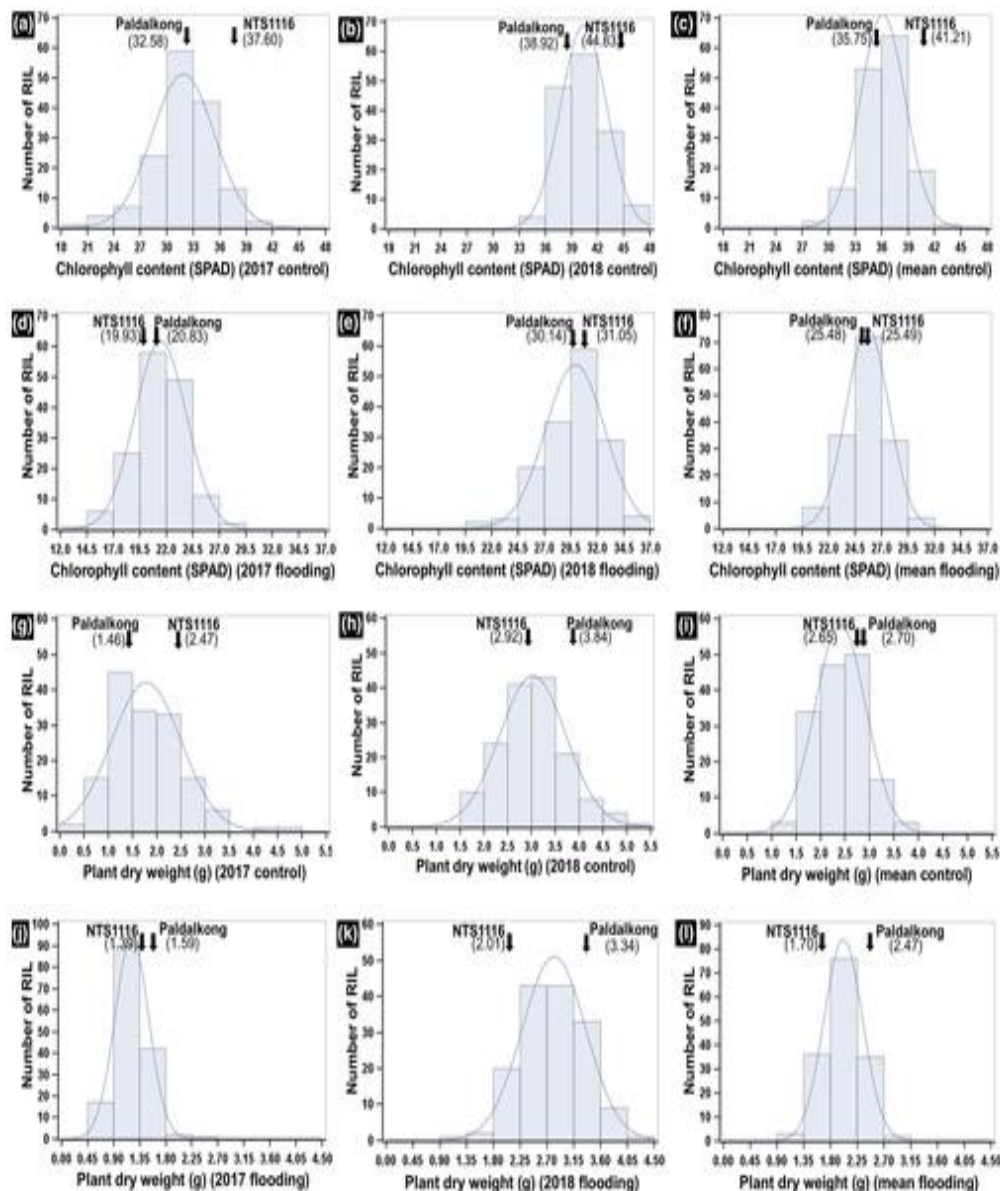
ANOVA cho thấy sự khác biệt đáng kể về CC và DW của RIL trong 2 năm và sự tương tác giữa RIL và môi trường cũng có ý nghĩa ($p < 0,001$) (Bảng 3).

Bảng 3. Phân tích phương sai đối với hàm lượng diệp lục và khối lượng thân khô của quần thể dòng lai tái tổ hợp (RIL) (Paldalkong × NTS1116) trong 2 năm

Nguồn biến thiên	DF ^a	Hàm lượng diệp lục			Khối lượng khô		
		MS ^b	F	p	MS ^b	F	p
RIL	152	22,76	2,89	<0,0001	0,6	3,29	<0,0001
Năm	1	15,006	1,905	<0,0001	550,2	3,009	<0,0001
RIL x Năm	152	16,51	2,1	<0,0001	0,46	2,53	<0,0001

a Độ tự do.

b trung bình bình phương.

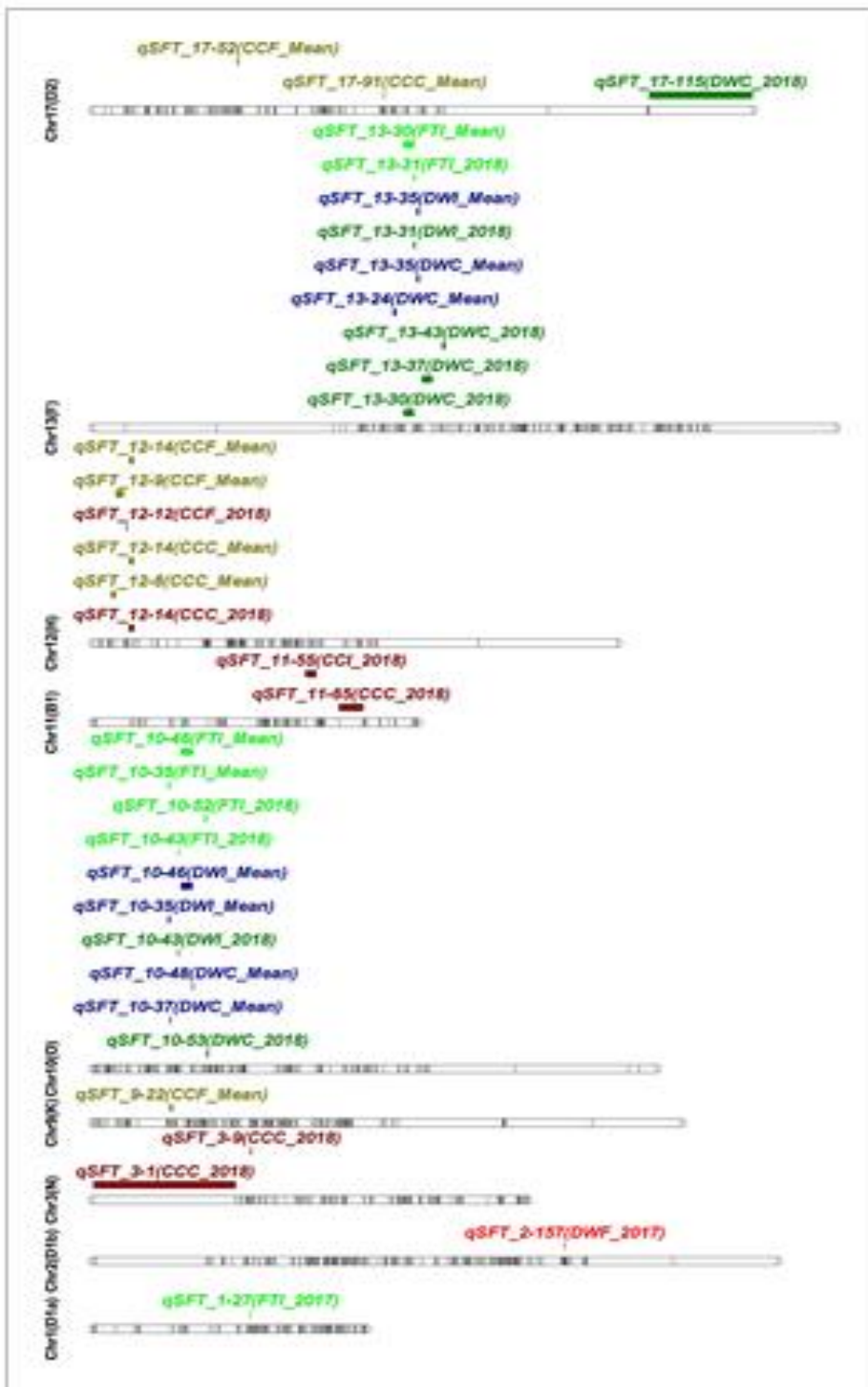


Hình 1. Tần số phân bố hàm lượng diệp lục (giá trị CC, SPAD) và khối lượng thân khô (DW, g) của 152 dòng ngậ và đối chứng trong 2 năm. a, b và c: CC năm 2017, 2018 và trung bình của 2 năm của đối chứng; d, e và f: CC năm 2017, 2018 và trung bình của 2 năm ngậ; g, h và i: DW trong năm 2017, 2018 và trung bình của 2 năm của đối chứng; j, k, và l: DW năm 2017, 2018 và trung bình của 2 năm ngậ

3.2 Lập bản đồ liên kết và phân tích QTL

Trong tổng số 180.375 marker SNP xác định kiểu gen, 26.633 (14,77%) là đa hình giữa bố và mẹ và được sử dụng để phân tích QTL. 26.633 marker đa hình được phân loại dựa trên các mẫu phân tích của chúng (Bảng S1). Sau khi chạy hàm Bin (tiêu chí đặt ra là phân ly không chính xác có ý nghĩa của $p < 0,001$ và dữ liệu bị thiếu với $> 10\%$) để loại bỏ các marker thừa, tổng cộng 2.111 SNP thu được và được sử dụng để xây dựng bản đồ liên kết của 20 nhiễm sắc thể (Hình S1). Các bản đồ liên kết có tổng chiều dài là

3.911,51cM với trung bình là 1,85cM giữa các marker liền kề. Nhiễm sắc thể 5 và 15 tạo thành nhóm liên kết lớn nhất và ngắn nhất với khoảng cách lần lượt là 305,85 và 105,37cM. Tổng cộng 20 QTL cho khả năng chịu ngập được đo như CC và DW, phân bố trên 9 nhiễm sắc thể (1, 2, 3, 9, 10, 11, 12, 13 và 17), đã được xác định trong quần thể RIL trong các điều kiện khác nhau (đối chứng, ngập, chỉ số và FTI). QTL được phát hiện đồng thời trong các môi trường khác nhau tại cùng một khoảng marker liền kề hoặc chông chéo được coi là cùng một QTL. QTL cho thấy điểm số LOD nằm trong khoảng từ 3,59 đến 19,73 và 5,8% đến 33,3% của sự biến thiên kiểu hình (PVE) được giải thích bởi QTL riêng lẻ (Hình 2; Bảng 4).



Hình 2. Bản đồ liên kết phân tử của quần thể RIL từ Paldalkong × NTS1116, và tóm tắt QTL về tính chịu ngập được đo dưới dạng hàm lượng diệp lục lá (CC) và khối lượng thân khô (DW) trong quần thể lập bản đồ. *q*: QTL, *SFT*: tính chịu ngập của đậu tương, *CCC*: hàm lượng diệp lục đối chứng, *CCF*: hàm lượng diệp lục ngập, *CCI*: chỉ số hàm lượng diệp lục, *DWC*: khối lượng khô đối chứng, *DWF*: khối lượng khô ngập, *DWI*: chỉ số khối lượng khô, *FTI*: chỉ số chịu ngập. Trong tên QTL đầy đủ, số đầu tiên đại diện cho vị trí nhiễm sắc thể và số thứ hai đại diện cho số marker. Mean là giá trị trung bình của các tính trạng trong năm 2017 và 2018. Các đường bên trong nhiễm sắc thể biểu thị vị trí của các marker được sử dụng để xây dựng bản đồ liên kết. Các thanh màu bên cạnh các marker cho biết các vùng QTL.

Bảng 4. QTL được xác định về tính chịu ngập, được đo bằng hàm lượng diệp lục và khối lượng thân khô, trong 152 dòng lai tái tổ hợp (Paldalkong × NTS1116) trong năm 2017 và 2018 cũng như giá trị trung bình của 2 năm

QTL name ^a	Chr (LG) ^b	Position (cM)	Marker interval	LOD ^c	PVE ^d (%)	Add ^e	Environment ^f	Physical region ^g (bp)
qSFT_1-27	1 (D1a)	61.2	AX-90512141-AX-90352598	3.32	8.3	0.07	2017FTI	10,896,352-25,944,041
qSFT_2-157	2 (D1b)	183.4	AX-90376842-AX-90305518	4.33	10.5	0.12	2017DWF	46,852,142-47,163,553
qSFT_3-1	3 (N)	42	AX-90454914-AX-90411783	3.62	15.4	-1.05	2018CCC	NA-316,113
qSFT_3-9	3 (N)	61.2	AX-90423489-AX-90424880	4.53	5.8	-0.65	2018CCC	572,198-668,198
qSFT_9-22	9 (K)	29.8	AX-90330673-AX-90382402	3.70	7.1	0.55	MeanCCF	3,991,534-4,272,721
qSFT_10-35	10 (O)	29.1	AX-90317437-AX-90408837	5.01	10.9	0.06	MeanDWI	3,528,129-3,863,981
		29.1	AX-90317437-AX-90408837	3.36	7.5	0.04	MeanFTI	3,528,129-3,863,981
		30.1	AX-90348454-AX-90408837	5.15	10.2	-0.17	MeanDWC	3,857,386-3,863,981
qSFT_10-43	10 (O)	32.9	AX-90389074-AX-90335161	4.95	11.2	0.07	2018DWI	4,453,996-4,602,699
		32.9	AX-90389074-AX-90335161	3.96	9.0	0.04	2018FTI	4,453,996-4,602,699
qSFT_10-46	10 (O)	38.2	AX-90379402-AX-90473420	4.89	10.7	0.06	MeanDWI	4,577,545-5,031,455
		38.2	AX-90379402-AX-90473420	3.92	8.7	0.04	MeanFTI	4,577,545-5,031,455
		39	AX-90380076-AX-90489122	3.79	7.6	-0.15	MeanDWC	5,260,553-5,329,637
qSFT_10-52	10 (O)	43.3	AX-90329553-AX-90472783	3.69	8.5	0.04	2018FTI	6,005,761-6,141,187
		44	AX-90472783-AX-90392397	5.66	14.4	-0.28	2018DWC	6,141,187-6,244,133
qSFT_11-55	11 (B1)	82.6	AX-90450754-AX-90422651	3.44	7.1	0.02	2018CCI	11,101,251-26,584,840
qSFT_11-65	11 (B1)	97.7	AX-90467243-AX-90385499	5.54	9.2	-0.84	2018CCC	30,521,919-31,578,511
qSFT_12-8	12 (H)	6.9	AX-90413562-AX-90419475	10.36	22.2	-1.28	MeanCCC	1,121,121-1,518,403
		9.7	AX-90419475-AX-90336231	7.47	16.5	-0.86	MeanCCF	1,518,403-2,583,390
qSFT_12-12	12 (H)	12.8	AX-90356740-AX-90446338	9.98	20.0	-1.41	2018CCF	2,667,294-NA
		14.8	AX-90518300-AX-90406389	19.73	33.3	-1.59	2018CCC	2,724,820-3,134,208
		13.8	AX-90518300-AX-90406389	13.65	27.7	-1.40	MeanCCC	2,724,820-3,134,208
		14.8	AX-90518300-AX-90406389	8.31	17.8	-0.89	MeanCCF	2,724,820-3,134,208
qSFT_13-24	13 (F)	117.8	AX-90369082-AX-90360572	3.73	7.5	-0.15	MeanDWC	39,902,793-39,911,519
qSFT_13-30	13 (F)	122.9	AX-90307925-AX-90408580	4.64	10.6	-0.23	2018DWC	38,531,802-39,144,715
		123.9	AX-90307925-AX-90408580	3.70	8.6	0.04	MeanFTI	38,531,802-39,144,715
		124.7	AX-90445362-AX-90307925	3.80	8.4	0.06	2018DWI	38,387,414-38,531,802
		124.7	AX-90445362-AX-90307925	5.10	11.8	0.04	2018FTI	38,387,414-38,531,802
qSFT_13-35	13 (F)	126.8	AX-90487944-AX-90521573	4.68	9.2	-0.16	MeanDWC	38,298,008-38,347,265
		126.8	AX-90487944-AX-90521573	4.58	9.9	0.06	MeanDWI	38,298,008-38,347,265
		129.9	AX-90409004-AX-90326806	5.30	13.1	-0.26	2018DWC	37,709,603-38,192,955
qSFT_13-43	13 (F)	136.9	AX-90363591-AX-90397081	4.08	9.0	-0.22	2018DWC	37,206,313-37,236,246
qSFT_17-52	17 (D2)	56	AX-90328219-AX-90375808	5.28	10.3	0.67	MeanCCF	8,741,808-9,008,173
qSFT_17-91	17 (D2)	113.4	AX-90455255-AX-90475336	3.59	6.2	-0.66	MeanCCC	39,190,923-39,286,635
qSFT_17-115	17 (D2)	222.5	AX-90416011-AX-90305840	3.98	15.3	-0.28	2018DWC	8,630,184-41,506,601

a QTL được phát hiện đồng thời trong các môi trường khác nhau tại cùng một khoảng marker liền kề hoặc chồng chéo được coi là cùng một QTL.

b Nhiễm sắc thể (Chr) và nhóm liên kết (LG).

c Logarit của giá trị chênh lệch tại khả năng xảy ra cao nhất của QTL.

d Sự biến đổi kiểu hình được giải thích bằng QTL.

e Hiệu ứng cộng, giá trị dương chỉ ra rằng Paldalkong đóng góp alen và giá trị âm chỉ ra rằng NTS1116 đóng góp alen để tăng tính chịu ngập.

f CC: hàm lượng diệp lục, DW: khối lượng khô, C: đối chứng, F: ngập, I: chỉ số, FTI: chỉ số chịu ngập, Mean: giá trị trung bình của năm 2017 và 2018.

g Vị trí vật lý của khoảng marker. Gen tham chiếu của đậu tương (*Glycine max* Wm82.a2) được sử dụng để xác định vị trí vật lý của các marker. NA: vị trí vật lý cho các marker không có sẵn cho bộ gen tham chiếu đậu tương (*G. max* Wm82.a2).

3.3 QTL cho hàm lượng diệp lục

Tổng cộng có chín QTL cho CC, phân bố trên năm nhiễm sắc thể, được xác định trong các điều kiện khác nhau (đối chứng, ngập và chỉ số). Sáu QTL được phát hiện trong đối chứng trên bốn nhiễm sắc thể 3, 11, 12 và 17 với PVE trong khoảng 5,8–33,3%. Hai QTL, *qSFT_3-1* và *qSFT_3-9* trên nhiễm sắc thể số 3, được phát hiện vào năm 2018 của đối chứng và cho thấy lần lượt là 15,4% và 5,8% PVE. *QSFT_11-65* trên nhiễm sắc thể 11 và *qSFT_17-91* trên nhiễm sắc thể 17 lần lượt cho thấy 9,2% và 6,2% PVE. Trong số hai QTL *qSFT_12-8* và *qSFT_12-12* được phát hiện trên nhiễm sắc thể 12 của đối chứng, mới đây được xác định trong hai môi trường (2018 và trung bình của 2 năm) được bao bọc bởi các marker AX-90518300 (2.724.820bp) và AX-90406389 (3.134.208bp) cho thấy PVE cao nhất (27,7–33,3%). Hai QTL trên nhiễm sắc thể 12 này cũng được phát hiện trong quá trình xử lý ngập trong hai môi trường (năm 2018 và trung bình của 2 năm). Ngoài ra, hai QTL khác *qSFT_9-22* nằm giữa các marker AX-90330673 (3.991.534bp) và AX-90382402 (4.272.721bp) trên nhiễm sắc thể số 9 và *qSFT_17-52* giữa các marker sườn AX-90328219 (8.741.808bp) và AX-90375808 (9.008.173bp) trên nhiễm sắc thể 17 cũng được phát hiện trong điều kiện ngập. Đối với CCI, một QTL *qSFT_11-55* được bao quanh bởi các marker AX-90450754 (11.101.251bp) và AX-90422651 (26.584.840bp) đóng góp 7,1% PVE đã được phát hiện trên nhiễm sắc thể 11.

3.4 QTL cho khối lượng thân khô

Đối với DW, tổng số 10 QTL, phân bố trên bốn nhiễm sắc thể (2, 10, 13 và 17), được phát hiện ở đối chứng, ngập và chỉ số. Trong nghiệm thức đối chứng, *qSFT_17-115* thể hiện PVE cao nhất (15,3%) với điểm LOD là 3,98 trên nhiễm sắc thể 17 và *qSFT_13-24* cho thấy PVE thấp nhất (7,5%) với giá trị LOD là 3,73 trên nhiễm sắc thể 13. Có ba QTL khác *qSFT_13-30*, *qSFT_13-35* và *qSFT_13-43* được phát hiện trên nhiễm sắc thể 13 với giá trị LOD lần lượt là 10,6, 9,2, 13,1 và 9,0% PVE. *QSFT_13-35*, được bao quanh bởi các marker AX-90409004 (37.709.603bp) và AX-90521573 (38.347.265bp), được phát hiện trong hai môi trường (2018 và trung bình của 2 năm). Ngoài ra, ba QTL *qSFT_10-35* được bao quanh bởi AX-90348454 (3,857,386bp) và AX-90408837 (3,863,981bp), *qSFT_10-46* được bao quanh bởi AX-90380076 (5,260,553bp) và AX-90489122 (5,329,637bp), *qSFT_10-52* được bao quanh bởi AX-90472783 (6.141.187bp) và AX-90392397 (6.244.133bp) được phát hiện trên nhiễm sắc thể số 10 của đối chứng, gây ra PVE lần lượt là 10,2%, 7,6% và 14,4%. Trong nghiệm thức ngập, chỉ một QTL *qSFT_2-157* được bao quanh bởi các marker AX-90376842 (46.852.142bp) và AX-90305518 (47.163.553bp) được phát hiện trên nhiễm sắc thể 2. Đối với DWI, năm QTL được phát hiện trên hai nhiễm sắc thể 10 và 13. Ba QTL *qSFT_10-35*, *qSFT_10-43* và *qSFT_10-46* trên nhiễm sắc thể số 10 biểu hiện PVE lần lượt là 10,9%, 11,2% và 10,7%. Tương tự, hai QTL *qSFT_13-30* và *qSFT_13-35* trên nhiễm sắc thể 13 cho thấy PVE 8,4% và 9,9% với giá trị LOD lần lượt là 3,80 và 4,58. Trong số bốn QTL cho DW được phát hiện trên nhiễm sắc thể số 10, *qSFT_10-35* và *qSFT_10-46* được tìm thấy ở đối chứng và cho chỉ số. Tương tự, *qSFT_13-30* và *qSFT_13-35* cũng được phát hiện ở đối chứng và cho giá trị chỉ số.

3.5 QTL cho chỉ số chịu ngập

Ngoài năm QTL *qSFT_10-35*, *qSFT_10-43*, *qSFT_10-46*, *qSFT_10-52* và *qSFT_13-30* được tìm thấy, một QTL khác *qSFT_1-27* đã được phát hiện cho FTI riêng năm 2017.

QTL *qSFT_1-27* được bao quanh bởi AX-90512141(10,896,352bp) và AX-90352598 (25,944,041bp) cho 8,3% PVE với điểm LOD là 3,32.

3.6 Sàng lọc các gen ứng viên trong các điểm nóng của QTL

Điểm nóng QTL là vị trí bộ gen có chứa mật độ cao QTL trong một vùng cụ thể của nhiễm sắc thể. Trong nghiên cứu này, tổng cộng ba điểm nóng QTL trên ba nhiễm sắc thể 10 (3,5–6,2Mb), 12 (1,1–3,1Mb) và 13 (37,2–39,9Mb) đã được xem xét. Biểu đồ điểm LOD của QTL được phát hiện trên ba nhiễm sắc thể này được thể hiện trong Hình S2. Điểm nóng QTL trên nhiễm sắc thể 10 và 13 chứa QTL cho DW, trong khi đó trên nhiễm sắc thể 12 chứa QTL cho CC (Hình 2; Bảng 4). Ít nhất hai QTL chính (>10% PVE) cho CC hoặc DW được phát hiện ở ba điểm nóng QTL, các vùng này được chọn để tìm kiếm các gen ứng viên liên quan đến CC, DW hoặc tính chống chịu căng thẳng (Bảng 5). Phần lớn các gen ứng cử viên được tìm thấy trong các điểm nóng QTL có liên quan đến một protein đáp ứng auxin trên nhiễm sắc thể số 10 và 12. Các gen ứng viên khác có liên quan đến yếu tố sinh trưởng, hệ thống quang hợp, peroxidase (phản ứng với căng thẳng), tổng hợp ATP hoặc sinh tổng hợp chất diệp lục. Ngoài ra, một gen *Glyma.10g054200* có liên quan đến xyloglucan endotransglycosylases/hydrolases (XTH) cũng được phát hiện trên nhiễm sắc thể số 10. Các gen ứng cử viên được tìm thấy ở điểm nóng trên nhiễm sắc thể số 13 có liên quan đến tổng hợp asparagin, hấp thu ánh sáng, liên kết a/b diệp lục hoặc hệ thống quang hợp.

Bảng 5. Hàm lượng diệp lục trong lá (CC), khối lượng thân khô (DW) hoặc các gen ứng viên liên quan đến căng thẳng được xác định trong các điểm nóng QTL trên nhiễm sắc thể 10, 12 và 13

Chr (LG) ^a	Candidate gene	Physical region (bp)	Functional annotation
10 (O)	<i>Glyma.10g024500</i>	2,150,349-2,163,720	HUA2-like protein 2-related, hepatoma-derived growth factor-related
10 (O)	<i>Glyma.10g040600</i>	3,568,550-3,571,109	Photosystem II 13kDa protein, Psb28 protein
10 (O)	<i>Glyma.10g042000</i>	3,754,835-3,756,545	Photosystem I subunit IV/ PsaE
10 (O)	<i>Glyma.10g042100</i>	3,759,094-3,760,819	Photosystem I subunit IV/ PsaE
10 (O)	<i>Glyma.10g050800</i>	4,555,962-4,559,856	Peroxidase 21, stress response
10 (O)	<i>Glyma.10g053500</i>	4,838,661-4,843,964	B3 DNA binding domain, auxin-response factor
10 (O)	<i>Glyma.10g054200</i>	4,926,959-4,929,801	Xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase protein 31-related
10 (O)	<i>Glyma.10g055600</i>	5,085,886-5,086,209	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g055800</i>	5,110,345-5,110,746	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g055900</i>	5,126,869-5,127,404	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g056000</i>	5,134,446-5,135,252	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g056200</i>	5,139,913-5,140,707	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g056300</i>	5,147,278-5,147,955	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g056400</i>	5,150,553-5,150,882	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g056500</i>	5,156,657-5,161,542	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g056600</i>	5,167,019-5,167,920	SAUR-like auxin-responsive protein family
10 (O)	<i>Glyma.10g057900</i>	5,306,676-5,307,501	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	<i>Glyma.12g022900</i>	1,678,565-1,682,290	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	<i>Glyma.12g023000</i>	1,684,662-1,685,087	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	<i>Glyma.12g026900</i>	1,932,406-1,936,268	Photosystem II stability/assembly factor HCF136
12 (H)	<i>Glyma.12g032300</i>	2,420,748-2,426,534	L-ascorbate peroxidase 3

12 (H)	Glyma.12g033800	2,546,403-2,547,211	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g033900	2,559,893-2,560,852	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034000	2,567,093-2,567,776	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034100	2,568,604-2,569,325	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034200	2,571,339-2,571,903	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034300	2,573,803-2,574,075	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034400	2,575,239-2,576,009	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034500	2,577,499-2,577,777	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034600	2,579,104-2,579,755	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034700	2,580,236-2,580,541	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034800	2,582,146-2,582,653	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g034900	2,583,330-2,584,059	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g035000	2,586,082-2,586,965	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g035100	2,587,647-2,588,174	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g035200	2,589,655-2,590,318	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g035300	2,592,042-2,592,962	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g035400	2,593,355-2,594,235	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g035700	2,606,567-2,607,636	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g035800	2,621,536-2,622,359	SAUR-like auxin-responsive protein family
12 (H)	Glyma.12g036000	2,632,827-2,634,045	ATP synthase E chain (ATP-synt_E)
12 (H)	Glyma.12g039200	2,836,497-2,842,464	DNA replication licensing factor. Chlorophyll biosynthesis
13 (F)	Glyma.13g279200	38,036,685-38,038,796	Asparagine synthetase
13 (F)	Glyma.13g282000	38,340,450-38,342,431	Light-harvesting complex II chlorophyll a/b binding protein 3 (LHCb3)
13 (F)	Glyma.13g286500	38,712,282-38,713,969	PsbQ-like protein 2, photosystem II oxygen-evolving enhancer protein 3

a nhiễm sắc thể (Chr) và nhóm liên kết (LG)

4. THẢO LUẬN

Ngập úng làm giảm sắc tố quang hợp như chất diệp lục (Cho và cs, 2006) và sản xuất sinh khối (Shimono và cs, 2012) của cây đậu tương. Việc giảm chất diệp lục cản trở quá trình quang hợp, cuối cùng ức chế sự phát triển của đậu tương và giảm năng suất hạt. Hiểu biết về cơ sở di truyền kiểm soát tính chịu ngập sẽ hữu ích cho việc phát triển các giống đậu tương chịu ngập được cải thiện. Trong nghiên cứu này, 152 RIL được phát triển từ tổ hợp lai giữa Paldalkong và NTS1116 đã được sử dụng để phân tích QTL về tính chịu ngập. Các nghiên cứu trước đây cũng đã xem xét việc lập bản đồ quy mô quần thể hoặc nhỏ hơn so với nghiên cứu hiện tại để phân tích QTL (Huang và cs, 2018; Idrissi và cs, 2016; Jin và cs, 2018). Vì vậy, việc sử dụng 152 RIL là đáng kể để lập bản đồ QTL trong nghiên cứu này.

Sự thay đổi đáng kể về H^2 giữa 2 năm và sự tương tác đáng kể của kiểu gen \times năm cho thấy rằng môi trường trồng trọt có ảnh hưởng lớn đến CC và DW. Một lý do có thể cho sự biến thiên đáng kể trong H^2 và sự tương tác đáng kể giữa kiểu gen \times năm đối với CC và DW có thể là do sự khác biệt về nhiệt độ không khí trong quá trình phát triển của cây trong 2 năm. Nhiệt độ không khí trung bình hàng tháng trong quá trình thí nghiệm năm 2017 (32,2^oC) cao hơn 3,5^oC so với năm 2018 (28,7^oC). CC và DW trong năm 2017 thấp hơn năm 2018 có thể là do nhiệt độ không khí cao hơn. Tác động tương tự của nhiệt độ

cao hơn đối với việc giảm CC trong đậu tương cũng đã được tìm thấy trước đây (Djanaguiraman, Prasad, Boyle, & Schapaugh, 2011). Mỗi tương quan thuận đáng kể giữa CC và DW được tìm thấy trong nghiên cứu này góp phần ảnh hưởng tương tự của nhiệt độ cao hơn đến việc giảm DW vào năm 2017. Mỗi tương quan giữa CC và DW cũng chỉ ra rằng chất diệp lục lá cao có thể có lợi trong việc sản xuất sinh khối cao hơn ở đối chứng và ngập. Sự tích lũy sinh khối cao được phát hiện có mối tương quan thuận với việc tăng năng suất đậu tương (Ghanbari, Nooshkam, Fakheri, & Mahdinezhad, 2018; Rao và cs, 2002).

Một sự biến thiên liên tục về CC và DW của quần thể RIL cho thấy bản chất số lượng của các tính trạng và sự phân li thuận chiều tạo cơ hội để lựa chọn các kiểu gen vượt trội giá trị kiểu hình của bố mẹ theo hướng âm hoặc dương. Sự phân ly này được tìm thấy trong quần thể RIL có thể cung cấp tính mới về kiểu hình và được khai thác trong việc chọn giống chịu ngập úng (Rieseberg, Archer, & Wayne, 1999). Các giá trị CCI, DWI và FTI của bố mẹ và RIL cho thấy sự khác biệt lớn về mức độ chịu ngập của chúng, cho thấy tính hữu ích của chúng trong việc lập bản đồ QTL. Để phân tích QTL về khả năng chịu căng thẳng phi sinh học, điều cần thiết là sử dụng các vật liệu di truyền thích hợp và các kỹ thuật định lượng kiểu hình đáng tin cậy và chính xác. Trong nghiên cứu này, các phương pháp định lượng kiểu hình được xem xét để đo CC và DW bị ảnh hưởng nhiều bởi tình trạng ngập úng ở đậu tương. QTL về tính chịu ngập được xác định dựa trên các phép đo định lượng của hai đặc điểm này trong quần thể RIL được phát triển từ phép lai giữa giống chống chịu và giống mẫn cảm, làm tăng độ tin cậy của các kết quả thu được trong nghiên cứu này.

Phân bố trên chín nhiễm sắc thể, tổng số 20 QTL cho các tính trạng liên quan đến tính chịu ngập đã được tìm thấy (Bảng 4). Vị trí nhiễm sắc thể của một số QTL được phát hiện trong nghiên cứu này bị chồng chéo hoặc lập bản đồ liền kề với các gen ứng viên liên quan hoặc QTL được báo cáo trước đó. Ví dụ: *qSFT_2-157* cho DW được tìm thấy để xác định vị trí gần với các gen *Glyma.02g280400* chịu trách nhiệm về yếu tố phiên mã điều chỉnh sự phát triển của rễ và thân, *Glyma.02g274100* liên quan đến alcohol dehydrogenase và *Glyma.02g281700* liên quan đến yếu tố đáp ứng auxin. Hoạt động của alcohol dehydrogenase được báo cáo có liên quan đến tính chịu ngập úng ở đậu tương (Borella, Amarante, Oliveira, Oliveira, & Braga, 2014; Komatsu, Nanjo, & Nishimura, 2013). Một gen liên quan đến sinh tổng hợp chất diệp lục *Glyma09g05240* phủ lên QTL *qSFT_9-22* về mặt vật lý. Các vị trí vật lý của QTL đối với DW được phát hiện trên nhiễm sắc thể số 10 được tìm thấy để xác định vị trí gần với QTL đối với khối lượng rễ khô ở đậu tương được liên kết với các marker Satt445 (Wu và cs, 2012) và Satt358 (Korir và cs, 2011). Trong điều kiện ngập, các mối tương quan giữa sản xuất sinh khối rễ và thân ở đậu tương đã được báo cáo (Sakazono và cs, 2014), cho thấy sự đóng góp của QTL đối với khối lượng rễ khô, QTL đối với DW trong nghiên cứu này. QTL *qSFT_11-55* cho CC chồng chéo gen *Glyma.11g155800* phản ứng hệ thống quang I và gen *Glyma.11g145500* yếu tố đáp ứng auxin. Một marker liên quan đến tính chịu ngập của hạt đậu tương Satt568 (Sayama và cs, 2009) cũng được xác định gần với *qSFT_12-12*. QTL cho DW được phát hiện trên nhiễm sắc thể số 13 nằm trong vùng lân cận của gen *Glyma.13g279200* liên quan đến asparagine synthetase. Sự tham gia của asparagine synthetase trong tính chịu ngập có thể được giả định vì nó phản ứng với các căng thẳng sinh học và phi sinh học ở cây trồng (Gaufichon, Reisdorf-Cren, Rothstein, Chardon, & Suzuki, 2010).

Các gen ứng cử viên trong hoặc gần QTL đã xác định được tìm thấy có liên quan đến một số chức năng sinh học đã biết cũng như chưa biết. Một số chức năng đó liên quan đến giải độc hydrogen peroxide, hoạt động của peroxidase, oxy hóa, liên kết mủ, gấp khúc protein, liên kết protein mở, oxy hóa-khử, phát triển tế bào, liên kết ATP, sinh tổng hợp diệp lục, quang hợp và phản ứng ánh sáng. Một số gen ứng cử viên liên quan đến chống chịu căng thẳng, bao gồm phản ứng với auxin, *XTH* và peroxidase ascorbate, được tìm thấy trong các điểm nóng QTL của nhiễm sắc thể 10, 12 và 13 (Bảng 5). Các gen phản ứng với đã được báo cáo có vai trò trong tính chịu ngập úng ở cà chua (Bouzroud và cs, 2018) và đậu tương (Ye và cs, 2018). Người ta đã biết rằng auxin điều chỉnh các mức độ hormone khác nhau (Woodward & Bartel, 2005) và điều chỉnh sự hình thành rễ nhanh chóng để đáp ứng với ngập úng (Visser và cs, 1995) có thể làm giảm bớt các tác động tiêu cực của ngập úng. Các cây đậu tương tạo ra rễ bất định trong điều kiện ngập nước cũng được tìm thấy trong nghiên cứu này (không có dữ liệu). Các gen ứng cử viên như *SLOMO*, *CKX7* và *RGI4*, có liên quan đến trao đổi chất và vận chuyển auxin và cytokinin, được tìm thấy ở gần QTL về tính chịu ngập úng ở loại đậu bình thường (Soltani và cs, 2018). Tính chịu ngập úng của đậu tương do sự biểu hiện của các gen như *Arabidopsis XTH* hỗ trợ vai trò của các gen *XTH* trong cơ chế điều chỉnh phản ứng với ngập úng cũng liên quan đáng kể đến mức độ ethylene (Song, Valliyodan, Prince, Wan, & Nguyen, 2018). Ứng dụng ngoại sinh của ethylene làm giảm bớt tác động tiêu cực của ngập úng, gây ra sự hình thành rễ nhanh chóng cũng như tăng diện tích bề mặt rễ và biểu hiện của glutathione S-transferase (Kim và cs, 2018). Glutathione S-transferase được cho là có vai trò bảo vệ chống lại ngập úng và khô hạn ở đậu tương (Chen và cs 2016; Oh & Komatsu, 2015). Mức độ hoạt động của ascorbate peroxidase đã tăng lên trong lục lạp của cây đậu chống chịu so với cây mẫn cảm trong điều kiện nhiễm mặn (Hernandez, Olmos, Corpas, Sevilla, & Del Rio, 1995). Ascorbate peroxidase cũng làm tăng tính chống chịu ngập úng ở lúa (Chiang, Chen, Shih, & Lin, 2015), ngập úng và hạn hán ở đậu tương (Kausar, Hossain, Makino, & Komatsu, 2012).

Trong nghiên cứu này, các vị trí vật lý của nhiều QTL cho CC hoặc DW được phát hiện trùng nhau hoặc nằm gần các gen ứng cử viên hoặc QTL giả định đã được báo cáo trước đó. Tuy nhiên, một số QTL cho CC hoặc DW không được phát hiện một cách nhất quán trên các môi trường khác nhau. Một lý do có thể cho sự không nhất quán như vậy trong phát hiện QTL trong các môi trường khác nhau có thể là do sự phức tạp trong cơ chế chống chịu căng thẳng phi sinh học và sự tương tác giữa kiểu gen \times môi trường. Một số kiểu gen của lúa mì phản ứng khác nhau với căng thẳng bình thường và khô hạn và nhiệt, cho thấy kiểu gen \times tương tác với môi trường trong khả năng chống chịu căng thẳng phi sinh học (Sareen, Tyagi, Sarial, Tiwari, & Sharma, 2014). Hơn nữa, cơ chế chịu ngập là kết quả của sự tương tác phức tạp và đa chiều giữa các gen thuộc các con đường trao đổi chất khác nhau như SnRK1A (Lee và cs, 2009), N-end-rule (Gonzali và cs, 2015; Mendiondo và cs, 2016), và con đường đường phân (Oh & Komatsu, 2015). Chỉ QTL cho CC được phát hiện trên nhiễm sắc thể 12 và những QTL cho DW được xác định trên nhiễm sắc thể 10 và 13 là tương đối nhất quán giữa các môi trường. QTL khác được quan sát trong nghiên cứu này có thể phụ thuộc vào điều kiện trồng trọt và do đó, không được sao chép giữa các môi trường. QTL với các tác động cộng hưởng tích cực và tiêu cực chỉ ra rằng các alen thuận lợi được đóng góp tương ứng từ Paldalkong và NTS1116.

Tóm lại, 20 QTL đối với các đặc điểm liên quan đến ngập úng đã được xác định trong nghiên cứu này, tuy nhiên, chỉ một số QTL được phát hiện nhất quán trên các môi trường. Mặc dù một số QTL được phát hiện ở đối chứng không được xác định trong điều

kiện ngập, chúng được phát hiện cho giá trị chỉ số, FTI hoặc cả hai. Những kết quả này cho thấy rằng QTL không được xác định trong ngập úng nhưng được tìm thấy trong chỉ số và/hoặc FTI cũng có thể liên quan đến tính chịu ngập vì dữ liệu kiểu hình (chỉ số và FTI) được lấy từ các cây trồng ngập và đối chứng. Vì tiềm năng chống chịu của thực vật chống lại các căng thẳng phi sinh học là một hiện tượng phức tạp, việc xem xét các kết quả QTL thu được với các thông số riêng lẻ (CC và DW) cũng như các thông số có nguồn gốc (CCI, DWI và FTI) có thể có hiệu quả trong việc khám phá cơ sở di truyền của tính chịu ngập úng ở cây đậu tương. Người ta cũng nhận thấy rằng các vùng gen của nhiễm sắc thể 10, 12 và 13, chứa QTL tương đối nhất quán hơn, có thể quan trọng đối với việc cải thiện tính chịu ngập úng ở đậu tương. Một số gen ứng cử viên với các chức năng được chú thích liên quan đến CC, DW hoặc chống chịu căng thẳng cũng đã được xác định ở những vùng đó. Nghiên cứu này giúp mở rộng hiểu biết về cơ chế chịu ngập úng và cung cấp thông tin hữu ích cho việc sử dụng QTL và các marker liên quan trong việc thực hiện các chương trình chọn giống chịu ngập úng ở đậu tương. QTL được xác định trong nghiên cứu này có thể được chuyển vào các giống đậu tương ưu tú để cải thiện tính chịu ngập úng của chúng thông qua công nghệ MAS. Trong bối cảnh lũ lụt có thể gia tăng do biến đổi khí hậu, nghiên cứu này có thể được áp dụng nhiều hơn để phát triển tính chịu ngập và giảm thiểu thiệt hại về năng suất đậu tương. Ngoài ra, các phương pháp đánh giá kiểu hình được áp dụng trong nghiên cứu này có thể hữu ích cho việc nghiên cứu tính chịu ngập úng ở giai đoạn đầu của đậu tương.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/pbr.12790>

<https://doi.org/10.1111/pbr.12790>

Tài liệu tham khảo

- Abiola, O., Angel, J. M., Avner, P., Bachmanov, A. A., Belknap, J. K., Bennett, B., ... Zou, F. (2003). The nature and identification of quantitative trait loci: A community's view. *Nature Review Genetics*, **4**, 911– 916. <https://doi.org/10.1038/nrg1206>
[CrossrefCASPubMedWeb of Science®Google Scholar](#)
- Ballesteros, D. C., Mason, R. E., Addison, C. K., Andrea Acuña, M., Nelly Arguello, M., Subramanian, N., ... Tucker, D. (2015). Tolerance of wheat to vegetative stage soil waterlogging is conditioned by both constitutive and adaptive QTL. *Euphytica*, **201**, 329– 343. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1184-3>
[CrossrefCASWeb of Science®Google Scholar](#)
- Berger, B., Parent, B., & Tester, M. (2010). High-throughput shoot imaging to study drought responses. *Journal of Experimental Botany*, **61**, 3519– 3528. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq201>
[CrossrefCASPubMedWeb of Science®Google Scholar](#)
- Bertholdsson, N. O., Holfors, A., Macaulay, M., & Crespo-Herrera, L. A. (2015). QTL for chlorophyll fluorescence of barley plants grown at low oxygen concentration in hydroponics to simulate waterlogging. *Euphytica*, **201**, 357– 365. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1215-0>
[CrossrefCASWeb of Science®Google Scholar](#)
- Borella, J., Amarante, L. D., Oliveira, D. D. S. C. D., Oliveira, A. C. B. D., & Braga, E. J. B. (2014). Waterlogging-induced changes in fermentative metabolism in roots and nodules of soybean genotypes. *Scientia Agricola*, **71**, 499– 508. <https://doi.org/10.1590/0103-9016-2014-0044>
[CrossrefWeb of Science®Google Scholar](#)

-
- Bouzroud, S., Gouiaa, S., Hu, N., Bernadac, A., Mila, I., Bendaou, N., ... Zouine, M. (2018). Auxin Response Factors (ARFs) are potential mediators of auxin action in tomato response to biotic and abiotic stress (*Solanum lycopersicum*). *PLoS ONE*, **13**, e0193517. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193517>
-

[CrossrefPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Chen, W., Yao, Q., Patil, G. B., Agarwal, G., Deshmukh, R. K., Lin, L. I., ... Nguyen, H. T. (2016). Identification and comparative analysis of differential gene expression in soybean leaf tissue under drought and flooding stress revealed by RNA-Seq. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 1044. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01044>
-

[CrossrefPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Chiang, C. M., Chen, L. F. O., Shih, S. W., & Lin, K. H. (2015). Expression of eggplant ascorbate peroxidase increases the tolerance of transgenic rice plants to flooding stress. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, **24**, 257– 267. <https://doi.org/10.1007/s13562-014-0265-7>
-

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Cho, J. W., Ji, H. C., & Yamakawa, T. (2006). Comparison of photosynthetic response of two soybean cultivars to soil flooding. *Journal-Faculty of Agriculture Kyushu University*, **51**, 227– 232.
-

[CASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Collard, B. C., Jahufer, M. Z. Z., Brouwer, J. B., & Pang, E. C. K. (2005). An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*, **142**, 169– 196. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-1681-5>
-

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Cornelious, B., Chen, P., Chen, Y., De Leon, N., Shannon, J. G., & Wang, D. (2005). Identification of QTLs underlying water-logging tolerance in soybean. *Molecular Breeding*, **16**, 103– 112. <https://doi.org/10.1007/s11032-005-5911-2>
-

[CrossrefWeb of Science@Google Scholar](#)

- Djanaguiraman, M., Prasad, P. V., Boyle, D. L., & Schapaugh, W. T. (2011). High-temperature stress and soybean leaves: Leaf anatomy and photosynthesis. *Crop Science*, **51**, 2125– 2131. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.10.0571>
-

[Wiley Online LibraryWeb of Science@Google Scholar](#)

- Gaufichon, L., Reisdorf-Cren, M., Rothstein, S. J., Chardon, F., & Suzuki, A. (2010). Biological functions of asparagine synthetase in plants. *Plant Science*, **179**, 141– 153. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.04.010>
-

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Ghanbari, S., Nooshkam, A., Fakheri, B. A., & Mahdinezhad, N. (2018). Assessment of yield and yield component of soybean genotypes (*Glycine max* L.) in north of Khuzestan. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, **21**, 435– 441. <https://doi.org/10.1007/s12892-018-0023-0>
-

[CrossrefGoogle Scholar](#)

- Githiri, S. M., Watanabe, S., Harada, K., & Takahashi, R. (2006). QTL analysis of flooding tolerance in soybean at an early vegetative growth stage. *Plant Breeding*, **125**, 613– 618. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01291.x>

[Wiley Online LibraryCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Gonzali, S., Loreti, E., Cardarelli, F., Novi, G., Parlanti, S., Pucciariello, C., ... Perata, P. (2015). Universal stress protein HRU1 mediates ROS homeostasis under anoxia. *Nature Plants*, **1**, 15151. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.151>
-

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Hernandez, J. A., Olmos, E., Corpas, F. J., Sevilla, F., & Del Rio, L. A. (1995). Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Science*, **105**, 151– 167. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(94\)04047-8](https://doi.org/10.1016/0168-9452(94)04047-8)
-

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Hou, F. F., & Thseng, F. S. (1991). Studies on the flooding tolerance of soybean seed: Varietal differences. *Euphytica*, **57**, 169– 173. <https://doi.org/10.1007/bf00023075>
-

[CrossrefWeb of Science@Google Scholar](#)

- Huang, Y., Haas, M., Heinen, S., Steffenson, B. J., Smith, K. P., & Muehlbauer, G. J. (2018). QTL Mapping of fusarium head blight and correlated agromorphological traits in an elite barley cultivar Rasmusson. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article 1260. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01260>
-

[CrossrefPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Hummer, W. S. (2018). *Linkage mapping for soybean (Glycine max) flood tolerance*. Master's thesis, University of Arkansas, Fayetteville, AR, USA. Retrieved from <https://scholarworks.uark.edu/etd/3074/>
-

[Google Scholar](#)

- Idrissi, O., Udupa, S. M., De Keyser, E., McGee, R. J., Coyne, C. J., Saha, G. C., & De Riek, J. (2016). Identification of quantitative trait loci controlling root and shoot traits associated with drought tolerance in a lentil (*Lens culinaris* Medik.) recombinant inbred line population. *Frontiers in Plant Science*, **7**, Article 1174. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01174>
-

[CrossrefPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Ismail, A. M., Singh, U. S., Singh, S., Dar, M. H., & Mackill, D. J. (2013). The contribution of submergence-tolerant (Sub1) rice varieties to food security in flood-prone rainfed lowland areas in Asia. *Field Crops Research*, **152**, 83– 93. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.01.007>
-

[CrossrefWeb of Science@Google Scholar](#)

- Jin, J., Long, W., Wang, L., Liu, X., Pan, G., Xiang, W., & Li, S. (2018). QTL Mapping of seed vigor of backcross inbred lines derived from *Oryza longistaminata* under artificial aging. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article 1909. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01909>
-

[CrossrefPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Kausar, R., Hossain, Z., Makino, T., & Komatsu, S. (2012). Characterization of ascorbate peroxidase in soybean under flooding and drought stresses. *Molecular Biology Reports*, **39**, 10573– 10579. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-1945-9>
-

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Kim, Y., Seo, C.-W., Khan, A. L., Mun, B.-G., Shahzad, R., Ko, J.-W., ... Lee, I.-J. (2018). Exo-ethylene application mitigates waterlogging stress in soybean (*Glycine max* L.). *BMC Plant Biology*, **18**, 254. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1457-4>

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Komatsu, S., Nanjo, Y., & Nishimura, M. (2013). Proteomic analysis of the flooding tolerance mechanism in mutant soybean. *Journal of Proteomics*, **79**, 231–250. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2012.12.023>
-

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Koo, S. C., Kim, H. T., Kang, B. K., Lee, Y. H., Oh, K. W., Kim, H. Y., ... Choi, M. S. (2014). Screening of flooding tolerance in soybean germplasm collection. *Korean Journal of Breeding Science*, **46**, 129–135. <https://doi.org/10.9787/kjbs.2014.46.2.129>
-

[CrossrefGoogle Scholar](#)

- Korir, P. C., Qi, B., Wang, Y., Zhao, T., Yu, D., Chen, S., & Gai, J. (2011). A study on relative importance of additive, epistasis and unmapped QTL for aluminium tolerance at seedling stage in soybean. *Plant Breeding*, **130**, 551–562. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2011.01862.x>
-

[Wiley Online LibraryCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Lee, K. W., Chen, P. W., Lu, C. A., Chen, S., Ho, T. H. D., & Yu, S. M. (2009). Coordinated responses to oxygen and sugar deficiency allow rice seedlings to tolerate flooding. *Plant Biology*, **2**, ra61. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2000333>
-

[Google Scholar](#)

- Lee, Y.-G., Jeong, N., Kim, J. H., Lee, K., Kim, K. H., Pirani, A., ... Jeong, S.-C. (2015). Development, validation and genetic analysis of a large soybean SNP genotyping array. *The Plant Journal*, **81**, 625–636. <https://doi.org/10.1111/tpj.12755>
-

[Wiley Online LibraryCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Li, H., Vaillancourt, R., Mendham, N., & Zhou, M. (2008). Comparative mapping of quantitative trait loci associated with waterlogging tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genomics*, **9**, 401. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-401>
-

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Linkemer, G., Board, J. E., & Musgrave, M. E. (1998). Waterlogging effects on growth and yield components in late-planted soybean. *Crop Science*, **38**, 1576–1584. <https://doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183x003800060028x>
-

[Wiley Online LibraryCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Mano, Y., Omori, F., Takamizo, T., Kindiger, B., Bird, R. M., Loaisiga, C. H., & Takahashi, H. (2007). QTL mapping of root aerenchyma formation in seedlings of a maize x rare teosinte “*Zea nicaraguensis*” cross. *Plant and Soil*, **295**, 103–113. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9266-9>
-

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Mendiondo, G. M., Gibbs, D. J., Szurman-Zubrzycka, M., Korn, A., Marquez, J., Szarejko, I., ... Corbineau, F. (2016). Enhanced waterlogging tolerance in barley by manipulation of expression of the N-end rule pathway E3 ligase PROTEOLYSIS 6. *Plant Biotechnology Journal*, **14**, 40–50. <https://doi.org/10.1111/pbi.12334>
-

[Wiley Online LibraryCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

-
- Meng, L., Li, H., Zhang, L., & Wang, J. (2015). QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations. *The Crop Journal*, **3**, 269– 283. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2015.01.001>
-

[CrossrefGoogle Scholar](#)

- Miles, C., & Wayne, M. (2008). Quantitative trait locus (QTL) analysis. *Nature Education*, **1**, 208.
-

[Google Scholar](#)

- Mustroph, A. (2018). Improving flooding tolerance of crop plants. *Agronomy*, **8**, 160. <https://doi.org/10.3390/agronomy8090160>
-

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Nguyen, V. L., Binh, V. T., Hoang, D. T., Mochizuki, T., & Nguyen, V. L. (2015). Genotypic variation in morphological and physiological response of soybean to waterlogging at flowering stage. *International Journal of Agricultural Science Research*, **4**, 150– 157.
-

[Google Scholar](#)

- Nguyen, V. T., Vuong, T. D., VanToai, T., Lee, J. D., Wu, X., Mian, M. A., ... Nguyen, H. T. (2012). Mapping of quantitative trait loci associated with resistance to *Phytophthora sojae* and flooding tolerance in soybean. *Crop Science*, **52**, 2481– 2493. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.09.0466>
-

[Wiley Online LibraryCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Oh, M., & Komatsu, S. (2015). Characterization of proteins in soybean roots under flooding and drought stresses. *Journal of Proteomics*, **114**, 161– 181. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.11.008>
-

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Osman, K. A., Tang, B., Qiu, F., & Naim, A. M. E. (2017). Identification of major QTLs in an advanced backcross lines associated with waterlogging tolerance at maize seedling stage. *World Journal of Agricultural Research*, **5**, 126– 134.
-

[Google Scholar](#)

- Paterson, A. H. (1995). Molecular dissection of quantitative traits: Progress and prospects. *Genome Research*, **5**, 321– 333. <https://doi.org/10.1101/gr.5.4.321>
-

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Rao, M. S. S., Mullinix, B. G., Rangappa, M., Cebert, E., Bhagsari, A. S., Sapra, V. T., ... Dadson, R. B. (2002). Genotype x environment interactions and yield stability of food-grade soybean genotypes. *Agronomy Journal*, **94**, 72– 80. <https://doi.org/10.2134/agronj2002.0072>
-

[Wiley Online LibraryWeb of Science@Google Scholar](#)

- Reyna, N., Cornelious, B., Shannon, J. G., & Sneller, C. H. (2003). Evaluation of a QTL for waterlogging tolerance in southern soybean germplasm. *Crop Science*, **43**, 2077– 2082. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.2077>
-

[Wiley Online LibraryWeb of Science@Google Scholar](#)

- Rieseberg, L. H., Archer, M. A., & Wayne, R. K. (1999). Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity*, **83**, 363– 372. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6886170>

[Wiley Online LibraryPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Sakazono, S., Nagata, T., Matsuo, R., Kajihara, S., Watanabe, M., Ishimoto, M., ... Mochizuki, T. (2014). Variation in root development response to flooding among 92 soybean lines during early growth stages. *Plant Production Science*, **17**, 228– 236. <https://doi.org/10.1626/pps.17.228>

[CrossrefWeb of Science@Google Scholar](#)

- Salekdeh, G. H., Reynolds, M., Bennett, J., & Boyer, J. (2009). Conceptual framework for drought phenotyping during molecular breeding. *Trends in Plant Science*, **14**, 488– 496. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.07.007>

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Sareen, S., Tyagi, B. S., Sarial, A. K., Tiwari, V., & Sharma, I. (2014). Trait analysis, diversity, and genotype x environment interaction in some wheat landraces evaluated under drought and heat stress conditions. *Chilean Journal of Agricultural Research*, **74**, 135– 142. <https://doi.org/10.4067/s0718-58392014000200002>

[CrossrefWeb of Science@Google Scholar](#)

- SAS Institute (2013). *SAS/STAT 9.4 user's guide*. Cary, NC: SAS Inst. Inc.

[Google Scholar](#)

- Sayama, T., Nakazaki, T., Ishikawa, G., Yagasaki, K., Yamada, N., Hirota, N., ... Tanisaka, T. (2009). QTL analysis of seed-flooding tolerance in soybean (*Glycine max* [L.] Merr.). *Plant Science*, **176**, 514– 521. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.01.007>

[CrossrefCASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Shimamura, S., Mochizuki, T., Nada, Y., & Fukuyama, M. (2003). Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. *Plant and Soil*, **251**, 351– 359. <https://doi.org/10.1023/a:1023036720537>

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Shimono, H., Konno, T., Sakai, H., & Sameshima, R. (2012). Interactive effects of elevated atmospheric CO₂ and waterlogging on vegetative growth of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Plant Production Science*, **15**, 238– 245. <https://doi.org/10.1626/pps.15.238>

[CrossrefCASWeb of Science@Google Scholar](#)

- Singh, A., Septiningsih, E. M., Balyan, H. S., Singh, N. K., & Rai, V. (2017). Genetics, physiological mechanisms and breeding of flood-tolerant rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Cell Physiology*, **58**, 185– 197. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw206>

[CASPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Soltani, A., MafiMoghaddam, S., Oladzad-Abbasabadi, A., Walter, K., Kearns, P. J., Vasquez-Guzman, J., ... Osorno, J. M. (2018). Genetic analysis of flooding tolerance in an Andean diversity panel of dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Frontiers in Plant Science*, **9**, 767. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00767>

[CrossrefPubMedWeb of Science@Google Scholar](#)

- Song, L., Valliyodan, B., Prince, S., Wan, J., & Nguyen, H. (2018). Characterization of the XTH gene family: New insight to the roles in soybean flooding tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*, **19**, 2705. <https://doi.org/10.3390/ijms19092705>

[CrossrefWeb of Science®Google Scholar](#)

- Toker, C. (2004). Estimates of broad-sense heritability for seed yield and yield criteria in faba bean (*Vicia faba* L.). *Hereditas*, **140**, 222– 225. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2004.01780.x>

[Wiley Online LibraryCASPubMedWeb of Science®Google Scholar](#)

- Valliyodan, B., Ye, H., Song, L., Murphy, M., Shannon, J. G., & Nguyen, H. T. (2016). Genetic diversity and genomic strategies for improving drought and waterlogging tolerance in soybeans. *Journal of Experimental Botany*, **68**, 1835– 1849. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw433>

[Web of Science®Google Scholar](#)

- Van Nguyen, L., Takahashi, R., Githiri, S. M., Rodriguez, T. O., Tsutsumi, N., Kajihara, S., ... Mochizuki, T. (2017). Mapping quantitative trait loci for root development under hypoxia conditions in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Theoretical and Applied Genetics*, **130**, 743– 755. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2847-3>

[CrossrefPubMedWeb of Science®Google Scholar](#)

- VanToai, T. T., St Martin, S. K., Chase, K., Boru, G., Schnipke, V., Schmitthenner, A. F., & Lark, K. G. (2001). Identification of a QTL associated with tolerance of soybean to soil waterlogging. *Crop Science*, **41**, 1247– 1252. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.4141247x>

[Wiley Online LibraryWeb of Science®Google Scholar](#)

- Visser, E. J., Heijink, C. J., Van Hout, K. J., Voeselek, L. A., Barendse, G. W., & Blom, C. W. (1995). Regulatory role of auxin in adventitious root formation in two species of *Rumex*, differing in their sensitivity to waterlogging. *Physiologia Plantarum*, **93**, 116– 122. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1995.930117.x>

[Wiley Online LibraryCASWeb of Science®Google Scholar](#)

- Wang, J., Li, H., Zhang, L., & Meng, L. (2016). *Users' manual of QTL IciMapping*. Beijing: The Quantitative Genetics Group, Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS) and Mexico city: Genetic Resources Program, International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT).

[Google Scholar](#)

- Woodward, A. W., & Bartel, B. (2005). Auxin: Regulation, action, and interaction. *Annals of Botany*, **95**, 707– 735. <https://doi.org/10.1093/aob/mci083>

[CrossrefCASPubMedWeb of Science®Google Scholar](#)

- Wu, C., Chen, P., Hummer, W., Zeng, A., & Klepadlo, M. (2017). Effect of flood stress on soybean seed germination in the field. *American Journal of Plant Sciences*, **8**, 53– 68. <https://doi.org/10.4236/ajps.2017.81005>

[CrossrefCASGoogle Scholar](#)

- Wu, J. J., Xu, P. F., Liu, L. J., Zhang, S., Wang, J. S., Lin, W. G., ... Dong, D. J. (2012). Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolerance in soybean at seedling stage. In *International conference on biomedical engineering and biotechnology (iCBEB)* (pp. 370– 378). IEEE. <https://doi.org/10.1109/icbeb.2012.269>

[CrossrefGoogle Scholar](#)

-
- Ye, H., Song, L. I., Chen, H., Valliyodan, B., Cheng, P., Ali, L., ... Nguyen, H. T. (2018). A major natural genetic variation associated with root system architecture and plasticity improves waterlogging tolerance and yield in soybean. *Plant, Cell & Environment*, **41**, 2169–2182. <https://doi.org/10.1111/pce.13190>
-

[Wiley Online Library](#)[CAS](#)[PubMed](#)[Web of Science](#)@[Google Scholar](#)

- Yu, M., & Chen, G. Y. (2013). Conditional QTL mapping for waterlogging tolerance in two RILs populations of wheat. *SpringerPlus*, **2**, 245. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-245>
-

[Crossref](#)[PubMed](#)[Google Scholar](#)

- Yu, M. A., Mao, S.-L., Chen, G.-Y., Liu, Y.-X., Li, W., Wei, Y.-M., ... Zheng, Y.-L. (2014). QTLs for waterlogging tolerance at germination and seedling stages in population of recombinant inbred lines derived from a cross between synthetic and cultivated wheat genotypes. *Journal of Integrative Agriculture*, **13**, 31–39. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(13\)60354-8](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(13)60354-8)
-

[Crossref](#)[Web of Science](#)@[Google Scholar](#)

- Zhang, X., Zhou, G., Shabala, S., Koutoulis, A., Shabala, L., Johnson, P., ... Zhou, M. (2016). Identification of aerenchyma formation-related QTL in barley that can be effective in breeding for waterlogging tolerance. *Theoretical and Applied Genetics*, **129**, 1167–1177. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2693-3>
-

[Crossref](#)[CAS](#)[PubMed](#)[Web of Science](#)@[Google Scholar](#)