

## 大豆蛋白质含量 QTL 的“整合”及 Overview 分析

刘 硕<sup>1,2</sup>, 罗 玲<sup>1</sup>, 刘章雄<sup>1</sup>, 关荣霞<sup>1</sup>, 邱丽娟<sup>2</sup>

(1. 南昌大学 生命科学学院, 江西 南昌 330031; 2. 中国农业科学院 作物科学研究所/国家农作物基因资源与遗传改良重大科学工程/农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081)

**摘 要:**在物理整合的基础上, 选用元分析方法将已发表的与蛋白质相关的 QTL 整合到物理整合中重复次数较多的 6 个 QTL 区间处, 并且选用基于统计学原理的 Overview 方法进行优化, 得到连锁群上 QTL 的有效遗传位置, 最终筛选出稳定性较强的标记 Satt127, 研究结果为标记辅助鉴定提供了理论依据。

**关键词:**大豆; 蛋白质; 物理整合; 元分析; Overview; 优化

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2011)01-0001-07

## Integration of QTLs Related to Soybean Protein Content and “Qualification” of Them by Overview Method

LIU Shuo<sup>1,2</sup>, LUO Ling<sup>1</sup>, LIU Zhang-xiong<sup>1</sup>, GUAN Rong-xia<sup>1</sup>, QIU Li-juan<sup>2</sup>

(1. College of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, Jiangxi; 2. National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement (NFCRI)/Key Laboratory of Germplasm & Biotechnology (MOA), Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract:** Soybean protein is the main source of vegetable protein. Developing high protein content soybean is one of main aims in soybean breeding. Up to now, lots of QTLs have been revealed related to soybean protein content, but due to the different populations, markers and environments, the QTLs have not been integrated systematically. This study mainly referred to the physical integrations of QTL results and select meta-analysis to confirm 6 stable QTL regions. Moreover, overview method based on statistic thesis was also chosen for qualifications of QTLs and confirmations of valid QTLs positions. Finally, the most stable SSR marker Satt127 had been screened out, which could apply evidence for marker-assisted breeding.

**Key words:** Soybean; Protein; Physical integration; Meta-analysis; Overview; Qualification

大豆是植物蛋白质和油分的主要来源。发掘与大豆蛋白含量相关的基因/QTL 对于培育高产、优质大豆品种具有重要的理论和实践意义。继 1988 年第一张大豆 RFLP 图谱问世以来<sup>[1]</sup>, 利用不同的群体 (F<sub>2</sub>、BC 群体、RIL) 和不同类型的标记 (RFLP、AFLP、SSR) 构建出数张大豆遗传图谱, 其中 Song 等<sup>[2]</sup> 构建了整合的大豆公共图谱 (Soymap 2), 其标记最多, 为 1849 个标记, 平均遗传距离只有 2.5 cM。

随着图谱的构建, 大豆与蛋白质相关的 QTL 定位数目在增加, 但如何整合这些不同图谱的 QTL 已成为一个科学问题。Concibido 等<sup>[3]</sup> 对 16 篇胞囊线虫抗性 QTL 相关的文献进行检索, 将大豆对胞囊线虫病的抗性 QTL 进行物理整合, 发现 G 连锁群上有着 20 个连锁群中最多的抗性 QTL 区域 (9 个), 而

B1、C2、D2 连锁群上分别有 3 个。继物理整合之后, 为了更好地比较不同群体的 QTL, 大豆研究者们把视线投向了元分析方法 (Meta-analysis)。该方法最早是由 Glass 等<sup>[4]</sup> 在心理学领域提出来的, Guo 等<sup>[5]</sup>、吴琼等<sup>[6]</sup>、齐照明等<sup>[7]</sup>、宋万坤等<sup>[8]</sup>、Wang 等<sup>[9]</sup> 在大豆抗胞囊线虫病、大豆生育期相关性状、大豆百粒重、大豆脂肪酸组分、大豆抗霉菌性状等主要性状分析并加以应用。但是, 元分析需要数据量较大, 原始图谱相邻标记间距、目标性状 QTL 的遗传距离、公共图谱相邻标记间距缺一不可。而另一种统计方法 Overview 则对数据量要求不高。该方法最早由 Chardon<sup>[10]</sup> 首次在玉米中使用, 313 个玉米开花期的原始 QTL 被优化为 62 个“真实”QTL; 王毅等<sup>[11]</sup> 和史利玉等<sup>[12]</sup> 又相继把 127 个玉米株高 QTL 和 57 个玉米灰斑病 QTL 优化为 40 个“真

收稿日期: 2010-12-09

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目 (2009CB118403); 国家转基因专项资助项目 (2008ZX08009-003); 国际科技合作计划项目 (2008DFA330550)。

第一作者简介: 刘硕 (1986-), 男, 在读硕士, 研究方向为大豆农艺性状 QTL 定位。E-mail: ls20023002ls@yahoo.com.cn。

通讯作者: 邱丽娟 (1963-), 女, 研究员, 博士生导师, 研究方向为大豆种质资源及资源创新。E-mail: qiu\_lijuan@263.net。

实”QTL 和 7 个“真实”QTL,而大豆中至今无人使用 Overview 统计方法来优化 QTL。

该研究对 1990 ~ 2010 年关于大豆蛋白质含量 QTL 的文献进行物理整合,选用元分析方法验证了重演性较好的 6 个区间,并通过 Overview 分析中对这些区间进行优化,得到了 6 个“真实”QTL 的遗传位置,并筛选出了稳定性较高的标记 Satt127 以备标记辅助鉴定。

## 1 材料与方法

### 1.1 大豆蛋白质含量 QTL 信息的收集

该研究所用的数据来自于已发表文献中已定位的与大豆蛋白含量相关的 QTL 位点,由于物理整合、元分析和 Overview 分析所需 QTL 定位信息不完全相同,3 种分析所选取的数据来源也不尽相同(表 1),其中物理整合选用了 39 篇文献<sup>[13-51]</sup>,原始 QTL 数目共 159 个,鉴于研究选取 20 cM 为界定 QTL 重复的标准,有 11 个 QTL 因其区间跨度较大(介于相邻的两段 20 cM 的区间内)而被计入此 2 个 20 cM 区间内;元分析方法选用 27 篇文献<sup>[13,15,17,21,23-24,26-28,30,32-35,38-44,46,48,50-53]</sup>中的 126 个 QTL 位点;Overview 方法选用 37 篇文献<sup>[13-21,23-29,32-35,37-46,48,50-55]</sup>中的 138 个 QTL 位点。

表 1 3 种方法数据来源和原始 QTL 数目

Table 1 Data source of three analyzing methods and total numbers of original QTLs

方法 Method	原始 QTL 数目 Numbers of original QTLs	原始文献数目 Numbers of original papers	连锁群数目/名称 Numbers of linkage group/name
物理整合 Physical integration	159	39	20/A1-O
元分析 Meta-analysis	126	27	20/A1-O
Overview 分析 Overview analysis	138	37	18/A1-D1b、 E-I、K-O

使用软件 Biomercator 2.0 完成映射和元分析,需要原始图谱和公共图谱上相邻标记间距及 QTL 的位置;Overview 分析采用 Excel 完成绘图工作,其中 Excel 需要的原始数据有染色体的名称、染色体的长度、连锁群上统计的 QTL 的数目、QTL 的实验数目、QTL 的名称、QTL 在公共图谱上的遗传位置、QTL 在公共图谱上的左区间的遗传位置、右区间的遗传位置。其中 1 篇报道中的多种条件(不同年代

或环境)下进行的同一群体的研究为不同试验,将数据输入 Excel 表格中,以备绘制散点图。

### 1.2 物理整合

搜索在公共图谱上定位到的遗传标记(SSR、RFLP、AFLP 等),统计其在公共图谱上的遗传位置以备比对;根据 Concibido 等<sup>[3]</sup>选取的 QTL 发生重演的区间 20 cM 作为区间大小来进行物理整合,对于同时在 2 个或多个 20 cM 区间内的 QTL,通过多次统计以保证研究的精准度。

### 1.3 元分析

元分析的依据是“映射”,主要目的就是把原始图谱上的标记统一到公共图谱上进行分析,要进行 2 种图谱之间的转化,前提条件是原始图谱和公共图谱上的标记(这里指与 QTL 相关的标记,别的标记可以不一致)顺序一致。

将原始图谱上的相邻标记按照标记名称、距离下一标记的遗传距离、标记类型制成 txt 格式,然后利用 Biomercator 2.0 的映射功能将这些标记映射到公共图谱上(Soymap 2),最后通过该软件的元分析功能来挑选最优 QTL 模型,确定最优 QTL 模型的指标为 AIC 值<sup>[56]</sup>(Akaike's information criterion),选择 AIC 值最小的 QTL 模型为最优模型。

### 1.4 Overview 分析

Overview 方法基于 QTL 的真实位置在其染色体上的可能位置附近呈现正态分布的假设,即连锁群上第  $i$  个 QTL 的真实位置符合  $N(P_i, S_i^2)$  的正态分布,其中  $P_i$  是第  $i$  个 QTL 的最可能位置,而方差  $S_i^2$  源自根据 QTL 的置信区间运算的公式  $S_i^2 = (C \cdot L_i / 2 / 1.96)^2$ ;利用 Excel 自带的函数 NORMDIST( $P_i$ ; QTL Position;  $S_i^2$ ; false = 0)来模拟运算染色体上每 0.5 cM 单位内的正态函数值,其中  $P_i$  和  $S_i$  与前面提到的意义相同, QTL Position 是 QTL 的遗传位置,而把 false 设为 0 就实现正态函数到概率密度函数的回归;QTL 的密度函数  $p(x)$  是第  $x$  个位置上  $i$  个 QTL 的正态分布函数的加和,公式如下:

$$P(x, x + 0.5) = \frac{\sum_{i=1}^{nbqtl} \int_x^{x+0.5} N(P_i, S_i^2) d(x)}{nbE}$$

$p(x)$  的标尺就是统一可能性函数  $u(x)$ ,它是通过估测单次试验中染色体的单位长度内出现 QTL 的统一可能性来实现的,  $u(x)$  的 5 倍函数为  $H(x)$ ,  $p(x)$  曲线上位于  $u(x)$  和  $H(x)$  直线之上的峰值即认定为“真实”QTL 和“热点”QTL 的位置,  $u(x)$ 、 $H(x)$  的公式分别如下:  $u(x) = nbQTL/nbE/Total\ length\ of\ map/2$ ,  $H(x) = 5 \times nbQTL/nbE/Total\ length\ of\ map/2$ 。

## 2 结果与分析

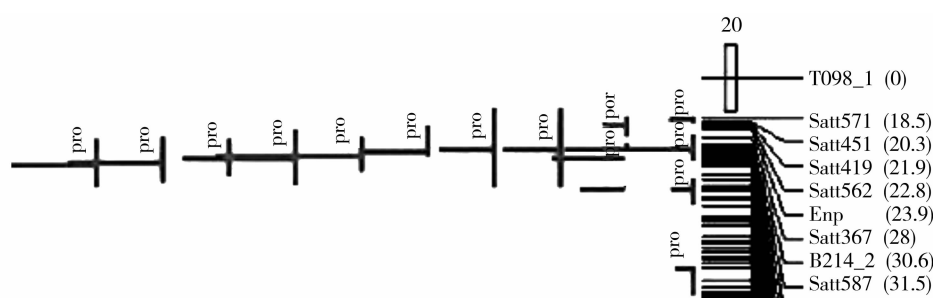
### 2.1 大豆蛋白质含量相关 QTL 的物理整合

通过物理整合发现,与大豆蛋白质含量相关的 QTL 在 I 连锁群上 20 ~ 40 cM 区间重复次数最多,为 9 次,来自 3 篇文献<sup>[18,32,42]</sup>,其中 QTL 遗传贡献率的最大值为 33.7%<sup>[42]</sup>;E 连锁群上 40 ~ 60 cM 区间内 QTL 重复次数其次(8 次),来自 6 篇文献<sup>[15,21,40,43,50-51]</sup>,其 QTL 遗传贡献率的最大值为 19.92%<sup>[50]</sup>;B1 连锁群上的 40 ~ 60 cM 区间内 QTL 重复次数为 6 次,而 C1 连锁群上的 120 ~ 140 cM、C2 和 K 连锁群上的 40 ~ 60 cM 区间内均出现 5 次

QTL 重复。

### 2.2 大豆蛋白质含量相关 QTL 的元分析

利用元分析法将大豆蛋白质含量相关的 QTL 整合到 I 连锁群上 20 ~ 40 cM 区间,这与利用物理整合法所得到的重复次数最多的区间是一致的。通过元分析确定物理整合中重演性较好的大豆蛋白含量 QTL 所处 6 个连锁群的 AIC 值,并选择最优模型,确定这 6 个 QTL 的侧翼标记,分别为 A118\_1-A520\_1 (B1)、Satt338-Satt682 (C1)、Satt281-Satt520 (C2)、Satt268-Satt045 (E)、Sat\_219-Satt496 (I)、Satt349-Satt240 (K),见表 2。



Pro 表示性状名称,而竖直线表示置信区间的范围。

Pro means name of trait, and the vertical line means the range of confidence interval.

图 1 I 连锁群上大豆蛋白含量 QTL 映射后的整合图谱

Fig. 1 The integration map of QTLs related to soybean protein contents in linkage group I after projection

表 2 连锁群上整合的蛋白 QTL 数目及最小的置信区间

Table 2 The numbers of soybean protein contents QTLs integrated in linkage group and the smallest confidence intervals

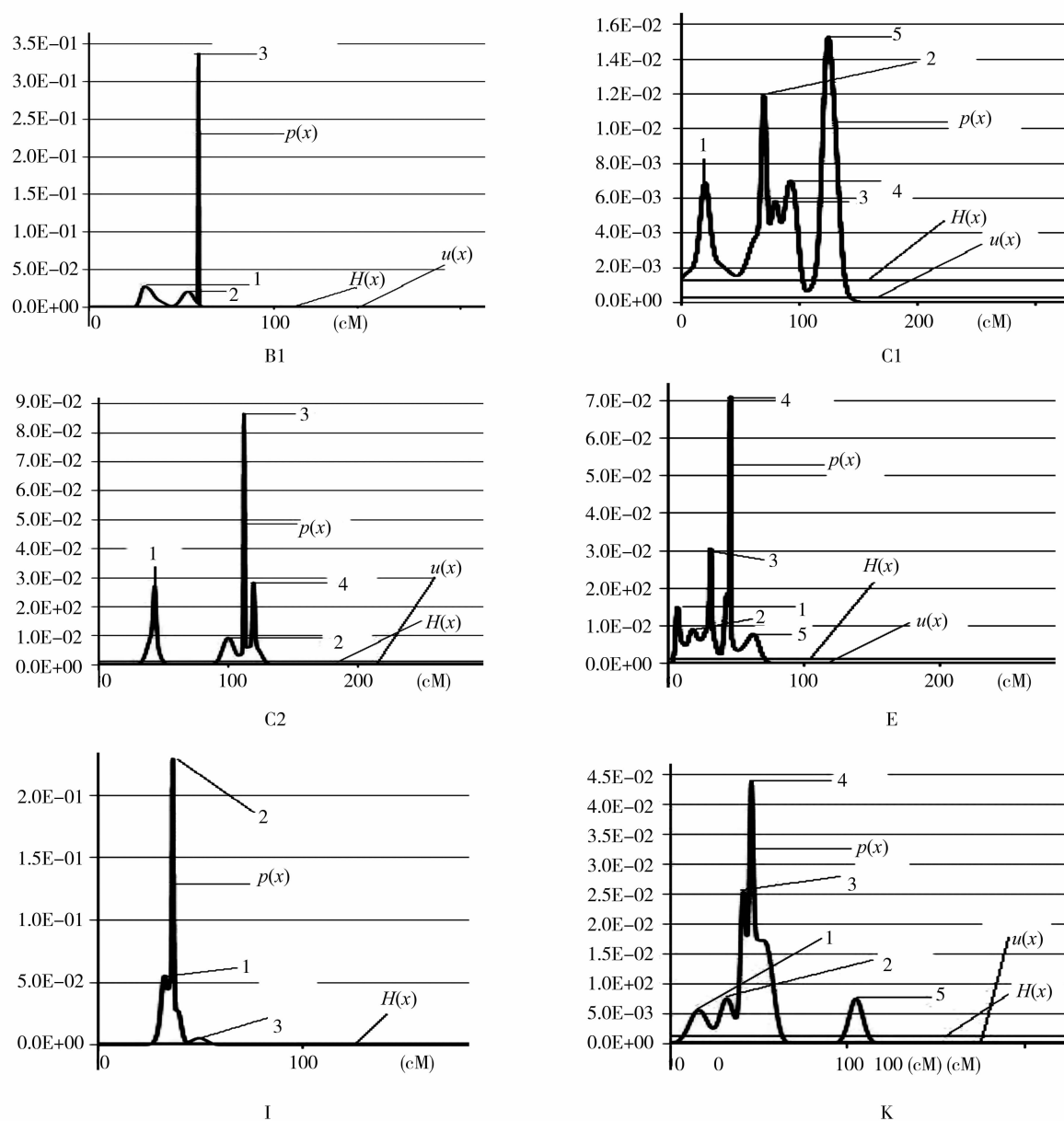
连锁群名称 Name	整合前 QTL 数目 Number of QTLs before integrated	整合后 QTL 数目 Number of QTLs after integrated	AIC 值 AIC value	最小置信区间 QTL		
				QTL in the smallest confidence interval		
				范围 Range/cM	左标记 Left marker	右标记 Right marker
B1	7	4	45.70	0.19	58.87	59.06
C1	10	4	129.39	4.32	122.90	137.22
C2	9	4	112.14	1.01	40.92	41.93
E	12	3	108.30	3.10	44.14	47.24
I	15	4	135.56	0.36	35.97	36.33
K	5	1	42.90	11.44	41.62	53.06

### 2.3 大豆蛋白质含量相关 QTL 的 Overview 分析

利用来自于 18 个连锁群的 138 个原始 QTL 进行 Overview 分析,其中 A1、A2、B1、B2、C1、C2、D1a、D1b、E、F、G、H、I、K、L、M、N 和 O 上的原始 QTL 数目分别为 8、6、7、8、14、10、4、2、15、6、9、7、12、9、5、6、7 和 3;选取前 2 种方法确定的具有较好重演性的 QTL 的 6 个连锁群作为参考(图 2),结果表明在这 6 个连锁群上都有重演次数较多的遗传位置,即在 B1、C1、C2、E、I 和 K 连锁群的 59、124.5、42.5、45.5、36.5 和 45.5 cM。

### 2.4 三种方法的对比

通过对利用物理整合、元分析法和 Overview 分析法得到的区间进行对比,可以看出蛋白含量 QTL 重演性次数最多的区间位于连锁群 I、E、B1、C1、C2、K 上,采用不同的研究方法时多次重现(表 3)。其中 I 连锁群上元分析整合的蛋白含量 QTL 位于 36.15 cM,Overview 分析方法定位到了 36.50 cM,均位于重复次数最多(9 次)的 20 ~ 40 cM 区间内;E 连锁群上元分析方法和 Overview 方法定位到了 45.69 和 45.5 cM 处,均位于重复次数第二(8 次)的 40 ~ 60 cM 区间内。



水平轴为 Overview 优化后 QTL 的遗传位置, 纵坐标代表连锁群上每 1 个 QTL 从  $x$  到  $x + 0.5$  每 0.5 cM 区域上 QTL 真实位置的可能性。

The horizontal axis means the genetic position of QTL after Overview analyzing, and the ordinate means the possibility of the true position existing in the interval between  $x$  and  $x + 0.5$  on the whole linkage group.

图 2 大豆蛋白质含量 QTLs Overview 分析散点图 (B1, C1, C2, E, I 和 K)

Fig. 2 Overview analysis of QTLs related to soybean protein content (B1, C1, C2, E, I and K)

表 3 3 种方法得到大豆蛋白含量 QTL 重复次数较多的区间的对比

Table 3 Comparison of the intervals of the most stable QTLs related to soybean protein content obtained by three methods

连锁群名	重复性 QTL 区间	元分析 QTL 区间	Overview QTL 遗传位置
Name	Interval of repeated QTL/cM	QTL interval after Meta-Analysis/cM	Genetic position of QTL by Overview/cM
I	20 ~ 40	36.15 (35.97 ~ 36.33)	36.5
E	40 ~ 60	45.69 (44.14 ~ 47.24)	45.5
B1	40 ~ 60	58.97 (58.87 ~ 59.06)	59.0
C1	120 ~ 140	130.06 (122.9 ~ 137.22)	124.5
C2	40 ~ 60	41.42 (40.92 ~ 41.93)	42.5
K	40 ~ 60	47.34 (41.62 ~ 53.06)	45.5

物理整合中,通过对比发现 I 连锁群上蛋白含量 QTL 遗传贡献率最大为 80%,与该 QTL 相关的标记为 Satt127,其在公共图谱上的遗传位置为 35.35 cM,而元分析定位的最小置信区间为 35.97 ~ 36.33 cM, Satt127 与该区间相距仅 0.62 cM;另外 Overview 分析 I 连锁群的蛋白的一个“真实”QTL 位置为 36.50 cM,接近 Satt127,这也证实了其相关蛋白含量 QTL 的稳定性。

### 2.5 3 种方法大豆重演性较好的主效 QTL 置信区间的变化

通过 3 种方法的比较可以得到重演性较好的主效 QTL(表 4),可以发现元分析整合得到的 QTL 和 Overview 优化得到的 QTL 的置信区间均比原始 QTL 要小,有些连锁群(B1、E)还出现了大幅度的缩减,以 QTL 重复次数为 6 的 B1 连锁群上的 40 ~ 60 cM 为例,该区间内有 4 个主效原始 QTL(遗传贡献率分别为 12%、10.8%、10.8%、10.5%),它们的遗

传位置分别为:46.39 ~ 58.91 cM、46.39 ~ 58.91 cM、46.39 ~ 58.91 cM、53.41 ~ 58.91 cM,原始 QTL 的置信区间为 12.52、12.52、12.52 和 5.50 cM,而元分析整合到的 QTL 置信区间为 0.19 cM(58.07 ~ 59.06 cM),Overview 方法优化得到 QTL 的遗传位置为 59 cM,按照 Soymap 2 上的相邻标记估算得到置信区间为 0.19 cM(58.91 ~ 59.10 cM),整合及优化后的置信区间比原始 QTL 的置信区间要小,C1、C2、E、I 和 K 连锁群上的主效 QTL 置信区间也呈现了此类现象。同时还可以发现除 C2 连锁群上的 Overview 方法优化的 QTL 置信区间(2.29 cM)稍大于元分析整合得到 QTL 的置信区间(1.01 cM)外,其余连锁群(C1、E、I、K)上的 QTL 经 Overview 优化后的置信区间均小于元分析整合的置信区间,而 B1 连锁群上的原始 QTL 经元分析整合和 Overview 优化后置信区间长度相同,均为 0.19 cM。

表 4 3 种方法下主效 QTL 置信区间的变化

Table 4 The changes of the confidence interval under three methods

数量性状遗传位点 QTL		遗传位置#/置信区间长度 Genetic position / Confidence interval cM		
Linkage group	The genetic contribution rate/%	原始 QTL Original QTL	元分析方法 Meta-Analysis	Overview 方法 Overview
B1	12	46.39 ~ 58.91/12.52	58.07 ~ 59.06/0.19	58.91 ~ 59.10/0.19
C1	41.77	132.46	122.9 ~ 137.22/14.32	123.79 ~ 127.06/3.27
C1	16	123.79	122.9 ~ 137.22/14.32	123.79 ~ 127.06/3.27
C2	14.37	40.30 ~ 44.66/4.36	40.92 ~ 41.93/1.01	42.37 ~ 44.66/2.29
E1	9.92	46.65 ~ 70.23/23.58	44.14 ~ 47.24/3.1	45.40 ~ 45.63/0.23
I	33.7	36.03 ~ 36.40/0.37	35.97 ~ 36.33/0.36	36.40 ~ 36.59/0.19
K	31.43	46.63	41.62 ~ 53.06/11.44	45.14 ~ 45.59/0.45

“#”表示该置信区间为根据公共图谱上该 Overview 遗传位置相邻左右标记估算得到。

“#” means that the confidence interval came from prediction according to markers around the genetic position by Overview in public map.

## 3 讨论

Overview 分析是一种统计学方法,迄今为止仅在玉米这种作物中被应用。该研究首次把 Overview 方法应用到大豆中,分析了大豆蛋白质含量相关的 QTL,得到了连锁群上 QTL 的有效遗传位置。

虽然 Overview 分析方法与元分析方法一样,实质都是完成原始 QTL 到公共图谱上的映射,但 Overview 方法对原始数据量要求不高,不需要原始图谱上相邻标记的遗传距离,仅仅要求有 QTL 在公共图谱上的遗传位置和其两端相邻标记的相应遗传位置,可得到 QTL 的最终遗传位置(即散点图在  $u(x)$  和  $H(x)$  之上的峰值)。

通过 3 种方法的分析发现,对大豆蛋白质含量进行元分析整合到 Satt496 附近的蛋白质 QTL(I 连

锁群),遗传位置为 36.15 cM,而 Overview 分析方法定位的 QTL 遗传位置为 36.50 cM, Satt496 在公共图谱上的遗传位置为 36.40 cM(Soymap 2)。由此看出 Overview 方法整合出的 QTL 比元分析的结果更接近原始数据。

根据散点图上的遗传位置查找其在公共图谱上的侧翼标记,发现除 C2 连锁群上的 40 ~ 60 cM 处 QTL 的侧翼标记距离稍大于元分析整合得到的置信区间长度外,其余 5 个连锁群上的真实 QTL 的侧翼标记区间长度均小于元分析整合得到的置信区间长度(如 I 连锁群上的 Overview 得到 QTL 的置信区间为 0.19 cM,而元分析整合 QTL 的置信区间为 0.36 cM)(表 3),因此利用 Overview 方法确实可以缩短元分析得到的置信区间。

Overview 分析方法基于统计学的分析对整条染

色体进行“扫描”,该研究利用 138 个 QTLs 进行优化,通过对多个试验结果整合,把簇集在相同染色体相同区段内的 QTL 进行统计分析,有利于不同遗传背景的比较,为实施分子标记辅助选择(MAS)及其拓展作用创造了条件。同时该研究加密了来自 27 张原始图谱的 62 个与蛋白含量相关的 QTL,在 QTL 综合图谱中定位了只能够在特定的原始图谱才能找到的 QTL。

近些年来随着分子标记技术的发展,MAS 已经成为作物育种家们的研究热点,Stubber 等<sup>[57]</sup>首先选用 MAS 对玉米进行育种改良,之后该技术相继在其它作物如大麦<sup>[58]</sup>、水稻<sup>[59]</sup>中应用。大豆中 MAS 进展由于受到主效基因定位的精确程度、成本核算、标记的有效性等因素影响,MAS 在大豆早期育种实践中仅在抗大豆胞囊线虫<sup>[3]</sup>选择中得到应用。随着大豆重要性状分子标记的开发,MAS 在大豆育种中的应用越来越普遍。该研究筛选出的稳定性较高的标记 Satt127 为分子标记辅助选择蛋白质含量创造了条件。

#### 4 结论

通过对大豆蛋白含量相关 QTL 进行整合,在 I、E、B1、C1、C2 和 K 连锁群上发现了 6 个重演性较好的大豆蛋白含量相关 QTL,相关区间侧翼标记分别为 Sat\_219-Satt496、Satt268-Satt045、A118\_1-A520\_1、Satt338-Satt682、Satt281-Satt520 和 Satt349-Satt240;由于 I 连锁群上的 Satt127 具有较高的遗传贡献率,并且在元分析中最小置信区间附近,Overview 方法也优化到该标记附近,因此可用于标记辅助鉴定。

**致谢** 感谢 Campus Universitaire des Cezeaux 的 Fabien Chardon 在使用 Excel 分析与 QTL 真实位置相关的正态函数上的指点以及南昌大学的阮禄章副教授在统计学上的帮助。

#### 参考文献

- [1] Apuya N R, Frazier B L, Keim P, et al. Restriction fragment length polymorphism as genetic marker in soybean[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1988, 75:889-901.
- [2] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109:122-128.
- [3] Concibido V C, Diers B W, Arelli P R. A decade of QTL mapping for cyst nematode resistance in soybean[J]. Crop Science, 2004, 44:1121-1131.
- [4] Glass G V. Primary, secondary, and meta-analysis of research[J]. Educational Researcher, 1976, 5:3-8.
- [5] Guo B, Slepner D A, Lu P, et al. QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode in soybean: meta-analysis of QTL location[J]. Crop Science, 2006, 46:595-602.
- [6] 吴琼,齐照明,刘春燕,等.基于元分析的大豆生育期 QTL 的整合[J].作物学报,2009,35(8):1418-1424. (Wu Q, Qi Z M, Liu C Y, et al. An integrated QTL map of growth stage in soybean (*Glycine max* L. Merr.): Constructed through Meta-Analysis[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(8):1418-1424.)
- [7] 齐照明,孙亚男,陈立君,等.基于 Meta 分析的大豆百粒重的 QTLs 定位[J].中国农业科学,2009,42(11):3795-3803. (Qi Z M, Sun Y N, Chen L J, et al. Meta-analysis of 100-seed weight QTLs in soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(11):3795-3803.)
- [8] 宋万坤,王晶,朱命喜,等.大豆脂肪酸组分相关 QTL 元分析[J].大豆科学,2009,28(5):774-780. (Song W K, Wang J, Zhu M X, et al. Meta-analysis of fatty acid QTLs in soybean[J]. Soybean Science, 2009, 28(5):774-780.)
- [9] Wang J L, Liu C Y, Wang J, et al. An integrated QTL map of fungal disease resistance in soybean (*Glycine max* L. Merr.): A method of meta-analysis for mining R genes[J]. Agricultural Science in China, 2010, 9(2):223-232.
- [10] Chardon F, Virlon B, Moreau L, et al. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and sunteny conservation with the rice genome[J]. Genetics, 2004, 168:2169-2185.
- [11] 王毅.玉米本地化生物信息库的构建和 QTL 的整合、比较和元分析[D].武汉:华中农业大学,2006. (Wang Y. The construction of local maize bioinformatics database and integration, comparison and meta-analysis of QTL[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2006.)
- [12] 史利玉.玉米抗粗缩病及灰斑病基因的初步定位[D].成都:四川农业大学,2007. (Shi L Y. The general location of gene of MRDV and GLS in maize[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2007.)
- [13] Brummer E C, Graef G L, Orf J, et al. Mapping QTL for seed protein and oil content in eight soybean populations[J]. Crop Science, 1997, 37:370-378.
- [14] Chapman A, Pantalone V R, Ustun A, et al. Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in F<sub>2</sub> and F<sub>4,6</sub> soybean population[J]. Euphytica, 2003, 129:387-393.
- [15] Chen Q S, Zhang Z C, Liu C Y, et al. QTL analysis of major agronomic traits in soybean[J]. Agricultural Sciences in China, 2007, 6(4):399-405.
- [16] Chung J, Babka H L, Graef G L, et al. The seed protein, oil, and yield QTL on soybean linkage group I[J]. Crop Science, 2003, 43:1053-1067.
- [17] Csanadi G, Vollmann J, Stift G, et al. Seed quality QTLs identified in a molecular map of early maturing soybean[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103:912-919.
- [18] 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.
- [19] Fasoula V A, Harris D K, Boerma H R. Validation and designation of quantitative trait loci for seed protein, seed oil, and seed weight from two soybean populations[J]. Crop Science, 2004, 44:1218-1225.

- [20] Gai J Y, Wang Y J, Wu X L, et al. A comparative study on segregation analysis and QTL mapping of quantitative traits in plants with a case in soybean [J]. *Frontier of Agriculture in China*, 2007, 1(1):1-7.
- [21] 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.
- [22] Jun T H, Van K J, Kim M Y, et al. Association analysis using SSR markers to find QTL for seed protein content in soybean [J]. *Euphytica*, 2008, 162:179-191.
- [23] Kabelka E A, Diers B W, Fehr W R, et al. Putative alleles for increased yield from soybean plant introductions [J]. *Crop Science*, 2004, 44:784-791.
- [24] 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]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93:649-657.
- [25] 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.
- [26] Mansur L M, Orf J H, Chase K, et al. Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean [J]. *Crop Science*, 1996, 36:1327-1336.
- [27] Orf J H, Chase K, Jarvik T, et al. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations [J]. *Crop Science*, 1999, 39:1642-1651.
- [28] Panthee D R, Pantalone V R, West D R, et al. Quantitative trait loci for seed protein and oil concentration, and seed size in soybean [J]. *Crop Science*, 2005, 45:2015-2022.
- [29] Palomeque L, Liu L J, Li W B, et al. QTL in mega-environments: II. Agronomic trait QTL co-localized with seed yield QTL detected in a population derived from a cross of high-yielding adapted × high-yielding exotic soybean lines [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119:429-436.
- [30] Qiu B X, Arelli P R, Sleper D A. RFLP markers associated with soybean cyst nematode resistance and seed composition in a 'Peking' × 'Essex' population [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98:356-364.
- [31] Reinprecht Y, Poysa V W, Yu K. Seed and agronomic QTL in low linolenic acids lipoxygenase-free soybean (*Glycine max* L. Merr.) germplasms [J]. *Genome*, 2006, 49:1510-1527.
- [32] Sebott A M, Shoemaker R C, Diers B W. Analysis of a quantitative trait locus allele from wild soybean that increase seed protein concentration in soybean [J]. *Crop Science*, 2000, 40:1438-1444.
- [33] Soares T C B, Good-God P I V, Miranda F D D, et al. QTL mapping for protein content in soybean cultivated in two tropical environments [J]. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 2008, 43(11):1533-1541.
- [34] Stombaugh S K, Orf J H, Jung H G, et al. Quantitative trait loci associated with cell wall polysaccharides in soybean seed [J]. *Crop Science*, 2004, 44:2101-2106.
- [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]. *Breeding Science*, 2003, 53:133-140.
- [36] 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.
- [37] Zhao G Y, Wang J, Han Y P, et al. Identification of QTL underlying the resistance of soybean to pod borer, *Leguminivora glycinivorella* (Mats.) obratzsov, and correlations with plant, pod and seed traits [J]. *Euphytica*, 2008, 164:275-282.
- [38] 关荣霞. 大豆重要农艺性状的 QTL 定位及中国大豆与日本大豆的遗传多样性分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2002. (Guan R X. QTL mapping of soybean agronomic characters and genetic diversity analysis of soybean cultivars from China and Japan [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2002.)
- [39] 梁慧珍, 王树峰, 余永亮, 等. 大豆异黄酮与油分、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.)
- [40] 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.)
- [41] 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.)
- [42] 吕祝章, 杨建华, 李玉环, 等. 大豆农艺性状的 QTL 分析 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(6):2838-2841. (Lü Z Z, Yang J H, Li Y H, et al. QTL analysis of agronomic traits in soybean [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(6):2838-2841.)
- [43] 单大鹏, 朱荣胜, 陈立君, 等. 大豆蛋白含量相关 QTL 间的上位效应 [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.)
- [44] 苏辉. 大豆高油分 × 高蛋白 RIL 遗传图谱的构建及重要农艺性状的 QTL 定位 [D]. 通辽: 内蒙古民族大学, 2008. (Su H. Construction of RIL genetic map by soybean high oil × high protein and QTL analysis of important agronomic traits [D]. Tongliao: Inner Mongolia University For Nationalities, 2008.)
- [45] 王珍. 大豆 SSR 遗传图谱构建及重要农艺性状 QTL 分析 [D]. 南宁: 广西大学, 2004. (Wang Z. Construction of soybean SSR based map and QTL analysis important agronomic traits [D]. Nanning: Guangxi University, 2004.)
- [46] 王永军. 大豆重组自交系群体的构建与调整及其在遗传作图、抗花叶病毒基因定位和农艺及品质性状 QTL 分析中的应用 [D]. 南京: 南京农业大学, 2001. (Wang Y J. Establishment and adjustment of RIL population and its application to map construction, mapping genes resistant to SMV and QTL analysis of agronomic & quality traits in soybean [D]. Nanjing: Agricultural University, 2001.)

- study on methods and criteria of identification of resistance to leaf-feeding insects in soybean breeding[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1997, 23(4):400-407. )
- [16] Van Duyu J W, Turnipseed S G, Maxwell J D. Resistance in soybeans to the Mexican bean beetle. I. Sources of resistance[J]. *Crop Science*, 1971, 11:572-573.
- [17] Van Duyu J W, Turnipseed S G, Maxwell J D. Resistance in soybeans to the Mexican bean beetle. II. Reaction of the beetle to resistant plants[J]. *Crop Science*, 1972, 12:561-562.
- [18] Hatchett J H, Beland G L, Hartwig E E. Leaf-feeding resistance to bollworm and tobacco budworm in three soybean plant introductions[J]. *Crop Science*, 1976, 16:277-280.
- [19] 崔章林, 盖钧镒. 大豆抗食叶性害虫的研究进展[J]. *大豆科学*, 1996, 15(2):149-158. (Cui Zh L, Gai J Y. Advance of study on soybean leaf-feeding insects [J]. *Soybean Science*, 1996, 15(2):149-158. )
- [20] 吴巧娟, 吴娟娟, 吴业春, 等. 大豆资源对斜纹夜蛾的抗性鉴定[J]. *大豆科学*, 2006, 25(4):410-409. (Wu Q J, Wu J J, Wu Y C, et al. Evaluation of resistance of soybean germplasm to cotton worm (*Prodenia litura*, *Fabricius*) [J]. *Soybean Science*, 2006, 25(4):409-413. )
- [21] 吴业春, 王慧, 吴巧娟, 等. 大豆对食叶性害虫田间抗性的相对稳定性[J]. *中国油料作物学报*, 2004, 26(4):66-70. (Wu Y C, Wang H, Wu Q J, et al. Relative stability on resistance of soybeans to leaf-feeding insects in the field[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2004, 26(4):66-70. )
- [22] 王慧, 喻德跃, 吴巧娟, 等. 大豆对斜纹夜蛾抗性基因的卫星标记(SSR)的研究[J]. *大豆科学*, 2004, 23(2):91-95. (Wang H, Yu D Y, Wu Q J, et al. Characterization of resistance genes to cotton worm with SSR markers in soybean[J]. *Soybean Science*, 2004, 23(2):91-95. )
- [23] Komatsu K, Okuda S, Takahashi M, et al. QTL mapping of antibiosis resistance to common cutworm (*Spodoptera litura Fabricius*) in soybean[J]. *Crop Science*, 2005, 45:2044-2048.
- [24] 刘华, 王慧, 李群, 等. 大豆对斜纹夜蛾抗性的遗传分析及相关 QTL 的定位[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(7):1369-1372. (Liu H, Wang H, Li Q, et al. Inheritance analysis and mapping QTLs related to cotton worm resistance in soybean[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(7):1369-1372. )
- [25] 付三雄, 王慧, 吴娟娟, 等. 应用重组自交系群体定位大豆抗虫 QTL[J]. *遗传*, 2007, 29(9):1139-1143. (Fu S X, Wang H, Wu J J, et al. Mapping insect resistance QTLs of soybean with RIL population[J]. *Hereditas*, 2007, 29(9):1139-1143. )
- [26] 詹秋文, 盖钧镒. 大豆种质资源对斜纹夜蛾 (*Prodenia litura*) 抗性的鉴定[J]. *应用与环境生物学报*, 2000, 6(1):18-23. (Zhan Q W, Gai J Y. Evaluation of resistance of soybean germplasm to cotton worm (*Prodenia litura*, *Fabricius*) [J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2000, 6(1):18-23. )
- (上接第 7 页)
- [47] 吴晓雷, 王永军, 贺超英. 大豆重要农艺性状的 QTL 分析[J]. *遗传学报*, 2001, 28(10):947-955. (Wu X L, Wang Y J, He C Y. QTLs Mapping of some agronomic traits of soybean[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2001, 28(10):947-955. )
- [48] 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. )
- [49] 张军, 赵团结, 盖钧镒. 大豆育成品种农艺性状 QTL 与 SSR 标记的关联分析[J]. *作物学报*, 2008, 34(12):2059-2069. (Zhang J, Zhao T J, Gai J Y. Association analysis of agronomic trait QTLs with SSR markers in released soybean cultivars [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(12):2059-2069. )
- [50] 张忠臣, 战秀玲, 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):81-85. (Zhang Z C, Zhan X L, Chen Q S, et al. The location of genes related to soybean oil and protein content[J]. *Soybean Science*, 2004, 23(2):81-85. )
- [51] 朱晓丽. 大豆遗传图谱构建及在两个群体重要农艺性状的 QTL 定位[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006. (Zhu X L. Construction of genetic linkage map and QTL mapping of important agronomic traits in two soybean populations[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2006. )
- [52] Vollmann J, Schausberger H, Bistrich H, et al. The presence or absence of the soybean Kunitz trypsin inhibitor as a quantitative trait locus for seed protein content[J]. *Plant Breeding*, 2008, 121(3):272-274.
- [53] 杨喆, 关荣霞, 王跃强, 等. 大豆遗传图谱的构建和若干农艺性状的 QTL 定位分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2004, 5(4):309-314. (Yang Z, Guan R X, Wang Y Q, et al. Construction of genetic map and QTL analysis for some agronomic traits in soybean [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2004, 5(4):309-314. )
- [54] Mansur L M, Lark K G, Kross H, et al. An interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological and seed traits of soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 86:907-913.
- [55] Specht J E, Chase K, Macrander M, et al. Soybean response to water: A QTL analysis of drought tolerance[J]. *Crop Science*, 2001, 41(2):493-509.
- [56] Goffinet B, Gerber S. Quantitative trait loci: a meta-analysis[J]. *Genetics*, 2000, 155:463-473.
- [57] Stuber C W. Mapping and manipulating quantitative traits in maize [J]. *Trend in Genetics*, 1995, 11:477-481.
- [58] Romagosa I, Han F, Ullrich S E. Verification of yield QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross[J]. *Molecular Breeding*, 1999, 5:143-152.
- [59] Wang D K, Pei K M, Fu Y P, et al. Genome-wide analysis of the auxin response factors (ARF) gene family in rice (*Oryza sativa*) [J]. *Gene*, 2007, 394:13-24.