

大豆荚粒性状的 QTL 分析

张维耀^{1,4}, 王金星¹, 宗春美², 付春旭¹, 王茂青⁴, 孙艳杰¹, 胡国华⁴, 陈庆山³

(1. 黑龙江省农业科学院 绥化分院, 黑龙江 绥化 152052; 2. 黑龙江省农业科学院 牡丹江分院, 黑龙江 牡丹江 157041; 3. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 4. 黑龙江省农垦科研育种中心, 黑龙江 哈尔滨 150090)

摘要:利用 Charleston × 东农 594 构建的 F₂ 衍生的 149 个 F_{2:14} ~ F_{2:16} 株系组成的重组自交系群体, 采用复合区间作图法 (CIM) 和多重区间作图法 (MIM), 连续 3 a 对一粒荚数、二粒荚数、三粒荚数和四粒荚数共 4 个荚粒性状进行 QTL 分析。结果表明: 3 a 间 CIM 和 MIM 分别定位到 13 个和 24 个 QTL, 分布 11 个连锁群上。采用 CIM 法, 定位到 1 个控制一粒荚数的 QTL 在 2 a 中稳定出现; 采用 MIM 法, 定位到 1 个控制二粒荚数的 QTL 和 1 个控制四粒荚数的 QTL 在 2 a 中稳定出现, 且控制四粒荚数的 QTL 2 a 的性状贡献率分别为 72.5% 和 37.6%。

关键词: 大豆; 荚粒性状; QTL; 复合区间作图法; 多重区间作图法

中图分类号: S565.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-9841(2012)02-0193-05

QTL Analysis of Seed and Pod Traits in Soybean

ZHANG Wei-yao^{1,4}, WANG Jin-xing¹, ZONG Chun-mei², FU Chun-xu¹, WANG Mao-qing⁴, SUN Yan-jie¹, HU Guo-hua⁴, CHEN Qing-shan³

(1. Suihua Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Suihua 152052; 2. Mudanjiang Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Mudanjiang 157041; 3. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030; 4. Land Reclamation Research and Breeding Centre of Heilongjiang, Harbin 150090, Heilongjiang, China)

Abstract: The population of 149 recombination inbred lines (RIL) derived from the cross of Charleston × Dongnong 594 were adopted. QTLs of one-seed pod, two-seed pod, three-seed pod and four-seed pod from 2006 to 2008 were analyzed by composite interval mapping (CIM) and multiple intervals mapping (MIM) method. Thirteen QTLs and 24 QTLs were mapped by CIM and MIM method, respectively. QTLs were located on 11 linkage groups, and 1 QTL of one-seed pod was mapped by CIM method in two years. One QTL of two-seed pod and 1 QTL of four-seed pod were mapped by MIM method in two years, and the QTL of four-seed pod in two years could explain 72.5% and 37.6% phenotypic variation, respectively.

Key words: Soybean; Seed and pod traits; QTL analysis; CIM; MIM

高产是大豆育种的主要目标, 大豆每荚粒数、单株荚数等荚粒性状是重要的产量构成因子。崔章林等^[1]对我国不同大豆产区不同年份间育成的品种进行统计分析, 发现东北和黄淮海区育成的品种每荚粒数逐步增多, 但南方区没有明显变化。周新安等^[2]研究发现在大豆重组自交系群体中, 产量高的家系每荚粒数均比其亲本有所增加, 说明在一定范围内增加每荚粒数, 是提高大豆产量的有效手段。目前, 关于大豆荚粒相关性状的研究成果已经有了一些报道: 王珍^[3]利用山西省主栽品种晋豆 23 作母本, 农家品种灰布支黑豆作父本杂交得到的 F₁₀ 代重组自交系 (RIL) 群体, 共定位 31 个荚粒相关性状的 QTL 位点; 朱晓丽^[4]利用复合区间作图法, 对绥农 14 × 绥农 20 组合的 94 个 F₂ 单株进行 QTL 分析, 共检测 4 个荚粒相关性状的 QTL 位点; 王贤智

等^[5]用中豆 29 和中豆 32 杂交得到的重组自交群体中的 255 个家系进行 2 a 田间试验, 共定位 24 个荚粒性状 QTL; 李灿东等^[6]利用 Harosoy 和 Clark 导入到红丰 11 为背景的初级回交导入系定位了大豆荚粒相关性状的 37 个 QTL 位点^[6]。

尽管很多研究指出了荚粒性状对大豆产量的重要影响, 但大多数研究都是在单一环境下进行的, 大豆荚粒性状是数量性状, 受多基因控制, 并且容易受环境变化的影响^[7]。该研究利用重组自交系群体, 2006 ~ 2008 年连续 3 a 利用 CIM^[8] 和 MIM^[9-10] 对一粒荚数、二粒荚数、三粒荚数和四粒荚数共 4 个荚粒性状进行 QTL 定位分析, 对这 2 种分析方法的结果进行比较, 以期获得更加稳定表达的 QTL 位点, 为进一步的精细定位奠定基础, 从而为大豆品种改良及分子标记辅助育种提供理论指导。

收稿日期: 2012-02-03

基金项目: 国家大豆产业技术体系建设资金资助 (CARS-04-06); 国家重点基础研究发展计划项目 (2010CB125906)。

第一作者简介: 张维耀 (1981-), 男, 硕士, 研究方向为大豆遗传育种。E-mail: kzw008@163.com。

通讯作者: 陈庆山 (1973-), 男, 教授, 博士, 研究方向为大豆生物技术。E-mail: qshchen@126.com。

1 材料与方法

1.1 供试材料

Charleston × 东农 594 衍生的 149 个 $F_{2:14} \sim F_{2:16}$ 代重组自交系,于 2006 ~ 2008 年连续 3 a 在大荒种业集团科研育种基地(哈尔滨)种植,株距 5 cm,行长 5 m,2006 和 2007 年 2 次重复,2008 年 3 次重复,完全随机区组设计,常规田间管理。

1.2 性状调查

每个株行随机选取 5 株,收获后测定一、二、三、四粒荚数,取 5 株平均值,再根据重复次数计算均值作为性状表型值。

1.3 遗传图谱构建

所使用的遗传图谱为东北农业大学大豆研究所构建,所用标记类型为 SSR,包含有 20 条连锁群,总长度为 1 913.5 cM,161 个标记,标记间平均距离 11.89 cM^[11];与 Cregan 等在 1999 年整合的大豆公共图比较,一些连锁群上的标记间具有相同的线性关系^[12]。

1.4 数据统计

将来源于亲本 Charleston(母本)带型记为 0,来源于东农 594(父本)带型记为 2,双亲杂合带型为

1,缺失或模糊带型记为 -1。

1.5 数据处理与 QTL 定位命名

利用 Mapmaker/EXP 3.0 作图软件,构建分子标记连锁图谱。应用 Group 命令进行连锁分析和分组(LOD = 5.0),连锁标记少于 8 个的用 Compare 命令进行优化排序,多于 8 个的用 Ripple 命令排序,错误检测水平设为 1%,利用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传图距(cM)。根据已由 Cregan 等定位的 SSR 标记作为锚定标记以确定相应的连锁群。应用 WinQTLCart 2.5 对每年的荚粒性状进行 QTL 定位,采用 MapChart 2.2 版本绘制连锁图谱。QTL 命名遵循 McCouch 等的原则^[13]。

2 结果与分析

2.1 表型值的统计分析

由表 1 可知,3 a 间各荚粒性状的最小值、最大值之间差异明显。荚粒性状的频率分布和偏度、峰度检验表明,一粒荚数、二粒荚数和三粒荚数均呈正态分布,而四粒荚数在 3 a 间呈现双峰分布,由此推测四粒荚数可能受 1 个主效基因控制,同时存在微效基因修饰,适合进行 QTL 定位分析。

表 1 群体及其亲本荚粒性状的表现

Table 1 The phenotype for seed and pod traits of the RILs population and parents in three years

性状 Traits	年份 Year	Charleston	东农 594 Dongnong 594	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	标准差 SD	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
一粒荚数 NOP	2006	4.2	3.6	11.7	2.1	5.23	2.01	0.44	0.82
	2007	3.6	1.0	11.0	0.1	3.11	1.67	3.76	1.41
	2008	1.0	1.7	7.5	0.3	2.03	1.30	2.79	1.45
二粒荚数 NTP	2006	17.8	13.8	28.5	7.2	15.33	4.03	0.09	0.42
	2007	15.2	5.6	25.7	4.9	11.82	4.02	0.79	0.85
	2008	3.2	4.3	15.9	1.7	6.47	2.77	0.89	0.91
三粒荚数 NThP	2006	24.2	19.0	39.6	5.6	19.06	6.19	0.48	0.63
	2007	23.2	17.0	41.5	9.7	21.19	5.77	0.13	0.49
	2008	5.7	13.6	23.3	4.8	13.30	3.72	0.22	0.42
四粒荚数 NFP	2006	0	3.0	19.0	0.0	2.95	3.33	5.26	2.05
	2007	0	3.8	11.0	0.0	2.47	2.75	0.51	1.16
	2008	0	3.2	10.7	0.0	2.30	2.47	0.13	0.99

NOP: Number of one-seed pod; NTP: Number of two-seed pod; NThP: Number of three-seed pod; NFP: Number of four-seed pod

2.2 大豆荚粒性状的 QTL 定位及分析

2.2.1 复合区间作图法(CIM)的检测 通过 1 000

次迭代测验确定 LOD 阈值(显著水平 $\alpha = 0.05$),用复合区间作图法对大豆的一、二、三、四粒荚数 4 个

荚粒性状进行 QTL 定位分析,在 3 a 中共检测到 13 个 QTL,位于 9 个连锁群中(表 2)。

共检测到与一粒荚数相关的 QTL 7 个,分别位于 A1、D1a、E、I 和 O 共 5 条连锁群上,LOD 值为 2.84~5.80,性状贡献率为 7.89%~22.99%。其中 2006 年检测到的 qNOP-10-1 与 2007 年检测到的 qNOP-10-2 都位于 E 连锁群的 satt151-satt117 区间内,且与 satt151 标记距离分别为 5 和 6 cM,认为是

控制一粒荚数的同一 QTL 位点。

共检测到与二粒荚数相关的 QTL 4 个,分别位于 C2、D1a、D1b 和 J 共 4 条连锁群上,LOD 值为 2.87~4.21,性状贡献率为 12.51%~22.56%。

共检测到与三粒荚数相关的 QTL 2 个,分别位于 D1a 和 B1 连锁群上,LOD 值大小为 2.84~3.32,性状贡献率大小为 7.70%~8.73%。

表 2 复合区间作图法(CIM)定位的荚粒性状 QTL

Table 2 QTL mapping of seed and pod traits with CIM method in three years

性状 Traits	年份 Year	QTL	连锁群 Linkage group	标记区间 Maker interval	距两侧标记距离 Distance/cM		LOD	贡献率 R ² /%	加性效应 Additive effect
一粒荚数 NOP	2006	qNOP-10-1	10(E)	satt151-satt117	5.0	1.6	3.07	9.27	-0.69
		qNOP-14-1	14(I)	satt009-satt530	1.0	1.9	3.31	10.92	0.70
	2007	qNOP-1-1	1(A1)	satt200-satt164	16.0	0.4	5.80	15.79	0.81
		qNOP-10-2	10(E)	satt151-satt117	6.0	0.6	3.23	7.89	-0.53
	2008	qNOP-20-1	20(O)	satt331-satt173	1.0	14.4	3.82	10.24	-0.61
		qNOP-7-1	7(D1a)	satt402-satt267	0.0	3.3	5.43	14.01	0.59
二粒荚数 NTP	2006	qNOP-7-2	7(D1a)	satt273-satt502	11.0	27.6	2.84	22.99	-0.71
		qNTP-7-1	7(D1a)	satt495-satt584	11.0	1.8	3.90	22.56	-2.83
	2007	qNTP-6-1	6(C2)	sct_033-sat_097	15.0	10.7	3.26	18.28	-1.76
		qNTP-15-1	15(J)	satt457-satt244	6.0	17.4	2.87	16.33	-1.70
三粒荚数 NThP	2008	qNTP-8-1	8(D1b)	satt266-satt157	12.0	0.8	4.21	12.51	1.03
		qNThP-7-1	7(D1a)	sat_112-satt373	13.0	0.3	2.84	7.70	1.66
	2008	qNThP-3-1	3(B1)	sat_099-sat_113	0.0	91.7	3.32	8.73	1.29

NOP: Number of one-seed pod; NTP: Number of two-seed pod; NThP: Number of three-seed pod; NFP: Number of four-seed pod

2.2.2 多重区间作图法(MIM)的检测 通过多重区间作图法对大豆的一、二、三、四粒荚数 4 个荚粒性状进行 QTL 定位分析,在 2006~2008 年连续 3 a 共检测到 24 个 QTL,位于 10 个连锁群中(表 3)。

共检测到与一粒荚数相关的 QTL 8 个,分别位于 A1、D1a、E 和 I 共 4 条连锁群上,LOD 值为 2.04~6.41,性状贡献率为 6.70%~19.80%。

共检测到与二粒荚数相关的 QTL 7 个,分别位于 C2、D1a、D1b、J 和 N 共 5 条连锁群上,LOD 值为 1.16~3.92,性状贡献率为 3.60%~20.80%。其中 2006 年检测到的 qNTP-6-1 与 2007 年检测到的 qNTP-6-2 都位于 C2 连锁群的 sct_033-sat_097 区间内,且与 sat_097 标记距离分别为 10.7 和 9.7 cM,认为是控制二粒荚数的同一 QTL 位点。

共检测到与三粒荚数相关的 QTL 7 个,分别位于 A1、B1、B2、C2、D1a 和 N 共 6 条连锁群上,LOD 值为 1.16~2.77,性状贡献率为 3.20%~11.80%。

共检测到与四粒荚数相关的 QTL 2 个,2007 年检测到的 qNFP-6-1 和 2008 年检测到的 qNFP-6-2 都位于 C2 连锁群的 satt372-satt076 区间内,与 satt076 标记距离分别为 19.2 和 17.2 cM,认为是同一个控制四粒荚数性状的 QTL。并且它们对性状的贡献率分别达到了 72.5% 和 37.6%,可能是控制四粒荚数的主效基因。

3 讨论

3.1 QTL 定位结果的比较

由于存在基因型与环境交互,相同性状在不同环境条件下的表型值不同,因此 QTL 定位在结果上存在差异。Fulton 等^[14]认为,在多种环境中检测到的 QTL 可能比那些表现出更高效应值却只能在一种环境中检测到的 QTL 更有价值,这样的 QTL 在不同环境条件下或转移到新的遗传背景时将更稳定。

在该试验中,通过对 3 a 2 种作图方法(复合区

表3 多重区间作图法(MIM)定位的荚粒性状 QTL

Table 3 QTL mapping of seed and pod traits with MIM method in three years

性状 Traits	年份 Year	QTL	连锁群 Linkage group	标记区间 Maker interval	距两侧标记距离 Distance/cM		LOD	贡献率 R ² /%	加性效应 Additive effect	
一粒荚数 NOP	2006	qNOP-10-1	10(E)	satt151-satt117	4.0	2.6	3.53	13.40	-1.12	
		qNOP-10-3	10(E)	satt231-satt045	12.0	7.5	2.04	11.80	1.06	
		qNOP-14-1	14(I)	satt009-satt530	0.0	2.9	2.30	7.10	0.56	
	2007	qNOP-1-1	1(A1)	satt164-satt042	0.0	21.1	2.98	8.60	0.54	
		qNOP-7-1	7(D1a)	satt373-sat_062	4.0	22.4	2.67	10.50	-0.52	
	2008	qNOP-7-2	7(D1a)	satt402-satt267	0.0	3.3	6.41	15.40	0.72	
		qNOP-7-3	7(D1a)	satt273-satt502	10.0	28.6	3.11	19.80	-0.75	
		qNOP-10-2	10(E)	satt117-satt452	0.0	2.5	3.06	6.70	-0.37	
	二粒荚数 NTP	2006	qNTP-6-1	6(C2)	sct_033-sat_097	15.0	10.7	1.16	6.50	-1.02
2007		qNTP-6-2	6(C2)	sct_033-sat_097	16.0	9.7	2.41	12.60	-1.55	
		qNTP-15-1	15(J)	satt457-satt244	1.0	22.4	2.46	9.10	-1.30	
		qNTP-19-1	19(N)	sat_095-sat_091	0.0	17.6	1.62	3.60	0.88	
2008		qNTP-7-1	7(D1a)	satt402-satt267	0.0	3.3	3.92	8.60	1.22	
		qNTP-7-2	7(D1a)	satt273-satt502	9.0	29.6	2.67	20.80	-1.52	
		qNTP-8-1	8(D1b)	satt266-satt157	12.0	0.8	2.94	8.80	0.85	
三粒荚数 NThP		2006	qNThP-3-1	3(B1)	satt197-satt251	0.0	61.4	1.96	6.20	-1.91
			qNThP-19-1	19(N)	satt445-satt257	27.0	3.9	1.38	4.60	-1.48
	2007	qNThP-6-1	6(C2)	satt372-satt076	1.0	43.2	1.19	6.10	-1.30	
		qNThP-7-1	7(D1a)	sat_112-satt373	11.0	5.6	2.77	10.60	1.81	
	2008	qNThP-1-1	1(A1)	satt242-sat_105	0.0	24.0	1.32	3.20	-0.73	
		qNThP-3-2	3(B1)	satt229-sat_099	73.0	7.8	2.34	11.80	1.38	
四粒荚数 NFP	2007	qNFP-6-1	6(C2)	satt372-satt076	25.0	19.2	5.57	72.50	2.59	
	2008	qNFP-6-2	6(C2)	satt372-satt076	27.0	17.2	6.42	37.60	1.84	

NOP: Number of one-seed pod; NTP: Number of two-seed pod; NThP: Number of three-seed pod; NFP: Number of four-seed pod

间作图法与多重区间作图法)的比较,共找到了3个一粒荚数、二粒荚数和四粒荚数的QTL,位置都具有较高的一致性,分布在E和C2连锁群中。其中采用CIM法,在E连锁群上的satt151-satt117标记区间内检测到1个控制一粒荚数的QTL在2006和2007年重复出现,位置相近(1 cM);采用MIM法,在C2连锁群上的sct_033-sat_097标记区间内检测到1个控制二粒荚数的QTL在2006和2007年重复出现,位置相近(1 cM);采用MIM法,在C2连锁群上的satt372-satt076标记区间内检测到1个控制四粒荚数的QTL在2007和2008年重复出现,位置相近(2 cM),其性状贡献率分别为72.5%和37.6%,可能为控制四粒荚数的主效基因。

虽然荚粒性状年份间存在极显著的差异,但是该研究仍然采用2种分析方法定位到了2 a重复再

现的QTL。这些2 a重复稳定再现的QTL,可以用于品种改良和分子标记辅助育种。

3.2 QTL的多效性

有关QTL的多效性,即处于同一区间的QTL同时对多个性状产生作用,已有大量的报道。该研究对所考察的4个大豆荚粒性状QTL定位的结果也存在多效性。在D1a连锁群上,发现2个QTL区段同时控制2个荚粒性状。控制一粒荚数的qNOP-7-1(CIM)和qNOP-7-2(MIM)都位于satt402-satt267标记区间内,与影响二粒荚数的qNTP-7-1(MIM)所处同一位置;控制一粒荚数的qNOP-7-2(CIM)和qNOP-7-3(MIM)都位于satt273-satt502标记区间内,与影响二粒荚数的qNTP-7-2(MIM)所处位置接近,位置相差范围0~2 cM。对于这种相关性状QTL位点聚集分布的现象,Mansur等^[15]认为与性

状间的高度遗传力和遗传相关一致,可能是一个上位基因作用的结果,也可能是控制这些性状的基因紧密排列所致。

3.3 QTL 定位方法的比较

在该研究中,采用了 CIM 和 MIM 2 种方法。对 2 种方法 3 a 的定位结果比较表明:MIM 检测 QTL 在数量上较 CIM 高,前者共检测到 24 个 QTL,而后者检测到 13 个 QTL。由于 MIM 利用多个标记区间检测潜在 QTL,利用的信息更多,因此与 CIM 相比,能够检测到更多 QTL 而且 QTL 的位置也更有效、更精确。从理论上讲 MIM 法比 CIM 法更完善,但仍存在一些问题,特别是显著性测验的方法和取值。结合 CIM 和 MIM,2 种方法中都检测到的 QTL 应该是可靠的 QTL。

4 结 论

采用 CIM 和 MIM 2 种作图方法,3 a 分别定位了 13 和 24 个荚粒性状 QTL,分布在 A1、B1、B2、C2、D1a、D1b、E、I、J、N 和 O 共 11 个连锁群上。其中采用 CIM 法定位到 1 个控制一粒荚数的 QTL 在 2 a 中稳定出现;采用 MIM 法,定位到 1 个控制二粒荚数的 QTL 和 1 个控制四粒荚数的 QTL 在 2 a 中稳定出现,且控制四粒荚数的 QTL 2 a 的性状贡献率分别为 72.5% 和 37.6%,可能是控制四粒荚数的主效基因。

参考文献

- [1] 崔章林,盖钧镒,邱家驹,等. 中国大豆育成品种及其系谱分析 [M]. 北京:中国农业出版社,1998. (Cui Z L, Gai J Y, Qiu J X, et al. The released Chinese soybean cultivars and their pedigree analyses [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1998.)
- [2] 周新安,王贤智,吴学军,等. 大豆重组自交系群体三、四粒荚变异及其与产量的关系 [J]. 中国油料作物学报, 2005, 27 (4): 22-25. (Zhou X A, Wang X Z, Wu X J, et al. Relation of three-seed and four-seed pods with yield of RIL in soybeans [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2005, 27 (4): 22-25.)
- [3] 王珍. 大豆 SSR 遗传图谱构建及重要农艺性状 QTL 分析 [D]. 广西:广西大学, 2004: 57-58. (Wang Z. Construction of soybean SSR based MAP and QTL analysis important agronomic traits [D]. Guangxi: Guangxi University, 2004: 57-58.)
- [4] 朱晓丽. 大豆遗传图谱的构建和若干农艺性状 QTL 定位分析 [D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2006: 28-29. (Zhu X L. Construction of soybean genetic map and QTL analysis of some agronomic traits [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2006: 28-29.)
- [5] 王贤智,张晓娟,周蓉,等. 大豆重组自交系群体荚粒性状的 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2007, 33 (3): 441-448. (Wang Z X, Zhang X J, Zhou R, et al. QTL analysis of seed and pod traits in soybean RIL population [J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33 (3): 441-448.)
- [6] 李灿东,蒋洪蔚,张闻博,等. 大豆荚粒相关性状的 QTL 分析 [J]. 分子植物育种, 2008, 6 (6): 1-10. (Li C D, Chen Q S, et al. QTL analysis of seed and pod traits in soybean [J]. Molecular Plant Breeding, 2008, 6 (6): 1-10.)
- [7] 单大鹏,刘春燕,蒋洪蔚,等. 2 种方法定位 5 个地点大豆蛋白质含量 QTL [J]. 中国油料作物学报, 2011, 33 (1): 9-14. (Shan D P, Liu C Y, Jiang H W, et al. QTL analysis of soybean protein content using two methods in 5 different environments [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2011, 33 (1): 9-14.)
- [8] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. Genetics, 1994, 136: 1457-1468.
- [9] Jiang C, Zeng Z B. Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci [J]. Genetics, 1995, 140: 1111-1127.
- [10] 林谦,毛孝强,杨德,等. QTL 作图主要统计方法及主要作图群体 [J]. 云南农业大学学报, 2004, 19 (2): 121-127. (Lin Q, Mao X Q, Yang D, et al. The introduction of major statistical methods and mapping populations of QTL mapping [J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2004, 19 (2): 121-127.)
- [11] 陈庆山,张忠臣,刘春燕,等. 应用 Charleston × 东农 594 重组自交系群体构建大豆遗传图谱 [J]. 中国农业科学, 2005, 38 (7): 1312-1316. (Chen Q S, Zhang Z C, Liu C Y, et al. Construction and analysis of soybean genetic map using recombinant inbred line of Charleston × Dongnong 594 [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38 (7): 1312-1316.)
- [12] 单大鹏. 多年多点条件下大豆油分和蛋白质含量的 QTL [D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2009: 21. (Shan D P. QTL analysis of protein and oil content of soybean in multiple years [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2009: 21.)
- [13] McCouch S R, Chen X, Panaud O, et al. Microsatellite markers development mapping and applications in rice genetics and breeding [J]. Plant Molecular Biology, 1997, 35: 89-99.
- [14] Fulton T M, Beck Bunn T, Emmatty D, et al. QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95: 881-894.
- [15] Peng J, Ronin, Fahima T, et al. Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccoides*, the progenitor of wheat [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2003, 100: 2489-2494.
- [16] Mansur L M, Orf J, Lark K G. Determining the linkage of quantitative trait loci to RFLP marker using extreme phenotype of recombinant inbred of soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 86 (8): 914-918.