

大豆品质性状 QTL 定位的研究进展

位艳丽^{1,2}, 余永亮², 练云², 王树峰², 王庭峰², 梁慧珍²

(1. 河南农业大学 农学院, 河南 郑州 450002; 2. 河南省农业科学院 经济作物研究所, 国家大豆改良中心郑州分中心, 河南 郑州 450002)

摘 要:大豆品质性状改良一直是大豆育种的重要目标之一。分子遗传学的发展和分子标记技术的逐步深入为大豆分子辅助选择育种提供了可能。该文综述了大豆 QTL 的定位方法、大豆品质 QTL 定位的研究现状和分子标记辅助选择概况。

关键词:大豆; 品质性状; 定位方法; QTL; 分子辅助选择

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2010)06-1071-06

Research Advancements on QTL Mapping of Soybean Quality Traits

WEI Yan-li^{1,2}, YU Yong-liang², LIAN Yun², WANG Shu-feng², WANG Ting-feng², LIANG Hui-zhen²

(1. Agronomy College, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002; 2. Zhengzhou Branch of National Center for Soybean Improvement, Institute of Economic Crops, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China)

Abstract: Improvement of soybean quality is one of the most important objects for soybean breeders. The development of molecular genetics and molecular markers supported the maker-assisted selection in soybean breeding. This paper summarized the methods of QTL mapping, status of the soybean quality QTL and molecular marker-assisted selection profile.

Key words: Soybean; Quality traits; Mapping Method; QTL; Maker-assisted selection

大豆是重要的粮饲作物,也是优质植物蛋白、油脂及多种功能性医疗保健品的重要来源。大豆蛋白质、脂肪等品质性状一般都是多基因控制的数量性状,易受基因型和环境互作的影响。随着国际贸易的发展和人民生活水平的提高,对大豆品质的要求越来越高。进行大豆品质改良,使其具有更高的营养价值和经济效益一直是大豆育种工作者研究的目标之一。传统育种通常是通过表现型进行基因型的选择,周期长而且效率不高^[1]。近年来,数量遗传学和现代生物技术的发展为大豆品质育种提供了新的契机,借助 DNA 分子标记和 QTL 作图,将控制复杂的数量性状的基因剖分成单个的孟德尔因子,并确定其在染色体上的具体位置以及与其它基因之间的关系^[2],为实现对基因型的直接选择提供了可能。

该文主要对大豆 QTL 定位常用方法以及在控制大豆品质性状的基因定位的最新研究进展进行综述,并对大豆分子辅助育种进行分析和展望。

1 QTL 定位的主要方法

QTL 定位就是检测分子标记和 QTL 之间的连

锁关系,同时估计 QTL 的效应。由于数量性状是连续变异,无法明确分组,需要特殊的统计分析方法,自 20 世纪 80 年代以来,已经发展了不少数量性状 QTL 定位方法。根据个体分组依据的不同, QTL 定位方法可以分为 2 大类:一是基于标记的分析法,另一类就是基于性状的分析方法。这里简要介绍几种常用的 QTL 定位方法。

1.1 区间作图法 (Interval Mapping, IM)

由 Lander 和 Botstein 提出。该法假设数量性状遗传变异只受 1 对基因控制,不受环境因素影响。通过计算相邻标记间 QTL 是否存在的似然函数比值的对数 LOD^[5] 确定 QTL 的可能位置^[3]。当染色体上存在多个 QTL,如果 QTL 之间作用方向相反,检测灵敏度就会降低,甚至检测不到;如果 QTL 之间作用方向相同,则可能在 2 个 QTL 间出现“幻影”QTL 易造成待估 QTL 位置与效应估计值的偏差。

1.2 复合区间作图法 (Composite Interval Mapping, CIM)

Zeng^[4]提出的复合区间作图法中余因子的引入,消除了遗传背景对被检测区间的影响,大大提高了 QTL 定位的精确度。CIM 法保留了 IM 可以预

收稿日期:2010-08-27

基金项目:国家重点基础研究发展计划(973 计划)资助项目(2008CB117005);国家转基因重大专项资助项目(2008ZX08004-005)。

第一作者简介:位艳丽(1984-),女,在读硕士,研究方向为大豆品质改良。E-mail:weiyangli2006@yahoo.com.cn。

通讯作者:梁慧珍,博士,研究员。E-mail:lhzh66666@163.com。

测染色体上 QTL 位置等的优点,但不能分析上位性以及基因与环境互作等复杂效应,另外余因子的选择对 QTL 的结果也会产生一定的影响。

1.3 基于混合线性模型的 QTL 复合区间定位

方法 (The Mixed-Model-based Composite Interval Mapping, MCIM)

MCIM^[5]采用随机效应的无偏预测方法,既能预测基因型值和基因型×环境互作效应值,同时能够运用复合区间作图法间接分析 QTL 的加性、显性遗传主效应及其与环境的互作效应,还能定位在特定发育阶段表达的 QTL,还可以对多环境条件下的表型数据进行分析,预测包括上位性效应的遗传主效应及其与环境的互作效应。

1.4 动态 QTL 定位

吴为人等^[6]提出动态 QTL 定位方法,可以有效利用性状发育过程中的遗传信息,有助于揭示数量性状发育的分子遗传机理。后来 Yang 等^[7]对动态分析过程进行了优化,开发出了基于 Windows 的相应计算机软件。

1.5 完备复合区间作图法 (Inclusive Composite Interval Mapping, ICIM)

ICIM^[8]能够利用所有标记的信息,并通过逐步回归校正表型数据,然后在全基因组进行一维和二维扫描,简化了常用的 CIM 法中控制背景遗传变异的过程。ICIM 的作图效率更高;对作图参数有着很好的稳健性,同时也很容易推广到上位性作图,是新近提出的较为完善的 QTL 定位方法。

2 大豆品质性状 QTL 定位研究

大豆具有较高的营养价值,并且在工业、食品中有着广泛的应用,因此品质性状相对于其它性状一直是研究重点。蛋白质和脂肪分别占大豆干重的 40% 和 20%,同时含有丰富的异黄酮、多糖、维生素 E 及矿物质等。目前国内外在大豆品质 QTL 定位研究方面取得了一定的成就,以下介绍几种主要品质性状 QTL 研究概况。

2.1 蛋白质、脂肪 QTL

2.1.1 蛋白质、脂肪 QTL 1992 年 Diers 等^[9]利用 RFLP 标记对大豆蛋白质和脂肪定位,发现 8 个表型解释率均在 10% 以上的 QTL 与蛋白质有关:pK-11a、pA-407a、pA-144、pA-688 位于连锁群 K 上,pSAC-7a、pA-242b、pA-23 位于连锁群 A 上,pA-245A 位于连锁群 C 上;同时报道 9 个表型变异解释率均在 10% 以上的与油分含量有关的 QTL,位于 A

群上的有 7 个:pSAC-7a、pA-242b、pA-23、pb、pA-454、pK-229 和 pA-203;位于 K 群上的有 2 个:pK-11A 和 pA-407a。Lee 等^[10]利用 2 个重组自交系群体和 RFLP 标记,共发现 11 个与蛋白质性状有关的 QTL,表型解释率大于 10% 的有 7 个,分别位于连锁群 C1、N、P、UNK1、H、K 和 UNK2 上;与脂肪含量有关的 QTL 共 7 个,表型解释率大于 10% 的有 4 个,分别位于连锁群 R、C1、G 上。Zhang^[11]发现连锁群 B2 上的 1 个 QTL 可以解释大豆蛋白质表型变异的 12.4%。Hyten 等^[12]分析 6 个环境下的表型数据共检测到 4 个蛋白质 QTL,其中 3 个 QTL 比较稳定;6 个脂肪酸 QTL 分别位于连锁群 C2、D1a、D2、L 和 M 上,其中 QTL Oil-5 和 Oil-6 在 6 个环境中都存在,是比较稳定的位点。张忠臣等^[13]应用美国品种 Charleston 与东农 594 衍生的 154 个 F₁₀ RIL 群体及其遗传连锁图谱分析 2002 年群体的油分和蛋白数据,共检测到 4 个油分 QTL,其中 oil-2、oil-3、oil-4 贡献率为 11.2% ~ 16.4%;与蛋白含量相关的 2 个 QTL 分别位于 E 和 N 连锁群上,揭示 19.9% 和 7.0% 的总变异。徐鹏等^[14]发现位于连锁群 wt-11 的油份 QTL 受环境影响较小。梁慧珍等^[15]研究发现控制脂肪含量的 11 个 QTL 涉及 A1、A2、B2、C2 和 D2 等 5 条连锁群;控制蛋白质含量的 6 个 QTL 分别定位在第 B2、C2、G 和 H1 这 4 条染色体的连锁群上。杨喆等^[16-17]定位到一个与大豆高蛋白基因连锁的 SSR 分子标记 sat1532,位于 D1a+Q 连锁群上,遗传贡献率为 32.7%;定位到高油 QTL 1 个,与 sat160 连锁,贡献率为 23.20%,位于大豆公共遗传图谱的 F 连锁群。单大鹏等^[18]对 5 a 的大豆蛋白质含量进行 QTL 定位及混合线性模型分析,并作加性效应,加性×加性上位互作效应及环境互作效应分析。共检测到 10 个控制蛋白质含量的 QTL,涉及 B2、C2、D1a、E 和 N 连锁群。环境互作检测中,发现 9 个 QTL 与环境存在互作,贡献率达到 4.47%。又检测到 15 对影响蛋白质含量的加性×加性上位互作效应的 QTL,可解释该性状总变异 13.75%。林延慧等^[19]发现 4 个 QTL 与大豆蛋白质有关,涉及 D2、E、K 3 条连锁群。

在对大豆蛋白质、脂肪含量进行动态分析时,Li 等^[20]采用混合遗传模型对 2 a 的表型数据进行分析,共检测到种子发育不同时期的蛋白质 QTL 33 个,表型解释率最大达 30.52%;脂肪 QTL 有 54 个,其中表型解释率最大达 28.47%。研究同时表明不同发育时期蛋白质和脂肪的积累存在着显著的基因型与环境互作效应。Jiang 等^[21]检测大豆种子不

同发育阶段控制蛋白质积累的基因位点,检测到非条件 QTL 位点 39 个,分布于 14 条连锁群上,表型解释率在 4.88%~26.05% 之间;38 个条件 QTL 被检测到,分布于 16 条连锁群上,表型解释率 1.87%~31.34%。在区间 Sat022-Sat001 之间发现的与条件和非条件 QTL 都相关的 QFRPD2_1 对表型的解释率都是最大的,分别达 31.34% 和 26.05%,该基因对高蛋白育种具有潜在的价值。不同的发育阶段控制蛋白质的 QTL 的数量、类型以及遗传效应有所不同,且有些 QTL 与环境之间存在着显著的互作效应。

2.1.2 蛋白质、脂肪酸组分 QTL 在对大豆蛋白质和脂肪组分的研究中,Diers 和 Shoemaker^[22]发现 6 个与油酸有关的分子标记,其中 3 个在连锁群 A1 上,2 个在连锁群 E 上。Spencer^[23]检测到在标记 Satt534 和 Satt560 之间的 1 个 QTL 可以解释大豆亚麻酸表型变异的 59%,对于分子辅助选育低亚麻酸含量的大豆品系是非常有用的。Panthee 等^[24]发现与棕榈酸含量有关的标记有 Satt133 (MLG A2; $R^2 = 12.2\%$) 和 Satt537 (MLG D1b; $R^2 = 19.7\%$);与硬脂酸有关的标记有 Satt168 (MLG B2; $R^2 = 18.1\%$) 和 Satt249 (MLG J; $R^2 = 11.8\%$);与油酸有关的标记 1 个:Satt263 (MLG E; $R^2 = 10.0\%$);与亚油酸含量有关的标记 1 个:Satt185 (MLG E; $R^2 = 13.8\%$);与亚麻酸有关的标记有 2 个,分别是 Satt235 (MLG E; $R^2 = 13.8\%$) 和 Satt263 (MLG G; $R^2 = 22.5\%$)。Panthee 等^[25]利用同一套材料分析大豆氨基酸组分,发现位于连锁群 A1 上的 2 个 QTL,一个与 Ala、Gly、和 Thr 相关,表型解释率分别是 11.2%,16.2% 和 17.0%;一个与 Trp 有关,表型解释率为 10.4%。位于 A2 上与标记 Satt177 连锁的 QTL 与 Asp、Glu 和 Ile 有关,表型解释率分别为 26.1%、22.2% 和 12.7%,三者之间存在正相关;与标记 Satt437 连锁的 QTL 控制 Ala、Pro 和 Ser,表型解释率分别为 13.4%、15.5% 和 13.3%;与 Satt133 连锁的 TryQTL,可以解释该氨基酸表型变异的 22.9%;位于 B2 上与 Satt168 连锁的 QTL 与 5 种氨基酸有关,表型解释率分别为 10.6%~12.8%;位于 C1 上与 Satt139 连锁的 QTL 可以解释 Ser 和 Trp 的 24.3% 和 18.2%;D1b 上检测到的 2 个 QTL 与 9 种氨基酸的含量均有关;在 Satt002 附近的 QTL 控制着 Leu 的含量,表型解释率可达 16.4%;位于 E 上和 Lys、Tyr 有关的 QTL 可以解释表型变异的 14.7% 和 23.9%,二者之间呈负相关;F 群上 Satt252 附近的 QTL 与 Ala、Cys、Ile、Met 和 Val 有

关;共检测到大豆必需氨基酸 QTL 33 个,分布在连锁群 A1、A2、B2、C1、D1a、D1b、D2、E、F、G、I、J、K、L、M、N、O 上,大部分为表型解释率大于 10% 的主效 QTL。Panthee^[26]在对含硫氨基酸进行 QTL 检测时,发现 4 个 QTL 与半胱氨酸含量有关,分别位于连锁群 D1a、F 和 G 上,表型解释率 8.5%~12.6% 之间;3 个 QTL 与蛋氨酸有关,位于连锁群 F、G 和 M 上,表型解释率 15.2%~22.9%,表明这 3 个 QTL 均为主效 QTL。研究指出控制蛋氨酸含量的 QTL 又与半胱氨酸有关,比如和蛋氨酸有关的标记 Satt564 与同样位于 G 上的和半胱氨酸有关的标记 Satt427 之间仅相距 7 cM,这与半胱氨酸是蛋氨酸生物合成途径中中间产物的观点是相符的。Monteros^[27]报道 6 个大豆油酸 QTL,位于连锁群 L 上的 QTL 贡献率达到 25%。Masayuki^[28]发现与标记 satt384 连锁的 QTL 对大豆亚麻酸和总油脂均有很大的影响。李侠等^[29]的分析结果表明硬脂酸、油酸、亚油酸都是有 2 对主效基因控制的,遗传贡献率在 60% 以上,棕榈酸、亚麻酸有 3 对主效基因控制,遗传贡献率分别达 50% 和 95%。

蛋白质亚基也是决定大豆品质和加工特性的重要部分,Panthee^[30]报道 3 个 QTL 与 11S 有关,分别位于连锁群 D2、I 和 L 上,7S 的 2 个 QTL 分别位于连锁群 D2 和 J。刘顺湖^[31]用 2 个群体和不同的方法共检测到 4 个 11S QTL 和 5 个 7S QTL。由于分析和测定 11S、7S 及其亚基含量比较困难,因此目前关于 11S 和 7S 及其亚基 QTL 定位报道不多。

2.2 大豆异黄酮 QTL

大豆异黄酮是大豆生长过程中形成的一种次生代谢产物,具有抗癌、抗衰老、预防骨质疏松症、改善妇女更年期障碍等多种药理和保健功效。大豆异黄酮以苷元(大豆黄素、大豆黄酮、染料木黄酮)的形式被吸收。

由于测定异黄酮含量的成本较高,因此对大豆异黄酮的研究也受到了一些限制。Meksem 等^[32]发现连锁群 B1 和 N 上的 QTL 对大豆黄素的贡献率分别达到 50.2% 和 11.1%;与大豆黄酮有关的 2 个 QTL 分别位于连锁群 N 和 A1 上。Kassem^[33,34]报道连锁群 A1、B1、B2、D1a-Q、H、N 上都有与大豆异黄酮有关的基因区域。Primomo 等^[35]发现 9 个与异黄酮总含量及各组分有关的基因区间,分别位于连锁群 A1、C2、D1a-Q、F、G、H、J、K 和 M 上。Zeng 等^[36]通过分析多年多点大豆异黄酮含量的数据,共检测到大豆黄酮 QTL 3 个,分别位于连锁群 F、I、K 上;染料木黄酮 QTL(位于连锁群 A2、F、M、C2 上)4

个,可以解释表型变异的3.8%~18.9%;大豆黄酮QTL 3个,位于连锁群I、M和O上;总异黄酮含量QTL 5个,可以解释表型变异的3.6%~14.4%。与Satt144连锁的QTL与大豆黄酮、染料木黄酮以及总异黄酮含量都有关,且在多个环境中均可以被检测到。梁慧珍等^[15]发现6个与异黄酮有关的QTL,分别定位在连锁群J、N、D2、G上。Gonzalez^[37]采用不同的定位方法对Essex×PI 437654衍生的RIL群体进行扫描,发现6个QTL与大豆黄酮有关;7个QTL与染料木黄酮有关;6个大豆黄酮QTL;7个QTL与总的异黄酮含量有关,在后来的研究中,定位出更多的异黄酮及其组分有关的位点,同时指出位点以及环境之间存在着广泛的互作,同时其含量受加性上位性效应的影响比较明显^[38]。

2.3 大豆糖分 QTL

Maughan^[39]发现与大豆蔗糖含量有关的标记17个,最显著的7个标记sg:laSU-A487V、sg:laSU-A136V、sg:laSU-A963H、sg:laSU-A186I、BARC-SC514、sg:laSUA231和sg:laSU-A144H分别位于A1、A2、E、F、M、L和I上,可以解释表型总变异的53%。同时发现大豆蔗糖含量与大豆脂肪呈正相关而与蛋白质含量呈负相关。Hyeun^[40]报道了4个QTL与低聚糖相关,位于连锁群C2、H、J、L上,其中C2上的主效QTL可以解释表型变异的14.48%;2个与大豆蔗糖相关的QTL可以解释表型变异的16.6%,分别位于连锁群H和J。Skoneczka等^[41]在大豆种质PI200508中定位了1个低水苏糖的位点,并找到一个可直接选择低水苏糖表型的分子标记,该标记表型结实率可达94%。

2.4 大豆维生素 E 的 QTL

维生素E简称生育酚,发现有8种异构体,分别为 α 、 β 、 γ 、 δ 及其相应的生育三烯酚。目前在数量性状位点研究中,很少有关对维生素E的报道。Dwiyaniti等^[42]分析大豆VE各组分及总含量,结果显示位于连锁群K上SSR标记Sat-243和Sat167与 α -生育酚有显著的关系。Li等^[43]利用高VE含量的OAC Bayfield×合丰25的144个RIL群体和采用高效液相色谱法测定VE含量,共检测到4个QTL与 α -生育酚有关,8个QTL与 γ -生育酚有关,4个QTL与 δ -生育酚有关,而与总VE含量有关的QTL 5个。其中位于连锁群C2上与 α -生育酚有关的QTL表型变异解释率达17.0%;与Satt286连锁的QTL可以解释 γ -生育酚表型变异的13.0%。

2.5 脂肪氧化酶 QTL

脂肪氧化酶是一种含有非血红素铁、不含硫的

过氧化物酶,在大豆中有3种存在形式。它们能催化不饱和脂肪酸的氧化,从而产生豆腥味和苦涩味的物质。大豆脂肪氧化酶L-1、L-2的主效基因位于连锁群G13-F的相同区域,Reinprecht等^[44]首次发现大豆脂氧酶L-3与标记Lox3-HaeIII发生共分离,被定位在连锁群G11-E上。研究指出脂氧酶QTL与产量性状基因不连锁,对于分子辅助选育脂氧酶缺失但高产大豆品系有一定的指导意义。

3 大豆 QTL 与分子标记辅助育种

数量性状位点研究的目的是作物的标记辅助选择育种。大豆QTL定位的研究积累了丰富的资料,涉及大豆农艺性状、生殖性状、抗逆性等各个方面。分子标记辅助育种就是利用分子标记和目标性状紧密连锁的特征,对个体基因型进行直接的选择。张瑛等^[45]采用分子标记辅助对脂氧酶缺失个体可进行有效的选择。Concibido^[46]在分子标记辅助选择的基础上成功筛选出抗胞囊线虫小种的大豆品种。

目前发表的有关“分子标记辅助选择”和“QTL定位”的文章描述的多为研究的分子标记和QTL的潜在应用价值,真正应用到育种中品种选育的报道并不是很多^[47]。作图群体亲本选材与育种实际相脱节和分子标记数量少是限制分子标记辅助育种的原因之一。选择栽培品种或地方品种作为亲本构建作图群体,构建高密度的遗传连锁图谱,是解决这一问题的首选方法。周斌等^[48]将4个群体的遗传图谱整合成一张含有20个连锁群795个分子标记的整合图谱。因其作图群体的亲本与国内育种常用材料的遗传来源相近,更便于国内大豆育种性状QTL研究及分子标记辅助育种。另一个重要的原因就是目前的QTL定位还都停留在静态定位的状态,结果只是某一性状特定阶段的表现。要全面了解掌握性状不同发育时期的各个QTL的数量、位置和作用大小,动态QTL研究是将来QTL定位发展的重要方向。另外就是上位性、GE互作效应的存在也是分子标记辅助育种的一大障碍。

随着分子标记技术的发展和基因组研究的深入,功能性标记如SNP、EST2SSR以及候选基因标记的开发研究,大豆各种性状的QTL数量越来越多;一些复杂性状的遗传基础和性状之间的互作将变得比较容易理解。运用这些知识和工具使得分子设计育种成为一种有效的育种方式。而已经积累的大量QTL研究成果,奠定了未来作物改良育种的坚实基础。

参考文献

- [1] 方宣钧, 吴为人, 唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2001. (Fang X J, Wu W R, Tang J L. Marker-assisted selection of crop DNA [M]. Beijing: Science Press, 2001.)
- [2] Paterson A H, Lander E S, Hewitt J D, et al. Resolution of quantitative traits in to Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphism [J]. Nature, 1988, 335: 721-726.
- [3] Lander E S, Botstein S. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps [J]. Genetics, 1989, 121: 185-199.
- [4] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. Genetic, 1994, 136: 1457-1468.
- [5] 朱军. 运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法[J]. 浙江大学学报, 1999, 33(3): 327-335. (Zhu J. Mixed model approaches of mapping genes for complex quantitative traits [J]. Journal of Zhejiang University, 1999, 33(3): 327-335.)
- [6] 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[J]. 福建农业大学学报, 1996, 25(4): 394-399. (Wu W R, Li W M, Lu H R. Based on least squares estimation of quantitative trait loci composite interval mapping [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University, 1996, 25(4): 394-399.)
- [7] Yang J, Zhu J, Williams R W. Mapping the genetic architecture of complex traits in experimental populations [J]. Bioinformatics, 2007, 23(12): 1527-1536.
- [8] 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. (Wang J K. Inclusive Composite Interval Mapping of Quantitative Trait Genes [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(2): 239-245.)
- [9] Diers B W, Keim P, Fehr W R, et al. RFLP analysis of soybean seed protein and oil content [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 83: 608-612.
- [10] Lee S H, Bailey M A, Mian M A, et al. RFLP loci associated with soybean seed protein and oil content across populations and locations [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93: 649-657.
- [11] Zhang W K, Wang Y J, Luo G Z, et al. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108: 1131-1139.
- [12] Hyten D L, Pantalone V R, Sams C E, et al. Seed quality QTL in a prominent soybean population [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109: 552-561.
- [13] 张忠臣, 站秀玲, 陈庆山, 等. 大豆油分和蛋白性状的基因定位[J]. 大豆科学, 2004, 23(2): 81-89. (Zhang Z C, Zhan X L, Chen Q S, et al. QTL mapping of seed oil and protein content of soybean [J]. Soybean Science, 2004, 23(2): 81-89.)
- [14] 徐鹏, 王慧, 李群, 等. 大豆油份含量 QTL 的定位[J]. 遗传, 2007, 19(1): 92-96. (Xu P, Wang H, Li Q, et al. Mapping QTLs related to oil content of soybeans [J]. Hereditas, 2007, 19(1): 92-96.)
- [15] 梁慧珍, 王树峰, 余永亮, 等. 大豆异黄酮与脂肪、蛋白质含量基因定位分析[J]. 中国农业科学, 2009, 42(8): 2652-2660. (Liang H Z, Wang S F, Yu Y L, et al. QTL mapping of isoflavone, oil and protein content in soybean [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(8): 2652-2660.)
- [16] 杨喆, 刘丽君, 高明杰, 等. 大豆高蛋白基因分子标记及其在大豆育种中的应用[J]. 大豆科学, 2008, 27(2): 186-189. (Yang Z, Liu L J, Gao M J, et al. QTL tagging for high protein gene and using molecular marker assistant selection in soybean breeding [J]. Soybean Science, 2008, 27(2): 186-189.)
- [17] 杨喆, 刘丽君, 高明杰, 等. 大豆高油相关 QTL 分子标记辅助选择研究[J]. 大豆科学, 2008, 27(6): 921-924. (Yang Z, Liu L J, Gao M J, et al. Molecular marker assistant selection for high oil QTL in soybean [J]. Soybean Science, 2008, 27(6): 921-924.)
- [18] 单大鹏, 朱荣胜, 陈立君, 等. 大豆蛋白质含量相关 QTL 间的上位效应和 QE 互作效应[J]. 作物学报, 2009, 35(1): 41-47. (Shan D P, Zhu R S, Chen L J, et al. Epistatic effects and QE interaction effects of QTLs for protein content in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(1): 41-47.)
- [19] 林延慧, 张丽娟, 李伟, 等. 大豆蛋白质含量的 QTL 定位[J]. 大豆科学, 2010, 29(2): 207-209. (Lin Y H, Zhang L J, Li W, et al. QTLs mapping related to protein content of soybeans [J]. Soybean Science, 2010, 29(2): 207-209.)
- [20] Li W B, Sun D S, Du Y P, et al. Quantitative trait loci underlying the development of seed composition in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Genome, 2007, 50: 1067-1077.
- [21] Jiang Z F, Han Y P, Teng W L, et al. Identification of QTL underlying the filling rate of protein at different developmental stages of soybean seed [J]. Euphytica, 2010, 175(2): 227-236.
- [22] Diers B W, Shoemaker R C. Restriction fragment length polymorphism analysis of soybean fatty acid content [J]. Journal of Biomedicine and Biotechnology, 1992, 69: 1242-1244.
- [23] Spencer M M, Landau D E, Meyer E J, et al. Molecular markers associated with linolenic acid content in soybean [J]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 2004, 81, (6): 559-562.
- [24] Panthee D R, Pantalone V R, Saxton A M. Modifier QTL for fatty acid composition in soybean oil [J]. Euphytica, 2006, 152(1): 67-73.
- [25] Panthee D R, Pantalone V R, Sams C E, et al. Quantitative trait loci controlling sulfur containing amino acids, methionine and cysteine, in soybean seeds [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 546-553.
- [26] Panthee D R, Pantalone V R, Saxton A M, et al. Genomic regions associated with amino acid composition in soybean [J]. Molecular Breeding, 2006, 17: 79-89.
- [27] Monteros M J, Burton J W, Boerma H R. Molecular mapping and confirmation of QTLs associated with oleic acid content in N003350 soybean [J]. Crop Science, 2008, 48: 2223-2234.
- [28] Masayuki S, Kiyohiko T, Aya U, et al. Genetic relationship between lipid content and linolenic acid concentration in soybean seeds [J]. Breeding Science, 2008, 58: 361-366.

- [29] 李侠, 常玮, 韩英鹏, 等. 大豆种子脂肪酸含量的遗传分析 [J]. 大豆科学, 2009, 28(3): 404-408. (Li X, Chang W, Han Y P, et al. Genetic analysis on fatty acid composition contents in soybean seed [J]. Soybean Science, 2009, 28(3): 404-408.)
- [30] Panthee D R, Kwanyuen P, Sams C E, et al. Quantitative trait loci for β -conglycinin (7S) and glycinin (11S) fractions of soybean storage protein [J]. Journal of the American Oil Chemists' Society, 2004, 81: 1005-1012.
- [31] 刘顺湖, 周瑞宝, 喻德跃, 等. 大豆蛋白质有关性状的 QTL 定位 [J]. 作物学报, 2009, 35(12): 2139-2149. (Liu S H, Zhou R B, Yu D Y, et al. QTL mapping of protein related traits in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(12): 2139-2149.)
- [32] Meksem K, Njiti V, Banz B, et al. Genomic regions that underlie soybean seed phytoestrogen content [J]. Journal of Biomedicine and Biotechnology, 2001, 1: 35-42.
- [33] Kassem A, Meksem K, Njiti V, et al. Definition of soybean genomic regions that control seed Phytoestrogen amounts [J]. Journal of Biomedicine and Biotechnology, 2004(1): 52-60.
- [34] Kassem M A, Shultz J, Meksem K, et al. An updated 'Essex' by 'Forrest' linkage map and first composite interval map of QTL underlying six soybean traits [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113: 1015-1026.
- [35] Primomo V S, Poysa V, Ablett G R, et al. Mapping QTL for individual and total isoflavone content in soybean seeds [J]. Crop Science, 2005, 45: 2454-2464.
- [36] Zeng G L, Li D L, Han Y P, et al. Identification of QTL underlying isoflavone contents in soybean seeds among multiple environments [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 118: 1455-1463.
- [37] Gutierrez-Gonzalez J J, Wu X L, Zhang J, et al. Genetic control of soybean seed isoflavone content: importance of statistical model and epistasis in complex traits [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119: 1069-1083.
- [38] Gutierrez-Gonzalez J J, Wu X L, Jason D, et al. Intricate environment-modulated genetic networks control isoflavone accumulation in soybean seeds [J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 105.
- [39] Maughan P J, Saghai M A, Maroof G R, et al. Identification of quantitative trait loci controlling sucrose content in soybean (*Glycine max*) [J]. Molecular Breeding, 2000, 6: 105-111.
- [40] Kim H K, Kang S T, Won K. Mapping of putative quantitative trait loci controlling the total oligosaccharide and sucrose content of *Glycine max* seed [J]. Plant Research, 2006, 119(5): 533-538.
- [41] Skoneczka J A, Maroof M A, Shang C, et al. Identification of candidate gene mutation associated with low stachyose phenotype in soybean line PI200508 [J]. Crop Science, 2009, 49: 247-255.
- [42] Dwiyanti M S, Ujiie A, Thuy L T B, et al. Genetic analysis of high α -tocopherol content in soybean seeds [J]. Breeding Science, 2007, 57: 23-28.
- [43] Li H Y, Liu H C, Han Y P, et al. Identification of QTL underlying vitamin E contents in soybean seed among multiple environments [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120: 1405-1413.
- [44] Reinprecht Y, Vaino W P, Yu K F, et al. Seed and agronomic QTL in low linolenic acid, lipoxygenase-free soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) germplasm [J]. Genome, 2006, 49: 1510-1527.
- [45] 张瑛, 张磊, 吴敬德, 等. 植物脂肪氧化酶同工酶快速检测技术在无豆腥味大豆育种上的应用研究 [J]. 大豆科学, 2003, 22(1): 50-53. (Zhang Y, Zhang L, Wu J D, et al. Study on the technique of analysing lipoxy genase isoaymes for absence of beany flavor mutants in soybean breeding [J]. Soybean Science, 2003, 22(1): 50-53.)
- [46] Concibido V C. RFLP mapping and marker-assisted selection of soybean cyst nematode resistance [J]. Crop Science, 1996, 36: 1643-1650.
- [47] Xu Y B, Jonathan H. Marker-assisted selection in plant breeding: From publications to practice [J]. Crop Science, 2008, 48: 391-407.
- [48] 周斌, 邢邯, 陈受宜, 等. 大豆分子标记遗传图谱的整合及其应用 [J]. 大豆科学, 2009, 28(4): 557-565. (Zhou B, Xing H, Chen S Y, et al. An integrated genetic linkage map of soybean and its application [J]. Soybean Science, 2009, 28(4): 557-565.)