

野生大豆荚粒相关性状 QTL 定位

阚贵珍, 童振峰, 胡振宾, 张 丹, 张国正, 喻德跃

(南京农业大学 大豆研究所, 国家大豆改良中心, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘要:利用复合区间作图法和混合线性模型复合区间作图法,对野生大豆江浦野生豆-5 和栽培大豆南农 06-17 所得的 $F_{2:3}$ 家系(2008、2009 年)及 $F_{2:4}$ 家系(2009 年)的单株有效荚数、单株粒重、百粒重 3 个荚粒相关性状进行 QTL 分析。结果表明:复合区间作图法检测到 27 个 QTL,混合线性模型复合区间作图法检测到 18 个加性显性 QTL 和 13 对上位性 QTL,2 种方法共同检测到 17 个 QTL,其中 12 个 QTL($qEPP-H-1$ 、 $qEPP-Lb-1$ 、 $qSWP-La-1$ 、 $qSWP-Lb-1$ 、 $qSW-B1-1$ 、 $qSW-B2-1$ 、 $qSW-D1b-1$ 、 $qSW-H-1$ 、 $qSW-H-2$ 、 $qSW-I-2$ 、 $qSW-Lb-1$ 和 $qSW-Ma-1$) 在 2 a 或 2 个世代稳定表达, $qEPP-H-1$ 、 $qEPP-Lb-1$ 和 $qSWP-Lb-1$ 的增效等位基因来源于野生大豆。研究结果为野生大豆优异等位基因的发掘、栽培大豆遗传基础的拓宽以及大豆产量分子标记辅助育种提供理论依据。

关键词:野生大豆;荚粒相关性状;QTL 定位

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2012)03-0333-08

Mapping QTLs for Yield Related Traits in Wild Soybean (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.)

KAN Gui-zhen, TONG Zhen-feng, HU Zhen-bin, ZHANG Dan, ZHANG Guo-zheng, YU De-yue

(Soybean Research Institute, Nanjing Agricultural University, National Center for Soybean Improvement, National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095, Jiangsu, China)

Abstract: The objective of our study was to map quantitative trait loci (QTL) of yield related traits from *G. soja* that could improve the soybean. $F_{2:3}$ and $F_{2:4}$ populations (316 lines) were derived from a cross between *Glycine soja* ‘Jiangpuyeshengdou-5’ and *Glycine max* ‘Nannong 06-17’. Three seed and pod traits including effective pods per plant (EPP), seed weight per plant (SWP) and 100-seed weight (SW) of 2008 $F_{2:3}$, 2009 $F_{2:3}$ and 2009 $F_{2:4}$ were mapped by composite interval mapping (CIM) and mixed-model-based composite interval mapping (MCIM). Twenty-seven QTLs were detected by CIM. Eighteen additive-dominant QTLs and thirteen pairs of epistatic QTLs were detected by MCIM. Seventeen QTLs were detected by CIM and MCIM. Twelve QTLs ($qEPP-H-1$, $qEPP-Lb-1$, $qSWP-La-1$, $qSWP-Lb-1$, $qSW-B1-1$, $qSW-B2-1$, $qSW-D1b-1$, $qSW-H-1$, $qSW-H-2$, $qSW-I-2$, $qSW-Lb-1$ and $qSW-Ma-1$) were stably detected in two years or in two generations. There were three QTLs: $qEPP-H-1$, $qEPP-Lb-1$ and $qSWP-Lb-1$, with positive effects from wild soybean. These results can provide a theoretical basis for excavating excellent genes, broadening cultivated soybean genetic basis and molecular marker assisted breeding of yield.

Key words: *G. soja*; Seed and pod traits; QTL analysis

大豆是重要的粮食和经济作物,其产量是典型的复杂数量性状,受到产量因子、环境因素等诸多因素影响^[1-3]。目前,栽培大豆的高产育种受到遗传基础狭窄的瓶颈限制^[4],应用传统育种方法进行遗传改良已经越来越困难。大量研究表明大豆荚粒相关性状是重要的产量构成因子^[1-2],多花多荚是决定大豆丰产性的重要因素^[5]。野生大豆是栽培大豆的近缘野生种,野生大豆的单株结荚数一般为 400 ~ 500 个,最多可达 4 000 个荚,而栽培大豆

只有很少一部分品种能超过 100 个,超过 200 个的基本没有。野生大豆的这种高种子繁殖系数是栽培大豆无法比拟的^[6]。野生大豆与栽培大豆的亲缘关系较近,易于杂交,遗传物质容易交流。因此,利用 QTL 作图方法挖掘和利用野生大豆中的高产优异基因是拓宽栽培大豆产量遗传基础的有效途径^[5,7]。

据大豆数据库 Soybase (<http://www.soybase.org>) 上显示,检测到的大豆产量相关性状的 QTL 超

收稿日期:2012-03-12

基金项目:国家重点基础研究发展计划项目(2010CB125906);南京农业大学青年科技创新基金(KJ2011004)。

第一作者简介:阚贵珍(1978-),女,讲师,在读博士,研究方向为大豆分子遗传育种。E-mail:kanguizhen@njau.edu.cn。

通讯作者:喻德跃(1965-),男,教授,博士生导师,研究方向为植物分子遗传与生物技术。E-mail:dyyu@njau.edu.cn。

过350个,几乎覆盖所有的连锁群,但是利用野生大豆进行产量相关性状尤其是荚粒性状的研究相对较少,只有少量研究报道鉴定了增效等位基因来源于野生大豆资源的产量相关性状 QTL^[8-10]。Concibido 等利用高代回交方法得到栽培大豆 HS-1 和野生大豆 PI407305 的 BC₂ 分离群体(265 个家系),并构建遗传图谱,在此基础上,定位了 1 个提高产量的 QTL,其加性效应来自野生大豆 PI407305。2 a 多点的试验表明在这个 QTL 位点含有野生大豆 PI407305 单倍型家系的产量平均比不含有野生大豆 PI407305 单倍型家系的产量高 9.4%。在栽培大豆 HS-1 的遗传背景下,有野生大豆 PI407305 单倍型家系的产量平均比不含有野生大豆 PI407305 单倍型家系的产量高 8%。Concibido 等又在 6 个不同优异栽培大豆遗传背景下进一步验证该 QTL 的效应,有 2 个遗传背景的结果与栽培大豆 HS-1 的遗传背景的结果一致,结果表明在此位点,含有野生大豆 PI407305 单倍型家系的产量平均提高了 9.0%^[8]。Wang 等以栽培大豆 IA2008 为轮回亲本,野生大豆 PI468916 为供体亲本,构建了 57 ~ 112 个不等家系共 468 个家系的 5 个 BC₂F₄ 群体,在这 5 个群体中对产量、熟期、株高及倒伏性进行 QTL 鉴定,共检测到 1 个倒伏性 QTL、4 个熟期 QTL、5 个株高 QTL 和 8 个产量 QTL,其中 4 个产量 QTL 的增效等位基因来自野生大豆 PI468916^[9]。Li 等以栽培大豆 7499 为轮回亲本,野生大豆 PI245331 为供体亲本,构建了 BC₂F₄ 群体 A 和群体 B,群体 A 用于 QTL 检测,群体 B 用于 QTL 验证。通过 3 个环境在群体 A 中检测到 11 个产量及产量成分相关的 QTL,其中 1 个产量 QTL 在 3 个环境中均检测到。该位点与连锁群 A 标记 Satt511 紧密连锁,这个位点来自野生大豆的等位基因具有把产量由 191 kg·hm⁻² 增加到 235 kg·hm⁻² 的加性效应。通过群体 B 验证,在标记 Satt511 位点上拥有野生大豆 PI245331 等位基因的纯系产量较拥有栽培大豆 7499 等位基因的纯系产量高 6.3%,同时还检测到 1 个加性效应为 1 d 的灌浆期 QTL 和成熟期 QTL^[10]。

该研究利用复合区间作图方法(CIM)^[11]和混合线性模型复合区间作图方法(MCIM)^[12],对江浦野生豆-5 和南农 06-17 杂交衍生的 F_{2:3}、F_{2:4} 家系的单株有效荚数、单株粒重和百粒重 3 个荚粒相关性

状进行 QTL 分析,以期获得稳定的且增效等位基因来自野生大豆的 QTL,为野生大豆优异等位基因的发掘、栽培大豆遗传基础的拓宽以及大豆产量的分子标记辅助育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以野生大豆江浦野生豆-5 为母本,栽培大豆南农 06-17 为父本杂交所得的 316 个衍生 F_{2:3} 家系、F_{2:4} 家系。父母本材料均由国家大豆改良中心提供。

1.2 试验设计与性状调查

试验于 2008 年和 2009 年在南京农业大学国家大豆改良中心江浦试验站进行,母本江浦野生豆-5、F_{2:3} 家系、F_{2:4} 家系均为穴播,株距 40 cm,行距 50 cm,父本南农 06-17 带尺点播,株距 10 cm,行距 50 cm,亲本每年种植。F_{2:3} 和 F_{2:4} 家系随机区组法种植,1 行区,2 次重复。成熟时,按单株收获,室内测定单株有效荚数(EPP)、单株粒重(SWP)和百粒重(SW)3 个荚粒相关性状^[13]。百粒重的测定为随机选取 100 粒大豆种子称重,重复 3 次。

1.3 QTL 定位分析

所用的遗传图谱为江浦野生豆-5 和南农 06-17 杂交 F₂ 群体构建的遗传图谱^[14]。QTL 作图方法为 QTL Cartographer V 2.5 软件的复合区间作图技术(CIM; <http://statgen. ncsu. edu/qtlcart/>)^[11]和 Network2.1 软件即混合线性模型复合区间作图方法(MCIM)^[12]。CIM 法使用标准模型 6,步长为 1 cM,采用向前回归法搜寻 QTL,LOD 值大于 3.0 作为 QTL 存在的阈值,置信区间根据 LOD 值的峰值两侧下降 1 个 LOD 值而确定^[11]。在 MCIM 方法中,1 000 次排列组合,候选区域的基因组扫描、单个 QTL 的检测及 QTL 效应的显著水平设置均为 0.05,通过 MCMC (Monte Carlo Markov Chain) 算法检测 QTL 的效应,迭代 50 000 次。同一性状在同一连锁群上,相邻 LOD 峰值点距离小于 20 cM 认为是相同的 QTL^[15]。

2 结果与分析

2.1 群体的表型分析

从表 1 可以看出,母本单株有效荚数、单株粒重和百粒重的均值分别为 463.12、19.21 和 2.25 g,父本单株有效荚数、单株粒重和百粒重的均值分别为 93.54、21.33 和 12.60 g,父母本的单株有效荚数和百粒重有极显著差异,单株粒重有显著差异,这

为荚粒性状 QTL 的检测提供了良好的遗传背景。从荚粒相关性状表型数据参数(表 1)和频率分布图(图 1)可以看出,不同世代各家系间的表型值均呈连续性分布,并存在不同程度的表型变异,杂交后代群体的表型变异范围大,变异范围随着世代的增

加而减小。例如,单株有效荚数 2008 年 $F_{2:3}$ 的变异范围为 53.50 ~ 440.50,2009 年 $F_{2:3}$ 的变异范围为 30.00 ~ 496.30,2009 年 $F_{2:4}$ 的变异范围为 68.10 ~ 377.40。3 个荚粒相关性状均属于多基因控制的数量性状(图 1),可以进行 QTL 分析研究。

表 1 亲本及群体荚粒性状表型数据参数

Table 1 Parameters of seed and pod traits in soybean parents, $F_{2:3}$ and $F_{2:4}$ populations

世代 Generation	单株有效荚数 EPP		单株粒重 SWP/g		百粒重 SW/g	
	Mean \pm SE	Range	Mean \pm SE	Range	Mean \pm SE	Range
母本 Female	463.12 \pm 19.20	75.00-1002.00	19.21 \pm 0.98	1.50-44.65	2.25 \pm 0.03	1.08-4.42
父本 Male	93.54 \pm 3.11	20.00-178.00	21.33 \pm 0.92	4.34-50.30	12.56 \pm 0.22	6.99-16.98
2008 $F_{2:3}$	241.71 \pm 3.43	53.50-440.50	25.89 \pm 0.36	5.06-63.95	5.63 \pm 0.05	3.90-10.11
2009 $F_{2:3}$	241.29 \pm 3.98	30.00-496.30	21.97 \pm 0.36	3.11-44.05	5.35 \pm 0.05	2.31-11.22
2009 $F_{2:4}$	198.52 \pm 2.96	68.10-377.40	17.62 \pm 0.26	7.96-34.25	5.20 \pm 0.05	3.08-11.34

EPP:Effective pod number per plant;SWP;Seed weight per plant; SW;100-seed weight;the same below.

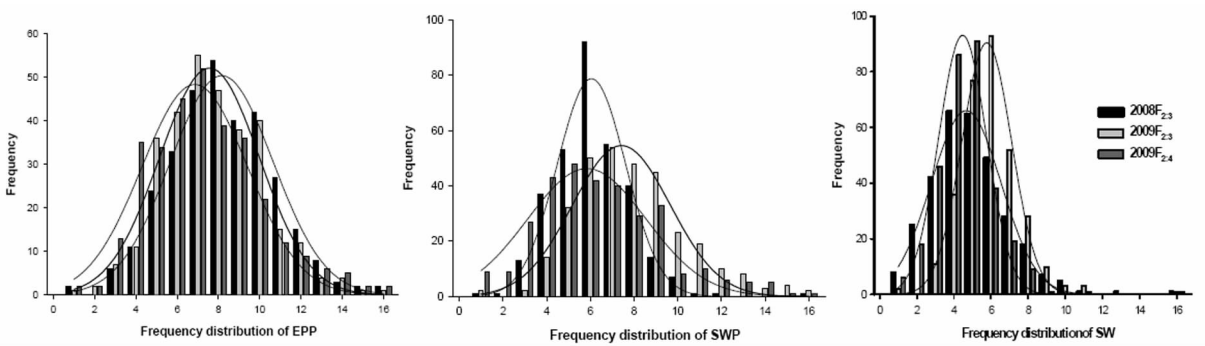


图 1 群体荚粒相关性状频率分布图

Fig. 1 Frequency distribution of seed and pod traits of soybean in $F_{2:3}$ and $F_{2:4}$ populations

2.2 荚粒性状的相关分析

2008 年 $F_{2:3}$ 、2009 年 $F_{2:3}$ 和 2009 年 $F_{2:4}$ 群体的荚粒相关性状的简单相关分析结果如表 2 所示。2008 年 $F_{2:3}$ 的单株有效荚数与单株粒重表现为极显著正相关,与百粒重为极显著负相关,单株粒重和百粒重相关未达到显著水平;2009 年 $F_{2:3}$ 和 2009 年 $F_{2:4}$ 单株有效荚数与单株粒重、单株粒重和百粒重均表现为极显著正相关,单株有效荚数与百粒重表现为极显著负相关。结果表明单株有效荚数、百粒重与单株粒重存在密切关联性,这与前人结果一致^[1],这些产量构成因子可供育种表型相关选择的参考^[16]。

2.3 利用 CIM 方法检测到的荚粒性状 QTL

利用 CIM 方法,对 2008 年 $F_{2:3}$ 家系和 2009 年 $F_{2:3}$ 、 $F_{2:4}$ 家系的 3 个荚粒相关性状进行 QTL 检测,

共检测到 27 个荚粒性状相关的 QTL(表 3),其中单株有效荚数 8 个,单株粒重 4 个及百粒重 15 个。

表 2 荚粒性状的相关分析

Table 2 Correlation analysis of seed and pod traits

年份和世代 Year	性状 Trait	EPP	SWP
2008 $F_{2:3}$	SWP	0.811 **	
	SW	-0.310 **	0.075 ^{ns}
2009 $F_{2:3}$	SWP	0.790 **	
	SW	-0.331 **	0.111 **
2009 $F_{2:4}$	SWP	0.764 **	
	SW	-0.289 **	0.170 **

** 表示在 0.01 水平显著,ns 表示不显著。

**, significant at 0.01 probability levels; ns, not significant.

表 3 CIM 方法检测的荚粒性状的 QTL
Table 3 QTLs of seed and pod traits by CIM

性状 Traits	年份与世代 Year and generation	QTLs	标记区间 MI	置信区间 CI	峰值位置 PP	LOD	加性效应 A	显性效应 D	贡献率 R ² (%)
单株有效荚数 EPP	2009F _{2:3}	<i>qEPP-B2-1</i>	Satt066-Satt534	14.9-38.1	22.79	3.41	-22.51	3.64	4.99
	2009F _{2:4}	<i>qEPP-C2-1</i>	Satt134-Satt658	95.3-102.7	98.73	4.31	-21.42	7.13	7.28
	2009F _{2:3}	<i>qEPP-D1b-1</i>	Satt579-Satt604	94.9-97.9	97.41	5.06	-24.22	-0.07	5.58
	2008F _{2:3}	<i>qEPP-H-1^a</i>	Satt568-Sat_334	6.3-26.0	16.01	7.45	-36.25	22.12	17.29
	2009F _{2:4}	<i>qEPP-H-1^a</i>	Satt568-Sat_334	11.5-38.3	24.01	4.06	-21.85	11.80	8.51
	2009F _{2:3}	<i>qEPP-I-1</i>	Satt102-GNE132	85.2-107.0	101.00	3.52	-19.79	-20.37	3.25
	2008F _{2:3}	<i>qEPP-J-1</i>	Satt529-Satt380	42.7-50.4	45.96	3.11	-13.33	-3.56	2.25
	2008F _{2:3}	<i>qEPP-Lb-1^b</i>	Satt664-GMES4367	42.1-56.6	50.13	6.88	-24.68	-2.17	8.66
	2009F _{2:3}	<i>qEPP-Lb-1^b</i>	Satt678-Satt664	31.7-39.9	34.82	14.69	-45.53	9.20	21.76
	2009F _{2:4}	<i>qEPP-Lb-1^b</i>	Satt678-Satt664	25.6-39.7	34.82	9.42	-24.54	-2.89	11.11
单株粒重 SWP	2009F _{2:3}	<i>qEPP-O-1</i>	Sat_190-Satt153	120.1-134.1	126.07	3.59	-24.75	26.67	5.83
	2009F _{2:4}	<i>qSWP-A1-1</i>	Satt211-Sat_271	90.2-102.2	98.21	3.20	1.64	0.10	6.08
	2009F _{2:3}	<i>qSWP-Eb-1</i>	Satt452-Satt369	24.8-31.1	25.11	3.13	-0.18	-1.69	0.02
	2008F _{2:3}	<i>qSWP-Lb-1^a</i>	Satt678-Satt664	30.7-56.1	38.82	3.14	-1.71	-0.35	3.71
	2009F _{2:3}	<i>qSWP-Lb-1^a</i>	Satt076-Satt678	12.9-29.6	24.14	7.69	-2.87	-0.52	9.51
	2009F _{2:3}	<i>qSWP-La-1^a</i>	Sat_187-Sat_320	60.3-64.1	61.72	5.06	2.56	-2.24	8.77
百粒重 SW	2009F _{2:4}	<i>qSWP-La-1^a</i>	Satt652-Sat_187	48.6-65.6	60.74	3.27	1.66	-0.96	6.50
	2008F _{2:3}	<i>qSW-B1-1^b</i>	Sat_348-Sct_026	65.3-88.5	80.03	6.25	0.41	-0.22	11.83
	2009F _{2:3}	<i>qSW-B1-1^b</i>	Sat_348-Sct_026	76.0-90.0	82.03	3.10	0.33	-0.05	5.91
	2009F _{2:4}	<i>qSW-B1-1^b</i>	Sat_247-Sat_348	53.3-85.7	67.06	3.54	0.36	-0.18	8.23
	2008F _{2:3}	<i>qSW-B2-1^b</i>	Satt020-Satt474	0.0-4.0	2.01	7.04	0.39	-0.07	10.92
	2009F _{2:3}	<i>qSW-B2-1^b</i>	Satt020-Satt474	0.0-4.0	2.01	4.77	0.40	-0.21	9.40
	2009F _{2:4}	<i>qSW-B2-1^b</i>	Satt020-Satt474	0.0-5.5	2.01	6.95	0.43	-0.07	12.33
	2008F _{2:3}	<i>qSW-C1-1</i>	Satt646-Satt718	18.942.3	37.9	4.51	0.20	0.12	2.77
	2008F _{2:3}	<i>qSW-C2-1</i>	Sat_336-Satt457	1.3-27.1	10.01	3.76	0.28	-0.12	5.97
	2008F _{2:3}	<i>qSW-D1b-1^a</i>	Satt604-Satt005	93.8-98.2	97.48	3.74	0.24	-0.01	4.20
百粒重 SW	2009F _{2:4}	<i>qSW-D1b-1^a</i>	Satt644-Satt600	98.2-102.8	100.8	3.41	0.26	-0.04	4.57
	2008F _{2:3}	<i>qSW-Fb-1</i>	Satt425-GNE023	0.0-23.2	0.01	3.38	0.12	0.13	1.16
	2008F _{2:3}	<i>qSW-H-1^a</i>	Satt568-Sat_334	10.6-28.5	18.01	10.36	0.56	-0.35	23.30
	2009F _{2:3}	<i>qSW-H-1^a</i>	Satt568-Sat_334	0-29.0	14.01	3.20	0.32	-0.09	5.86
	2008F _{2:3}	<i>qSW-H-2^a</i>	Sat_334-Satt314	33.8-43.8	37.77	8.75	0.44	-0.35	14.00
	2009F _{2:4}	<i>qSW-H-2^a</i>	Sat_334-Satt314	40.6-50.5	41.77	4.53	0.34	-0.29	7.58
	2008F _{2:3}	<i>qSW-I-1</i>	Satt496-Satt270	24.8-44.2	35.94	3.00	0.30	0.02	6.06
	2008F _{2:3}	<i>qSW-I-2^b</i>	Satt330-Satt102	85.4-97.0	91.81	8.06	0.35	0.35	8.20
	2009F _{2:3}	<i>qSW-I-2^b</i>	Satt330-Satt102	82.1-93.8	89.81	8.05	0.65	0.20	23.15
	2009F _{2:4}	<i>qSW-I-2^b</i>	Satt330-Satt102	87.8-97.0	93.81	5.95	0.52	0.09	16.55
	2009F _{2:4}	<i>qSW-J-1</i>	Satt686-Satt406	51.7-61.2	55.07	3.25	0.23	-0.06	4.08
	2008F _{2:3}	<i>qSW-K-1</i>	Satt242-Satt260	0.2-6.5	4.01	4.22	0.31	0.03	6.43
	2009F _{2:3}	<i>qSW-La-1</i>	Sat_408-L1	7.2-12.6	10.01	3.11	0.80	0.14	25.36
	2009F _{2:3}	<i>qSW-Lb-1^a</i>	Satt076-Satt678	20.1-30.8	26.14	3.45	0.34	-0.17	6.63
	2009F _{2:4}	<i>qSW-Lb-1^a</i>	Satt076-Satt678	22.0-40.8	30.14	3.95	0.28	-0.08	5.93
	2008F _{2:3}	<i>qSW-Ma-1^a</i>	Sat_316-Satt220	26.8-38.6	32.13	3.47	0.33	-0.17	7.14
	2009F _{2:4}	<i>qSW-Ma-1^a</i>	Satt636-Satt536	40.5-46.9	44.54	3.22	0.31	-0.09	5.68

a 表示 QTL 在 2 a 或 2 个世代稳定表达;b 表示 QTL 在 2 a 2 个世代稳定表达;加性效应值为负值,表示 QTL 的增效等位基因来自江浦野生豆-5;加性效应值为正值,表示 QTL 的增效等位基因来自南农 06-17。

a: QTL detected in two years or two generations;b: QTL detected in two years and two generations; Additive effect value is negative, positive alleles of QTL were from Jiangpu wild soybean-5; Additive effect value is positive, positive alleles of QTL were from Nannong 06-17.

8 个单株有效荚数 QTL 中,相对稳定表达的 QTL 是 *qEPP-H-1* 和 *qEPP-Lb-1*。*qEPP-H-1* 在 2008 年 $F_{2:3}$ 和 2009 年 $F_{2:4}$ 都检测到,在 H 连锁群上标记区间为 Satt568-Sat_334;位于 Lb 连锁群上的 *qEPP-Lb-1* 在 2008 年检测到的标记区间为 Satt664-GMES4367,峰值位置为 50.13 cM,2009 年检测到的标记区间为 Satt678-Satt664,峰值位置为 34.82 cM,峰值位置的差距小于 20 cM,可认为是同一 QTL,*qEPP-Lb-1* 在 2008 年和 2009 年 2 a 的 $F_{2:3}$ 、 $F_{2:4}$ 共同检测到;*qEPP-H-1* 和 *qEPP-Lb-1* 的加性效应均来自母本野生大豆,贡献率分别 8.51% ~ 17.29%、8.66% ~ 21.76%。4 个单株粒重 QTL 中,位于 Lb 和 La 连锁群上 *qSWP-Lb-1* 和 *qSWP-La-1* 是相对稳定表达的 QTL。*qSWP-Lb-1* 在 2008 和 2009 年 $F_{2:3}$ 都检测到,标记区间不同,分别为 Satt678-Satt664 和 Satt076-Satt678,其加性效应均来自母本野生大豆,贡献率分别 3.71% 和 9.51%;*qSWP-La-1* 在 2009 年的 $F_{2:3}$ 、 $F_{2:4}$ 共同检测到,标记区间也不同,分别为 Sat_187-Sat_320 和 Satt652-Sat_187,其加性效应均来自父本栽培大豆南农 06-17,贡献率分别 8.77%

和 6.50%。15 个百粒重 QTL 中,*qSW-D1b-1*、*qSW-H-2* 和 *qSW-Ma-1* 在 2008 年 $F_{2:3}$ 和 2009 年 $F_{2:4}$ 都稳定表达;*qSW-H-1* 在 2008 年和 2009 年 2 a 的 $F_{2:3}$ 稳定表达;位于 Lb 连锁群上的 *qSW-Lb-1* 在 2008 年 $F_{2:3}$ 和 2009 年 $F_{2:4}$ 均能检测到;*qSW-B1-1*、*qSW-B2-1* 和 *qSW-I-2* 在 2008 年和 2009 年 2 a 的 $F_{2:3}$ 、 $F_{2:4}$ 共同检测到;稳定表达的百粒重 QTL 在不同年份或不同世代的标记区间相同或者不同,其加性效应均来自父本栽培大豆南农 06-17,贡献率分别为 4.20% 和 4.57%、14.00% 和 7.58%、7.14% 和 5.68%、23.30% 和 5.86%、6.63% 和 5.93%、5.91% ~ 11.83%、9.40% ~ 12.33% 及 8.20% ~ 23.15%。

2.4 利用 MCIM 方法检测到的荚粒性状 QTL

利用 MCIM 方法,对 2 a 2 个世代的 3 个荚粒相关性状进行 QTL 分析,共检测到 18 个 QTL(单株有效荚数 4 个、单株粒重 3 个和百粒重 11 个),分别位于 13 个连锁群上;检测 13 对上位性 QTL(单株有效荚数 1 对、单株粒重 2 对和百粒重 10 对),分别位于 14 个连锁群(表 4、表 5)。

表 4 MCIM 方法检测的荚粒性状的主效 QTL
Table 4 Main QTLs of seed and pod traits by MCIM

性状 Traits	QTLs	标记区间 MI	位置 Position	加性效应 A	贡献率 $h_a^2\%$	显性效应 D	贡献率 $h_d^2\%$	AE2	贡献率 $h_{ae2}^2\%$
单株有效荚数	<i>qEPP-C2-1</i>	Satt134-Satt658	99.7	15.07 **	2.82	6.98	0.23	0.00	0.02
EPP	<i>qEPP-D1b-1</i>	Satt604-Satt005	97.5	10.33 **	2.40	1.09	0.00	7.27	0.62
	<i>qEPP-H-1</i>	Satt568-Sat_334	14.0	22.85 **	2.97	2.11	0.00	-7.28	0.40
	<i>qEPP-Lb-1</i>	Satt678-Satt664	36.8	29.95 **	11.62	0.51	0.00	9.41 *	0.90
单株粒重	<i>qSWP-A1-1</i>	Satt200-Satt211	86.4	-1.29 **	1.75	-0.86 *	0.16	0.00	0.01
SWP	<i>qSWP-La-1</i>	Sat_187-Sat_320	61.7	-1.08 **	1.01	-1.13 **	1.15	-0.43	0.21
	<i>qSWP-Lb-1</i>	Satt076-Satt678	25.1	2.15 **	3.79	-0.44	0.06	0.84 *	0.57
百粒重	<i>qSW-B1-1</i>	Sat_348-Sat_026	77.0	-0.25 **	4.65	-0.13 **	0.54	0.00	0.00
SW	<i>qSW-B2-1</i>	Satt474-Satt066	10.5	-0.28 **	3.93	-0.32 **	1.51	0.00	0.00
	<i>qSW-C2-1</i>	Sat_336-Satt457	10.0	-0.10 **	2.07	-0.04	0.02	0.01	0.06
	<i>qSW-D1b-1</i>	Satt644-Satt600	100.8	-0.18 **	2.26	-0.07	0.19	0.00	0.05
	<i>qSW-Fb-1</i>	Satt425-GNE023	25.0	-0.19 **	3.13	0.18 **	0.25	0.00	0.01
	<i>qSW-H-1</i>	Satt568-Sat_334	10.0	-0.27 **	6.27	0.08	0.01	0.02	0.05
	<i>qSW-H-3</i>	Satt142-Satt181	74.6	-0.16 **	3.32	-0.20 **	0.72	0.00	0.11
	<i>qSW-I-2</i>	Satt330-Satt102	88.8	-0.46 **	6.22	-0.03	0.14	-0.01	0.07
	<i>qSW-K-1</i>	Satt242-Satt260	2.0	-0.19 **	2.39	0.00	0.08	0.00	0.04
	<i>qSW-Lb-1</i>	Satt076-Satt678	28.1	-0.19 **	3.39	-0.09 *	0.07	-0.02	0.19
	<i>qSW-Ma-1</i>	Satt636-Satt536	43.5	-0.22 **	3.10	-0.03	0.02	0.00	0.04

AE:加性效应与环境世代的互作效应; ** 表示在 0.01 水平显著, * 表示在 0.05 水平上显著;加性效应值为正值,表示 QTL 的增效等位基因来自江浦野生豆-5;加性效应值为负值,表示 QTL 的增效等位基因来自南农 06-17。

AE:the predicted additive by environment(generation) interaction effect; **, significant at 0.01 probability level; *, significant at 0.05 probability level; Additive effect value is positive, positive alleles of QTL were from Jiangpu wild soybean-5; Additive effect value is negative, positive alleles of QTL were from Nannong 06-17.

表 5 MCIM 方法检测的荚粒性状的上位性 QTLs
Table 5 Epistatic QTLs of seed and pod traits by MCIM

性状 Traits	QTL_i QTL_j	位置 position_i position_j	AA	贡献率 $h_{aa}^2\%$	AD	贡献率 $h_{ad}^2\%$	DA	贡献率 $h_{da}^2\%$	DD	贡献率 $h_{dd}^2\%$
单株有效荚数	<i>qEPP-D1b-1</i>	97.5	14.35 **	1.09	-16.22 **	0.59	1.64	0.00	-15.77	0.30
EPP	<i>qEPP-Lb-1</i>	36.8								
单株粒重	<i>qSWP-A2-1</i>	80.2	-0.12	0.01	-1.66 **	1.16	1.65 **	0.78	0.34	0.02
SWP	<i>qSWP-H-1</i>	69.8								
	<i>qSWP-H-2</i>	45.5	2.04 **	2.29	-0.35	0.15	-1.10 *	0.39	-1.26	0.26
	<i>qSWP-O-1</i>	83.5								
百粒重	<i>qSW-B1-1</i>	77.0	0.15 **	0.47	0.25 **	0.84	0.01	0.04	0.30 **	0.47
SW	<i>qSW-Lb-1</i>	28.1								
	<i>qSW-B2-1</i>	10.5	-0.24 **	0.71	-0.13	0.05	-0.09	0.04	0.24	0.05
	<i>qSW-H-1</i>	10.0								
	<i>qSW-B2-1</i>	10.5	-0.03	0.07	-0.15	0.22	0.34 **	0.79	0.10	0.18
	<i>qSW-I-2</i>	88.8								
	<i>qSW-C2-1</i>	10.0	-0.11	0.22	-0.50 **	0.39	-0.01	0.01	0.12	0.01
	<i>qSW-Ma-1</i>	43.5								
	<i>qSW-H-3</i>	74.6	0.09	0.28	-0.21 **	0.47	0.29 **	0.31	-0.14	0.09
	<i>qSW-K-1</i>	2.0								
	<i>qSW-K-1</i>	2.0	0.15 **	0.59	-0.06	0.00	0.34 **	0.95	0.47 **	0.48
	<i>qSW-Lb-1</i>	28.1								
	<i>qSW-Lb-1</i>	28.1	0.03	0.11	0.05	0.03	0.17 *	0.18	0.58 **	0.78
	<i>qSW-Ma-1</i>	43.5								
	<i>qSW-A2-1</i>	6.0	-0.07	0.01	-0.21 **	1.08	0.17 *	0.57	0.06	0.06
	<i>qSW-D1b-2</i>	182.1								
	<i>qSW-D2-1</i>	56.0	0.01	0.01	-0.35 **	2.15	-0.04	0.01	0.05	0.01
	<i>qSW-Fa-1</i>	0.0								
	<i>qSW-N-1</i>	0.03	-0.24 **	0.83	0.18	0.16	-0.35 **	1.13	-0.65 **	1.47
	<i>qSW-O-1</i>	9.7								

AA:加性效应与加性效应的互作效应;AD:加性效应与显性效应的互作效应;DA:显性效应与加性效应的互作效应;DD:显性效应与显性效应的互作效应;**表示在0.01水平显著,*表示在0.05水平上显著。

AA:the estimated additive by additive effect;AD:the estimated additive by dominance effect;DA:the estimated dominance by additive effect;DD:the estimated dominance by dominance effect;** :significant at 0.01 probability levels; * :significant at 0.05 probability levels.

检测到4个与单株有效荚数有关的加性显性QTL,分别为*qEPP-C2-1*、*qEPP-D1b-1*、*qEPP-H-1*和*qEPP-Lb-1*,其增效等位基因均来自母本江浦野生豆-5,加性效应解释的遗传变异为2.40%~11.62%。*qEPP-C2-1*、*qEPP-D1b-1*和*qEPP-H-1*的加性和显性效应与环境世代的互作效应未达显著水平,*qEPP-Lb-1*受到环境世代影响,具有显著的加性效应与环境世代的互作效应,其贡献率为0.90%。*qEPP-Lb-1*与*qEPP-D1b-1*具有上位性效应,主要是达到极显著水平的加性-加性互作效应和加性-显性互作效应,解释的遗传变异为1.09%和0.59%,*qEPP-Lb-1*与*qEPP-D1b-1*的上位性效应不受环境世代影响。

3个与单株粒重相关的QTL中,*qSWP-Lb-1*的增性效应来自于母本江浦野生豆-5,受到环境世代的影响,加性效应所解释的遗传变异为3.79%,*qSWP-A1-1*和*qSWP-La-1*的增效效应来源于父本栽培大豆南农06-17,加性效应所解释的遗传变异为

1.75%和1.01%。2对上位性QTL,*qSWP-A2-1*和*qSWP-H-1*具有极显著水平的加性-显性和显性-加性互作效应,贡献率为1.16%和0.78%,*qSWP-H-2*和*qSWP-O-1*具有极显著水平的加性-加性互作效应和显性-加性互作效应,贡献率为2.29%和0.39%,这2对上位性QTL不受环境世代的影响。

与百粒重相关的QTL可分为3类:一是加性效应、显性效应的QTL(2个),分别为*qSW-D1b-1*和*qSW-Fb-1*;二是加性效应、显性效应和上位性效应的QTL(9个),分别为*qSW-B1-1*、*qSW-B2-1*、*qSW-C2-1*、*qSW-H-1*、*qSW-H-3*、*qSW-I-2*、*qSW-K-1*、*qSW-Lb-1*和*qSW-Ma-1*;这2类QTL均由来自父本栽培大豆南农06-17的等位基因起增效作用,不受环境世代的影响,加性效应解释的遗传变异为2.07%~6.27%。三是只具有上位性效应的QTL(4个),分别为*qSW-A2-1*、*qSW-D2-1*、*qSW-N-1*和*qSW-O-1*。针对上位性QTL来讲,10对上位性QTL与环境的互作效应均没达到显著水平,达到显著水平的效应

值及所解释的遗传变异见表 5;其上位性效应并不完全是单个 QTL 间的互作,存在互作网络现象^[14],如 *qSW-Lb-1* 与 *qSW-B1-1*、*qSW-K-1* 和 *qSW-Mb-1*, *qSW-B2-1* 与 *qSW-H-1*、*qSW-I-1* 之间都有互作效应。

2.5 CIM 方法和 MCIM 方法共同检测到的荚粒性状 QTL

利用 CIM 方法和 MCIM 方法共同检测到 17 个荚粒性状 QTL(单株有效荚数 4 个、单株粒重 3 个和百粒重 10 个),其中 *qEPP-H-1*、*qEPP-Lb-1*、*qSWP-Lb-1*、*qSWP-La-1*、*qSW-B1-1*、*qSW-B2-1*、*qSW-D1b-1*、*qSW-H-1*、*qSW-H-2*、*qSW-I-2*、*qSW-Lb-1* 和 *qSW-Ma-1* 共 12 个荚粒性状 QTL,在 2 a 或 2 个世代都能稳定表达,其中 *qEPP-H-1*、*qEPP-Lb-1* 和 *qSWP-Lb-1* 的加性效应来自于母本野生大豆,其余 9 个 QTL 的增效等位基因来源于栽培大豆。这些稳定表达的荚粒性状 QTL 主要分布在 H、L 连锁群上,存在 QTL 成簇现象,与前人结果一致^[3,9]。

3 讨 论

该研究利用 CIM 和 MCIM 2 种作图方法共同检测到在不同年份不同世代稳定表达的 12 个荚粒性状 QTL,单株有效荚数相关的 QTL 2 个,单株粒重相关的 QTL 2 个,单株粒重相关的 QTL 8 个,这些稳定表达的 QTL 具有一定的可靠性,有助于精细定位和分子标记辅助育种^[11]。单株有效荚数相关的 QTL 在前人^[2,3,17-19]的研究中已有报道,所在的连锁群主要是 A2、B1、C1、C2、E、F、G、I、O 连锁群。该研究中 *qEPP-D1b-1*、*qEPP-H-1* 和 *qEPP-Lb-1* 与前人结果不一致,*qEPP-C2-1* 与周蓉等^[3]报道的一致,*qEPP-C2-1* 的标记区间为 Satt134 ~ Satt658,周蓉等报道的 2 个连锁标记分别为 Satt277、Satt489、Satt134 和 Satt277 之间的距离为 5.25 cM, Satt658 和 Satt489 之间的距离为 0.23 cM;单株粒重的 *qSWP-La-1* 和 *qSWP-Lb-1* 与前人结果不一致,位于 A 连锁的单株粒重 QTL 与陈庆山等^[17]的报道一致,但陈庆山等检测到的连锁标记 Satt300 与该研究的标记区间 Satt200 ~ Satt211 不一致。至于百粒重 QTL 所在的连锁群在以前研究中都有报道(<http://www.soybase.org>),位于 B1 连锁群上的百粒重 QTL (*qSW-B1-1*),两侧标记为 Sat_348 和 Set_026,在公共图谱上的位置为 73.77 cM 和 84.19 cM,李灿东等^[2]检测的位于 B1 连锁群上的百粒重 QTL 两侧标记为 Satt597 和 Satt583,在公共图谱上的位置是 71.97 cM 和 78.13 cM;位于 B2 连锁群的 *qSW-B2-1* 与 Cocibido 等^[8]所报道的 QTL 连锁标记均为 Satt066;

位于 C2 连锁群和 I 连锁群上的 *qSW-C2-1* 和 *qSW-I-2* 与周蓉等^[3]报道的百粒重 QTL 区间一致;*qSW-Fb-1* 和 *qSW-H-3* 分别与 Mian 等^[20]和 Kabelka 等^[21]报道的 QTL 相同,*qSW-H-1* 则是首次报道;位于 L 连锁群上的百粒重 QTL 则在多篇文献中报道^[22-24],汪霞等利用 Meta 分析对 L 连锁群上的百粒重 QTL 进行一致性分析,认为 L 连锁群上的一致性 QTL 置信区间为 69.16 ~ 70.54 cM^[11],该研究中的 *qSW-Lb-1* 在公共图谱上的置信区间为 61.35 ~ 70.2 cM,二者结果相似。

在现代育种进程中,由于选择育种、盲目引种以及少数优良品种的不合理应用,导致了作物产量的遗传基础越来越狭窄,应用野生资源能有效地拓宽作物产量的遗传基础^[5]。水稻和番茄通过高代回交方法从野生近缘种中鉴定出提高产量的基因^[5]。野生大豆中一些优良性状如小粒、高蛋白、高叶黄素、耐脱水已鉴定出,控制坚硬种皮、繁殖和形态学性状、蛋白含量、脂肪酸含量、蔗糖含量、胞囊线虫抗性、驯化性状、耐盐等性状的 QTL 在野生大豆中已有报道^[25-32]。关于增效等位基因来源于野生大豆产量相关性状的 QTL 也有报道^[8-10]。Concibido 等报道 1 个位于 B2 连锁群来源于野生资源的产量 QTL^[8];Wang 等鉴定出 4 个增效等位基因来源于野生资源的产量 QTL,分别位于 C2、E、K 和 M 连锁群^[9];Li 等检测到来源于野生资源的分别位于 A2、F、L 连锁群的产量、鼓粒期、株高 QTL^[10]。该研究稳定表达的 QTL 中鉴定出 3 个增效等位基因来源于野生资源的 QTL,分别为位于 B1、H、L 连锁群的 *qEPP-H-1*、*qEPP-Lb-1* 和 *qSWP-Lb-1*,与前人报道的连锁群不一致,这可能是由于研究材料与性状不同所造成的。

在大多数情况下,已经鉴定出的源于野生大豆的有用 QTL 已经存在于栽培大豆种质资源中^[30]。Sebolt 等报道从野生大豆鉴定出的高蛋白 QTL^[33]存在于高蛋白栽培大豆资源中^[27]。Concibido 等鉴定出在若干遗传背景下有增效效应的产量 QTL,并且野生大豆的等位基因已经存在于若干背景中,或者是这个等位基因需要上位性互作的其它基因^[8]。另外,Yue 等报道来源于野生大豆的 2 个抗胞囊线虫的 QTL^[34]也存在于栽培大豆种质资源中^[30]。因此该研究检测到的 3 个增效等位基因源于野生大豆的稳定表达的 QTL 还需利用不同的种间或种内群体在不同的环境中进一步验证。另外,这 12 个 QTL 只是初步定位的结果,置信区间较大,很难直接应用于育种实践,因此需要利用精细定位、Meta 分析等其它方法对这些初定位点进一步研究。

参考文献

- [1] 李莹. 大豆品种产量构成因素的研究[J]. 大豆科学, 1984, 3(3):209-214. (Li Y. Studies on the yield constitutive factors in soybean varieties[J]. Soybean Science, 1984, 3(3):209-214.)
- [2] 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):1091-1100. (Li C D, Jiang H W, Zhang W B, et al. QTL analysis of seed and pod traits in soybean[J]. Molecular Plant Breeding, 2008, 6(6):1091-1100.)
- [3] 周蓉, 王贤智, 陈海峰, 等. 大豆倒伏性及其相关性状的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2009, 35(1):57-65. (Zhou R, Wang X Z, Chen H F, et al. QTL analysis of lodging and related traits in soybean[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(1):57-65.)
- [4] 李向华, 王克晶, 李福山, 等. 野生大豆(*Glycine soja*)研究现状与建议[J]. 大豆科学, 2005, 24(4):305-309. (Li X H, Wang K J, Li F S, et al. Research progress of wild soybean (*G. soja*) and suggestion for improving its effective utilization and protection[J]. Soybean Science, 2005, 24(4):305-309.)
- [5] Tanksley S D, McCouch S R. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild[J]. Science, 1997, 277:1063-1066.
- [6] 董英山. 中国野生大豆研究进展[J]. 吉林农业大学学报, 2008, 30(4):394-400. (Dong Y S. Advances of research on wild soybean in China [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2008, 30(4):394-400.)
- [7] Andersson M S, Carmen de Vicente M. Gene flow between crops and their wild relatives[M]. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2009:465-481.
- [8] Concibido V C, Vallee B L, McIaird P, et al. Introgression of a quantitative trait locus for yield from *Glycine soja* into commercial soybean cultivars [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106:575-582.
- [9] Wang D, Graef G L, Procopiuk A M, et al. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108:458-467.
- [10] Li D D, Pfeiffer T W, Cornelius P L. Soybean QTL for yield and yield components associated with *Glycine soja* alleles[J]. Crop Science, 2008, 48:571-581.
- [11] 汪霞, 徐宇, 李广军, 等. 大豆百粒重 QTL 定位[J]. 作物学报, 2010, 36(10):1674-1682. (Wang X, Xu Y, Li G J, et al. Mapping quantitative trait loci for 100-seed weight in soybean(*Glycine max* L. Merr.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(10):1674-1682.)
- [12] Yang J, Zhu J, Williams R W. Mapping the genetic architecture of complex traits in experimental populations [J]. Bioinformatics, 2007, 23:1527-1536.
- [13] 邱丽娟, 常汝镇. 大豆种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006:13-24. (Qiu L J, Chang R Z. Description and data standard for soybean(*Glycine* spp.) [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006:18-24.)
- [14] 阚贵珍, 胡振宾, 童振峰, 等. 大豆生育期相关性状 QTL 定位[J]. 大豆科学, 2012, 31(1):1-8. (Kan G Z, Hu Z B, Tong Z F, et al. Mapping QTLs for growth period related traits in soybean [J]. Soybean Science, 2012, 31(1):1-8.)
- [15] Salvi S, Tuberosa R. To clone or not to clone plant QTLs: present and future challenges [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10:297-304.
- [16] 陈美霞, 祁建民, 方平平, 等. 红麻 6 个重要产量性状的 QTL 定位[J]. 中国农业科学, 2011, 44(5):874-883. (Chen M X, Qi J M, Fang P P, et al. QTL mapping of six yield traits in Kenaf[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(5):874-883.)
- [17] 陈庆山, 张忠臣, 刘春燕, 等. 大豆主要农艺性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(1):41-47. (Chen Q S, Zhang Z C, Liu C Y, et al. QTL analysis of major agronomic traits in soybean[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(1):41-47.)
- [18] 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 X Z, 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.)
- [19] 黄中文, 赵团结, 喻德跃, 等. 大豆产量有关性状 QTL 的检测[J]. 中国农业科学, 2009, 42(12):4155-4165. (Huang Z W, Zhao T J, Yu D Y, et al. Detection of QTLs of yield related traits in soybean [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(12):4155-4165.)
- [20] Mian M A R, Bailey M A, Tamulonis J P, et al. Molecular markers associated with seed weight in two soybean populations[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93(7):1011-1016.
- [21] Kabelka E A, Diers B W, Fehr W R, et al. Putative alleles for increased yield from soybean plant introduction [J]. Crop Science, 2004, 44:784-791.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] Keim P, Diers B W, Shoemaker R C. Genetic analysis of soybean hard seediness with molecular markers[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1990, 79:465-469.
- [26] LeRoy A R, Fehr W R, Cianzio S R. Introgression of genes for small seed size from *Glycine soja* into *G. max* [J]. Crop Science, 1991, 31:693-697.
- [27] 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.
- [28] Diers B W, Shoemaker R C. Restriction fragment length polymorphism analysis of soybean (oil) fatty acid content [J]. Journal of the American Oil Chemists Society, 1992, 69:1242-1244.
- [29] Maughan P J, Saghai M A, Buss G R. Identification of quantitative trait loci controlling sucrose content in soybean (*Glycine max*) [J]. Molecular Breeding, 2000, 6:105-111.
- [30] Wang D, Arelli P R, Shoemaker R C, et al. Loci underlying resistance to Race 3 soybean cyst nematode in *Glycine soja* plant introduction 468916 [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103:561-566.
- [31] Liu B H, Fujita T, Yan Z H, et al. QTL mapping of domestication-related traits in soybean (*Glycine max*) [J]. Annals of Botany, 2007, 100:1027-1038.
- [32] Hamwieh A, Xu D H. Conserved salt tolerance quantitative trait locus (QTL) in wild and cultivated soybean [J]. Breeding Science, 2008, 58:355-359.
- [33] Sebolt A M, Shoemaker R C, Diers B W. Analysis of a quantitative trait locus allele from wild soybean that increases seed protein concentration in soybean [J]. Crop Science, 2000, 40(5):1438-1444.
- [34] Yue P, Arelli P R, Slepner D A. Molecular characterization of resistance to *Heterodera glycines* in soybean PI 438489B [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 102:921-928.