

利用回交导入系群体定位大豆蛋白质含量与脂肪含量 QTL

朱明月, 韩粉霞, 孙君明, 闫淑荣, 杨 华

(中国农业科学院作物科学研究所/农业部北京大豆生物学重点实验室/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081)

摘要: 对大豆的蛋白质含量和脂肪含量进行 QTL 定位, 可为其分子标记辅助育种提供依据。以回交导入系群体中黄 13 × 中黄 20 的 BC₂F₃ 的 100 个家系为材料, 分析群体的 SSR 标记多态性, 采用近红外光谱分析技术测定群体蛋白质含量和脂肪含量。构建了一张涵盖大豆 20 个连锁群、总长为 948.01 cM、平均遗传距离为 8.78 cM、包含 108 个 SSR 标记的大豆遗传连锁图谱。共检测到与蛋白质含量相关的 QTL 5 个, 与脂肪含量相关的 QTL 9 个, 其中 Satt445 ~ Sat_303 连续 2 年被检测到与脂肪含量相关, Satt445 ~ Sat_303 与 Satt543 ~ Satt574 均被检测到与蛋白质含量和脂肪含量相关, Sat_389 ~ Satt590、Satt238 ~ Satt388 及 Satt685 ~ Sat_381 均与脂肪含量相关。

关键词: 大豆; 回交群体; 蛋白质含量; 脂肪含量; QTL 定位

Detection of Soybean Protein and Oil Content QTL with Backcross Introgression Lines

ZHU Ming-yue, HAN Fen-xia, SUN Jun-ming, YAN Shu-rong, YANG Hua

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Soybean Biology(Beijing), Ministry of Agriculture/National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081)

Abstract: Quantitative trait loci (QTL) analysis of protein content and oil content in soybean is providing the theoretical basis for quality breeding of higher content of the protein and oil. There were 100 BC₂F₃ lines of backcross introgression lines from Zhonghuang 13 and Zhonghuang 20. SSR marker polymorphism of the population of BC₂F₃ was analysed. The protein content and oil content were measured by near infrared spectroscopy. A linkage map including 20 linkage groups with a total length of 948.01 cM and an average genetic distance of 8.78 cM with a total of 108 SSR markers was constructed. 5 QTLs related to protein content and 9 QTLs related to oil content were detected, including Satt445-Sat_303 for oil content detected in two years and Satt445-Sat_303 and Satt543-Satt574 for protein content and oil content detected in the same year, Sat_389-Satt590, Satt238-Satt388 and Satt685-Sat_381 for oil content.

Key words: soybean; backcross population; protein content; oil content; QTL

大豆含有 40% 左右的蛋白质和 20% 左右的脂肪, 为当今世界植物蛋白和食用植物油的重要来源。目前, 关于大豆蛋白质、脂肪含量的 QTL 定位, 国内外学者做了大量的研究。李文等^[1] 利用东农 46 ×

L-100 的 F₂ 群体, 定位到 1 个蛋白质含量 QTL GM-D2 和 1 个脂肪含量 QTL GM-B2。陈明阳等^[2] 利用中黄 13 × 东山 69 的 BC₂F₂ 群体, 定位到 3 个蛋白质含量 QTL。侯萌等^[3] 以 Charleston × 东农 594 的 F₂ 重

收稿日期: 2017-02-28 修回日期: 2017-03-27 网络出版日期: 2017-10-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20171017.1431.038.html>

基金项目: 转基因生物新品种培育重大专项 (2016ZX08004-004, 2014ZX08004-004); 中国农业科学院科技创新工程; 国家科技支撑计划 (2011BAD35B06); 国家“863”计划 (2012AA101106)

第一作者研究方向为作物遗传育种。E-mail: zhumingyue2153@163.com

通信作者: 韩粉霞, 研究方向为大豆品质育种。E-mail: hanfenxia@caas.cn

组自交系,定位到 9 个蛋白质含量 QTL 和 11 个脂肪含量 QTL。E. Mehrzad 等^[4]用 OAC Wallace × OAC Glencoe 的 F_{4,6}重组自交系,定位到 5 个蛋白质含量 QTL 和 11 个脂肪含量 QTL。S. Pandurangan 等^[5]以大豆品种 X3145-B-B-3-15 × AC Brant 的 RIL 群体,定位到 4 个蛋白质含量 QTL,分布在 C2、D1a、E、I 连锁群上。目前,在 SOYBASE 网站,已经收集到蛋白质含量 QTL 231 个,脂肪含量 QTL 306 个。自从 Y. Eshed 等^[6]提出回交导入系的概念以来,利用回交导入系进行一些性状的 QTL 定位,在主要作物中已取得进展。詹晶晶等^[7]以 Ye478 × SL19-14 的 BC₂F₁群体为材料,在 3 个环境下定位到 2 个与玉米百粒重相关的 QTL。王利锋^[8]、张俊巍等^[9]、刘海燕^[10]、雷东阳等^[11]利用水稻不同的回交导入系,获得了产量、抗旱等性状的 QTL。施伟^[12]利用以鲁麦 14 × 晋麦 47 构建的回交导入系,对小麦抗旱相关性状进行了 QTL 定位。本研究利用中黄 13 × 中黄 20 回交群体定位与蛋白质含量和脂肪含量相关的 QTL,以期为大豆品质育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 群体材料

中黄 13 与中黄 20 杂交得到 F₁,F₁再与中黄 13 回交 2 次,得到 BC₂F₁群体 500 株,从中随机选取 100 株,构成 BC₂F₁群体的 100 个家系,再经过 4 次自交,每代均随机选择,得到含有 100 个家系的 BC₂F₅群体,作为本研究的试验材料。

1.2 田间试验设计

2015—2016 年在昌平试验基地种植中黄 13 × 中黄 20 回交群体 BC₂F₅、BC₂F₆及亲本。随机区组设计,3 次重复,单行区,株距 0.1 m,行长 3 m,行距 0.45 m。

1.3 蛋白质、脂肪含量测定

采用近红外光谱分析仪扫描样品,每个样品扫描 3 次。利用 Quant2 方法分析样品的蛋白质、脂肪含量数据。每个样品 3 次扫描的平均值为该样品的蛋白质、脂肪含量值。

1.4 基因型分析

BC₂F₅植株长出幼嫩叶片后,从每行随机选取 10 株采集幼嫩叶片,于 -80 °C 保存。采用 CTAB 法提取叶片 DNA,利用 NanoDrop 2000 测定 DNA 浓度,根据样品的测定值,将其稀释至工作液浓度,放在 -20 °C 冰箱中保存。

参照 SOYBASE 网站上已公布的 SSR 引物序列,随机选取 718 对,由北京天一辉远生物科技有限公司合成。采用非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳在亲本间进行多态性筛选,双亲间具有多态性的引物用于群体基因型的分析。标记基因型数据的带型,与轮回亲本带型相同记为“a”,与供体亲本带型相同记为“b”,空白带记为“o”,杂合带则记为“h”。

1.5 数据分析

利用 SAS 软件和 Excel 2010 计算回交群体亲本及家系的蛋白质和脂肪含量的平均值、标准差和变异系数。构建遗传连锁图谱由软件 IciMapping 4.1 进行,利用完备区间作图法对大豆蛋白质含量和脂肪含量进行 QTL 定位分析^[13-15]。

2 结果与分析

2.1 大豆蛋白质与脂肪含量分析

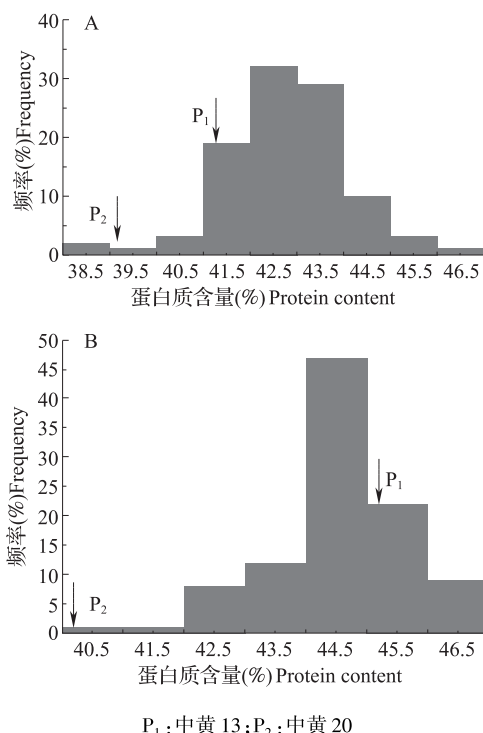
对中黄 13 × 中黄 20 群体及亲本的蛋白质含量和脂肪含量进行统计分析(表 1),可以看出,2015—2016 年,两群体亲本间的蛋白质含量和脂肪含量均有明显差异。BC₂F₅群体的蛋白质含量变异幅度为 38.01% ~ 46.47%,变异系数为 3.09%,BC₂F₆群体的蛋白质含量变异幅度为 40.03% ~ 46.91%,变异系数为 2.44%。由此看出,两群体遗传变异度大,蛋白质含量的变异幅度:BC₂F₆群体小于 BC₂F₅群体,且两群体的蛋白质含量极差均大于亲本间蛋白质含量差异;在 2015 年、2016 年 BC₂F₅和 BC₂F₆群体的脂肪含量变异幅度分别为 16.97% ~ 19.52%、18.42% ~ 20.92%,变异系数分别为 2.93%、2.67%,遗传变异度大,其极差也均大于亲本间脂肪含量差异。两群体均有超亲分离现象,为高蛋白和高脂肪

表 1 亲本、BC₂F₅和 BC₂F₆家系蛋白质含量和脂肪含量统计分析

Table 1 Statistical analysis of protein content and oil content in parents, BC₂F₅ and BC₂F₆ families

性状	年份	中黄 13	中黄 20	群体	最大值	最小值	平均值 ± 标准差	峰度	偏度	变异系数
Trait	Year	Zhonghuang13	Zhonghuang20	Population	Max.	Min.	Mean ± SD	Kurtosis	Skewness	(%) CV
蛋白质含量 (%)	2015	41.15	39.15	BC ₂ F ₅	46.47	38.01	42.81 ± 1.32	1.99	-0.62	3.09
Protein content	2016	45.22	39.72	BC ₂ F ₆	46.91	40.03	44.57 ± 1.09	2.32	-0.77	2.44
脂肪含量 (%)	2015	17.00	19.17	BC ₂ F ₅	19.52	16.97	18.25 ± 0.53	-0.27	-0.05	2.93
Oil content	2016	19.00	21.29	BC ₂ F ₆	20.92	18.42	19.53 ± 0.52	-0.19	0.06	2.67

大豆品种的选育提供了依据。分析两群体的蛋白质含量和脂肪含量的频率分布(图1、图2)、偏度和峰度,基本均呈正态分布,可用于蛋白质含量和脂肪含量 QTL 的定位。



P₁: 中黄 13; P₂: 中黄 20

P₁: Zhonghuang 13, P₂: Zhonghuang 20, the same as below

图1 BC₂F₅家系(A)、BC₂F₆家系(B)的蛋白质含量频率分布
Fig. 1 Frequency distribution of protein content in the BC₂F₅ families (A) and BC₂F₆ families (B)

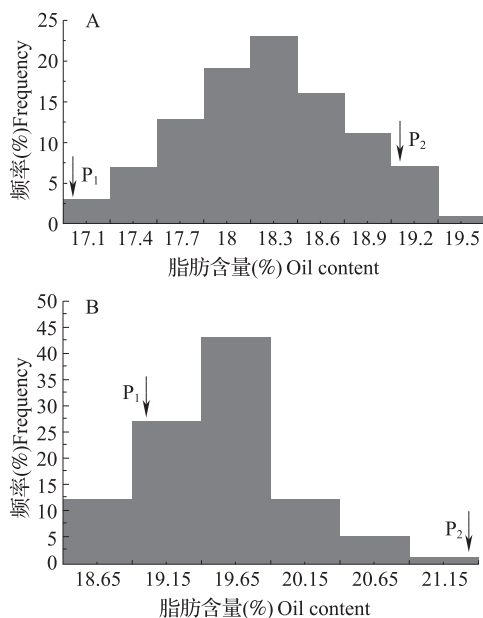


图2 BC₂F₅家系(A)、BC₂F₆家系(B)的脂肪含量频率分布

Fig. 2 Frequency distribution of oil content in the BC₂F₅ families (A) and BC₂F₆ families (B)

2.2 SSR 标记的筛选和遗传图谱的构建

在亲本间对 718 对新合成的 SSR 引物全部进行多态性筛选,其中有 108 对引物在亲本间表现出多态性。再将 108 对多态性引物在回交群体进行基因型分析。利用筛选出来的 108 个多态性 SSR 标记,通过软件 IciMapping 4.1 的 MAP 功能构建了一张包含 108 个 SSR 标记,总长为 948.01 cM,平均遗传距离为 8.78 cM 且涵盖了大豆 20 个连锁群的遗传连锁图谱(图 3)。其中,A2 和 N 连锁群上的标记数目各仅有 2 个标记,O 连锁群上标记数目含有最多的 15 个标记。D1b 连锁群上 Satt579 与 Satt290 之间的距离最小,为 1.02 cM,F 连锁群上的 Satt649 与 Satt343 之间的距离最大,为 54.93 cM。

2.3 大豆蛋白质含量和脂肪含量 QTL 分析

结合所构建的大豆遗传连锁图谱和 2015—2016 年大豆的蛋白质含量和脂肪含量数据,采用完备区间作图方法,LOD 值设为 2.5,在中黄 13 × 中黄 20 的 BC₂F₅ 群体中定位到 5 个与蛋白质含量相关的 QTL 和 6 个与脂肪含量相关的 QTL,在 BC₂F₆ 群体中定位到 3 个脂肪含量 QTL(表 2)。2 个群体共定位到 5 个蛋白质含量 QTL 和 9 个脂肪含量 QTL。其中蛋白质含量 QTL 分布于 D1b、A2、K、O、D2 等 5 个连锁群;与脂肪含量相关的 QTL 分布于 C1、A1、M、O、D2、L、D1a、E 等 8 个连锁群。在 BC₂F₅ 家系中定位到蛋白质含量 QTL 有 5 个,分别位于 D1b、A2、K、O、D2 连锁群上,表型贡献率分别为 21.03%、2.55%、2.12%、6.63%、3.67%,其中,D1b 连锁群上标记区间 Satt290 ~ Satt271 表型贡献率最高,达 21.03%。在 BC₂F₅ 家系定位到与脂肪含量相关的 6 个 QTL,分布在 C1、A1、M、O、D2、L 连锁群上,表型贡献率分别是 6.87%、7.21%、7.11%、9.77%、5.54%、3.80%,其中,O 连锁群上标记区间 Satt445 ~ Sat_303 表型贡献率最高,为 9.77%;在 BC₂F₆ 家系中定位到脂肪含量 QTL 有 3 个,分布在 D1a、O、E 连锁群上,表型贡献率分别是 6.43%、8.26%、5.97%,同样,O 连锁群上标记区间 Satt445 ~ Sat_303 表型贡献率最高,为 8.26%;BC₂F₅ 和 BC₂F₆ 两个群体重复检测到与脂肪含量相关的标记区间 Satt445 ~ Sat_303,位于 O 连锁群上,表型贡献率分别为 9.77%、8.26%。Satt445 ~ Sat_303 与 Satt543 ~ Satt574 均被检测到与蛋白质含量和脂肪含量相关。在 D1b 和 D2 连锁群上蛋白质含量 QTL 的加性效应值为负值,加性效应来自中黄 20 的贡献;在其他连锁群上蛋白质含量 QTL 的加性效应值为正值,加性

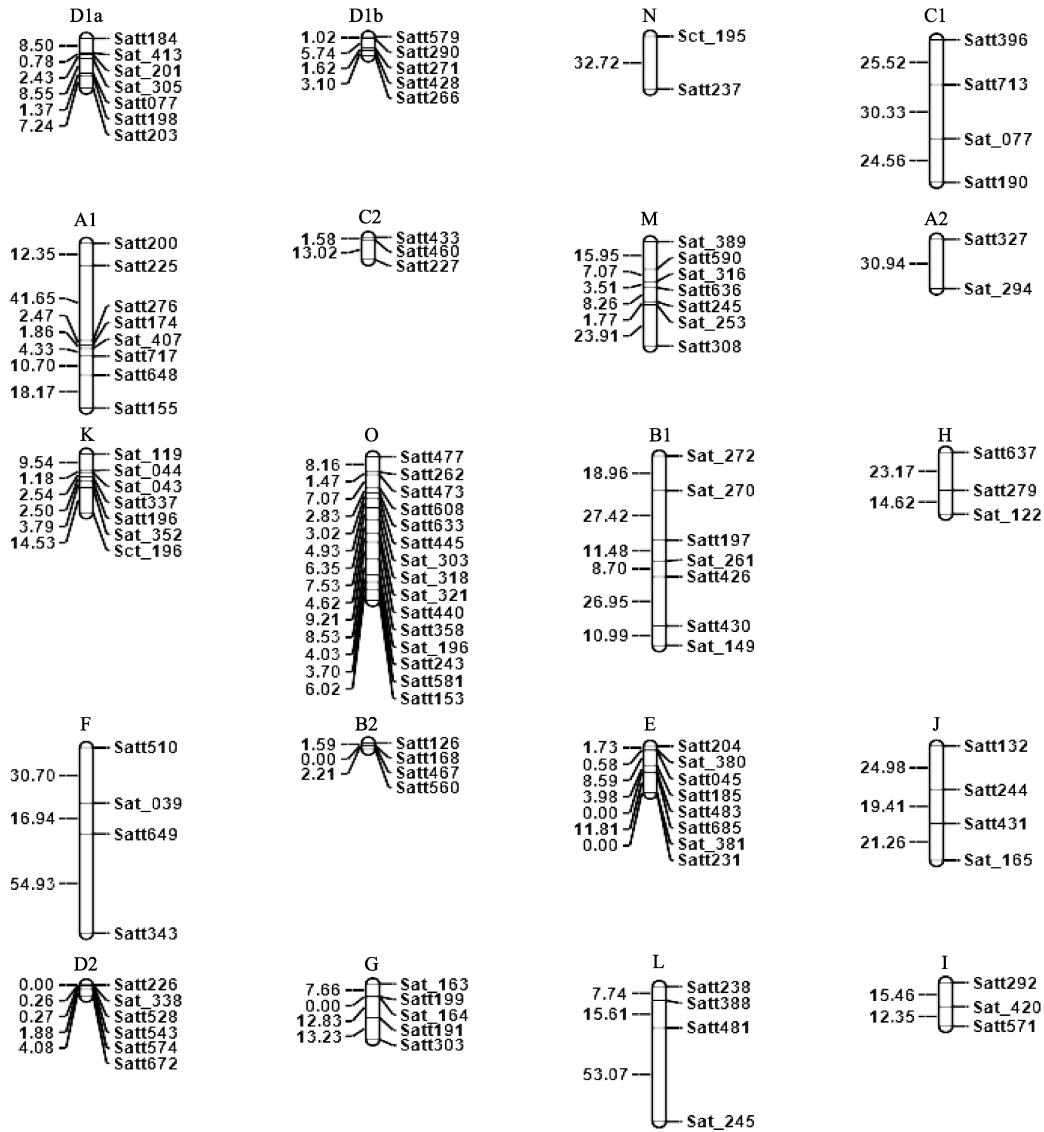


图3 遗传连锁图谱

Fig. 3 Genetic linkage map

表2 定位到的大豆蛋白质含量和脂肪含量 QTL

Table 2 Soybean protein content and oil content QTL

群体	性状	连锁群	左标记	右标记	LOD 值	加性效应	遗传贡献率
Population	Trait	LG	Left marker	Right marker	LOD value	Additive effect	(%) PVE
BC ₂ F ₅	蛋白质含量 Protein content	D1b	Satt290	Satt271	16.53	-1.20	21.03
		A2	Satt327	Sat_294	3.31	0.53	2.55
		K	Sat_119	Sat_044	2.80	0.39	2.12
		O	Satt445	Sat_303	8.01	1.18	6.63
		D2	Satt543	Satt574	4.77	-2.39	3.67
	脂肪含量 Oil content	C1	Satt396	Satt713	4.35	0.32	6.87
		A1	Satt200	Satt225	4.01	-0.33	7.21
		M	Sat_389	Satt590	4.49	-0.28	7.11
		O	Satt445	Sat_303	5.40	0.38	9.77
		D2	Satt543	Satt574	3.45	-0.58	5.54
BC ₂ F ₆	脂肪含量 Oil content	L	Satt238	Satt388	2.51	0.27	3.80
		D1a	Sat_305	Satt077	2.99	-0.24	6.43
		O	Satt445	Sat_303	3.44	-0.38	8.26
		E	Satt685	Sat_381	2.76	0.22	5.97

效应来自中黄 13 的贡献。在 C1、O、L、E 连锁群上脂肪含量 QTL 的加性效应值为正值,加性效应来自中黄 13 的贡献;在其他 5 个连锁群上脂肪含量 QTL 的加性效应值为负值,加性效应来自中黄 20 的贡献。

3 讨论

3.1 利用 BC₂F₅、BC₂F₆ 回交群体进行 QTL 定位的优势

本研究是利用中黄 13 × 中黄 20 的 BC₂F₅、BC₂F₆ 回交群体对蛋白质含量和脂肪含量 QTL 进行定位。关于利用回交群体对大豆的一些性状进行 QTL 定位,王锦辉等^[16]以绥农 14 × ZYD00006 所构建的回交导入系为材料,检测到 23 个与脂肪含量相关的 QTL;D. Wang 等^[17]以 IA2008 × PI 468916 所构建的回交导入系为材料,定位到 4 个与产量相关的 QTL;张金巍等^[18]、邹筱等^[19]利用回交群体定位与大豆品质性状相关的 QTL,均有新发现。在 QTL 定位中利用回交群体有如下优点:(1)经过多次回交和自交,各系之间的遗传差异越来越少,QTL 的检测更为准确,且更容易检测到新的位点;(2)在回交的基础上,后代含有大量轮回亲本的遗传信息,可将微小效应 QTL 以及加性、显性、部分显性和超显性的 QTL 高效的检测出来。^[20-21]。

3.2 定位结果与前人研究的比较与分析

本研究采用完备区间作图法,共定位到 5 个蛋白质含量 QTL 和 9 个脂肪含量 QTL。通过与大豆公共图谱进行比对,发现检测到的 QTL 具有很高的可靠性。

在 D1b 连锁群上定位到与蛋白质含量相关的 QTL 在区间 Satt290 ~ Satt271 内,与 X. Wang 等^[22]、Q. S. Chen 等^[23]和 Z. Qi 等^[24]在该连锁群上检测到的 3 个蛋白质含量基因 *qPRO-D1b*、*Qspro 1* 及 *qPRO8-1* 位置相近,推测可能为同一个蛋白质含量 QTL。在 A2 连锁群上定位到 1 个蛋白质含量 QTL, LOD 值为 3.31,表型贡献率是 2.55%,位于区间 Satt327 ~ Sat_294 内。E. C. Brummer 等^[25]在 A2 连锁群上定位到与蛋白质含量相关基因 *Prot 3-1*,该基因所在位点与本研究定位到的 QTL 位置相近。K 连锁群是蛋白质含量 QTL 定位研究的一个重要区域,前人在该连锁群上检测到很多蛋白质含量 QTL。本研究在该连锁群上定位到的蛋白质含量 QTL 在区间 Sat_119 ~ Sat_044 内,与 S. H. Lee 等^[26]、T. Mao 等^[27]定位到的 QTL 位置相近。E. A. Kabelka 等^[28]、D. Li 等^[29]均在 O 连锁群上定位到与蛋白质含量相关的

QTL,但它们均与本研究定位到的 QTL 所在位置不同,因此区间 Satt445 ~ Sat_303 内可能含有 1 个与蛋白质含量相关的新位点。在 D2 连锁群上定位到的蛋白质含量 QTL 在区间 Satt543 ~ Satt574 内,与 X. Wang 等^[22]、T. Mao 等^[27]在该连锁群检测到的蛋白质含量基因位置相近,三者很可能是同一个蛋白质含量 QTL。

本研究所定位到的与脂肪含量相关的 QTL 分布在 C1、A1、M、O、D2、L、D1a 及 E 连锁群上,而且在 O 连锁群上的区间 Satt445 ~ Sat_303 连续 2 年被定位到与脂肪含量 QTL 相关。在 C1 连锁群上定位到的脂肪含量 QTL 所在位置与 H. Li 等^[30]所定位到的基因所在位置相邻,可能是同一个脂肪含量 QTL。在 A1 连锁群上,S. M. Pathan 等^[31]、J. Moongkanna 等^[32]、Z. Qi 等^[33]检测到的脂肪含量 QTL 与本研究定位到的 QTL 两者位置相近。在 M 连锁群上定位到的脂肪含量 QTL 在区间 Sat_389 ~ Satt590 内,与 J. Gai 等^[34]在该连锁群上定位的 QTL 所在位置不同,因此该 QTL 可能为一个与脂肪含量相关的新位点。O 连锁群上的区间 Satt445 ~ Sat_303 连续 2 年被定位到与脂肪含量 QTL 相关,该区间所在位置与 T. Tajuddin 等^[35]定位到的相关 QTL 位置不同,说明该 QTL 可能是一个新位点。在 D2 连锁群上,定位到的与脂肪含量相关的 QTL 与 Z. Qi 等^[33]所发掘到的基因 *Oil24-8* 在同一区域,二者可能为同一个与脂肪含量相关的基因。Y. Reinprecht 等^[36]在 L 连锁群上定位到与脂肪含量相关的基因与本研究检测到的基因距离相隔较远,该 QTL 很可能为与脂肪含量相关的新位点。在 D1a 连锁群上,Z. Qi 等^[33]定位到一个与脂肪含量相关的基因 *Oil24-21*,其所在区域与本研究定位到的基因所在区域相同。E 连锁群上的与脂肪含量相关的基因很多,在该连锁群上,M. Shibata 等^[37]、B. W. Diers 等^[38]、X. Wang 等^[39]均定位到与脂肪含量相关的 QTL,但本研究所定位到的 QTL 与它们位置都不同,因此其可能是一个新的控制脂肪含量表达的基因。

综上所述,在 O 连锁群上的区间 Satt445 ~ Sat_303,不仅被检测到与蛋白质含量相关,而且连续 2 年被定位到与脂肪含量相关。左标记 Satt445 和右标记 Sat_303 之间位置差为 4.93 cM,区间内既存在蛋白质含量 QTL 又含有脂肪含量 QTL。此外,在 D2 连锁群上的区间 Satt543 ~ Satt574 存在与蛋白质、脂肪含量均相关的 QTL,两标记间隔仅为 1.88 cM。这些相对距离较短的区间,不仅可以为发掘蛋白质、脂肪含量

位点的精细定位提供便利,而且对选育高蛋白和高脂肪大豆品种的分子标记辅助选择育种具有重要的参考价值。

本研究依据 2 年的群体材料,对大豆蛋白质、脂肪含量 QTL 进行定位,BC₂F₆ 群体并未检测到蛋白质含量 QTL,且群体间蛋白质、脂肪含量的 QTL 数目与贡献率均有差别,分析原因可能是表型数据测量误差和环境等因素对定位结果有所影响。

参考文献

- [1] 李文,孙明明,赵丹,等.不同世代间大豆蛋白质和脂肪含量相关 QTL 的稳定性分析[J].大豆科学,2015,34(1):42-45
- [2] 陈明阳,张金巍,韩粉霞,等.利用 BC₂ 群体定位大豆蛋白质含量 QTL[J].中国油料作物学报,2013,35(6):617-623
- [3] 侯萌,齐照明,韩雪,等.大豆蛋白质和脂肪含量 QTL 定位及互作分析[J].中国农业科学,2014,47(13):2680-2689
- [4] Mehrzad E,Elroy R,Istvan R. Genetic control of soybean seed oil: I. QTL and genes associated with seed oil concentration in RIL populations derived from crossing moderately high-oil parents[J]. Theor Appl Genet,2013,126(2):403-495
- [5] Pandurangan S,Pajak A,Molnar S J, et al. Relationship between asparagine metabolism and protein concentration in soybean seed[J]. J Exp Bot,2012,63(8):3173-3184
- [6] Eshed Y,Zamir D. A genomic library of *Lycopersicon pennellii* in *L. esculentum*: a tool for mapping of genes[J]. Euphytica,1994,79(3):175-179
- [7] 詹晶晶,邢文慧,田玉焕,等.基于掖 478 导入系的玉米百粒重 QTL 鉴定[J].植物遗传资源学报,2015,16(5):955-960
- [8] 王利锋.利用选择回交导入系定位和聚合水稻抗旱 QTL[D].北京:中国农业科学院,2007
- [9] 张俊巍,项超,张晶,等.利用耐低磷选择回交导入系群体定位水稻产量性状 QTL[J].中国农学通报,2014,30(6):56-65
- [10] 刘海燕.水稻高代回交导入系抗旱相关性状 QTL 定位研究[D].北京:中国农业科学院,2009
- [11] 雷东阳,谢放鸣,陈立云.利用高代回交导入系定位稻米外观品质性状 QTL[J].湖南农业大学学报:自然科学版,2009,35(1):1-4
- [12] 施伟.小麦回交导入系抗旱相关生理性状数量位点遗传剖析[D].北京:中国农业科学院,2012
- [13] 李慧慧,张鲁燕,王建康.数量性状基因定位研究中若干常见问题的分析与解答[J].作物学报,2010,36(6):918-931
- [14] Lestari P,Trijatmiko K R,Warsun A, et al. Mapping quantitative trait loci conferring blast resistance in upland indica rice (*Oryza sativa* L.) [J]. J Crop Sci Biotechnol,2011,14(1):57-63
- [15] 王建康.数量性状基因的完备区间作图方法[J].作物学报,2009,35(2):239-245
- [16] 王锦辉,王丹华,蒋洪蔚,等.利用野生大豆回交导入系定位油分含量 QTL[J].中国油料作物学报,2015,37(3):277-284
- [17] Wang D,Graef G L,Procopiuk A M, et al. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations[J]. Theor Appl Genet,2004,108(3):458-467
- [18] 张金巍,韩粉霞,陈明阳,等.利用选择回交导入系定位大豆蛋白质含量 QTL[J].中国油料作物学报,2015,37(4):433-442
- [19] 邹筱,韩粉霞,陈明阳,等.大豆脂肪酸主要组分含量 QTL 定位[J].作物学报,2014,40(9):1595-1603
- [20] Tanksley S D,Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines[J]. Theor Appl Genet,1996,92(2):191-203
- [21] Li Z K,Fu B Y,Gao Y M, et al. Genome-wide introgression lines and their use in genetic and molecular dissection of complex phenotypes in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Mol Biol,2005,59(1):33-52
- [22] Wang X,Jiang G L,Green M, et al. Identification and validation of quantitative trait loci for seed yield, oil and protein contents in two recombinant inbred line populations of soybean[J]. Mol Genet Genomics,2014,289(5):935-949
- [23] Chen Q S,Zhang Z C,Liu C Y, et al. QTL analysis of major agronomic traits in soybean [J]. Agric Sci China,2007,6(4):399-405
- [24] Qi Z,Hou M,Han X, et al. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for seed protein concentration in soybean and analysis for additive effects and epistatic effects of QTLs under multiple environments[J]. Plant Breed,2014,133(4):499-507
- [25] Brummer E C,Graef G L,Orf J, et al. Mapping QTL for seed protein and oil content in eight soybean populations[J]. Crop Sci,1997,37(2):370-378
- [26] Lee S H,Bailey M A,Mian M A R, et al. RFLP loci associated with soybean seed protein and oil content across populations and locations[J]. Theor Appl Genet,1996,93(5-6):649-657
- [27] Mao T,Jiang Z,Han Y, et al. Identification of quantitative trait loci underlying seed protein and oil contents of soybean across multi-genetic backgrounds and environments[J]. Plant Breed,2013,132(6):630-641
- [28] Kabelka E A,Diers B W,Fehr W R, et al. Putative alleles for increased yield from soybean plant introductions [J]. Crop sci,2004,44(3):784-791
- [29] Li D,Sun M,Han Y, et al. Identification of QTL underlying soluble pigment content in soybean stems related to resistance to soybean white mold (*Sclerotinia sclerotiorum*) [J]. Euphytica,2010,172(1):49-57
- [30] Li H,Zhao T,Wang Y, et al. Genetic structure composed of additive QTL, epistatic QTL pairs and collective unmapped minor QTL conferring oil content and fatty acid components of soybeans[J]. Euphytica,2011,182(1):117
- [31] Pathan S M,Vuong T,Clark K, et al. Genetic mapping and confirmation of quantitative trait loci for seed protein and oil contents and seed weight in soybean[J]. Crop Sci,2013,53(3):765-774
- [32] Moongkanna J,Nakasathien S,Novitzky W P, et al. SSR markers linking to seed traits and total oil content in soybean[J]. Thai J Agric Sci,2011,44(4):233-241
- [33] Qi Z,Wu Q,Han X, et al. Soybean oil content QTL mapping and integrating with meta-analysis method for mining genes[J]. Euphytica,2011,179(3):499-514
- [34] Gai J,Wang Y,Wu X, et al. A comparative study on segregation analysis and QTL mapping of quantitative traits in plants-with a case in soybean[J]. Front Agric China,2007,1(1):1-7
- [35] Tajuddin T,Watanabe S,Yamanaka N, et al. Analysis of quantitative trait loci for protein and lipid contents in soybean seeds using recombinant inbred lines[J]. Breed Sci,2003,53(2):133-140
- [36] Reinprecht Y,Poysa V W,Yu K, et al. Seed and agronomic QTL in low linolenic acid, lipoxygenase-free soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) germplasm[J]. Genome,2006,49(12):1510-1527
- [37] Shibata M,Takayama K,Ujiie A, et al. Genetic relationship between lipid content and linolenic acid concentration in soybean seeds[J]. Breed Sci,2008,58(4):361-366
- [38] Diers B W,Keim P,Fehr W R, et al. RFLP analysis of soybean seed protein and oil content [J]. Theor Appl Genet,1992,83(5):608-612
- [39] Wang X,Jiang G L,Green M, et al. Quantitative trait locus analysis of saturated fatty acids in a population of recombinant inbred lines of soybean[J]. Mol Breed,2012,30(2):1163-1179