

## 用高世代回交群体定位大豆荚粒性状的 QTL 及上位性分析

毛彦芝<sup>1,2,3</sup>, 蒋洪蔚<sup>1,2</sup>, 刘春燕<sup>2</sup>, 辛大伟<sup>1</sup>, 车京玉<sup>1,2,3</sup>, 胡国华<sup>2</sup>, 陈庆山<sup>1</sup>

(1. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 黑龙江省农垦科研育种中心, 黑龙江 哈尔滨 150090; 3. 黑龙江省农业科学院 克山分院, 黑龙江 克山 161606)

**摘要:**为进一步利用野生大豆资源,挖掘大豆荚粒性状关键基因,以黑龙江省大面积种植推广的绥农 14 为轮回亲本,野生种 ZYD00006 为供体亲本进行多代回交和自交,得到 157 株 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 株系,对其单株荚数、单株粒数、分枝数、单株粒重和百粒重进行相关性分析,并利用基于混合线性模型的 QTL network 2.0 软件和遗传搭车原理的卡方测验两种方法进行 QTL 定位,同时采用 QTL network 进行了上位性分析。结果表明:单株荚数和单株粒数都与单株粒重、分枝数极显著正相关,与百粒重极显著负相关。用两种方法共检测到 4 个单株荚数 QTL,分别定位在 B2, D1a, G 和 N 连锁群上; 5 个单株粒数 QTL,分别定位在 F, J, D2 和 K 连锁群上,其中定位在 F 连锁群上的 Satt425 ~ Satt663 用两种方法都可以检测到。单株荚数和单株粒数上位性分析均检测到 3 对互作位点。

**关键词:**高世代回交群体;单株荚数;单株粒数;遗传搭车原理;QTL 定位

**中图分类号:**S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2014.04.0467

## QTL Mapping and Epistasis Analysis of Pods per Plant and Seeds per Plant with an Advanced Backcross Population

MAO Yan-zhi<sup>1,2,3</sup>, JIANG Hong-wei<sup>1,2</sup>, LIU Chun-yan<sup>2</sup>, XIN Da-wei<sup>1</sup>, CHE Jing-yu<sup>1,2,3</sup>, HU Guo-hua<sup>2</sup>, CHEN Qing-

(1. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. Land Reclamation Research & Breeding Centre of Heilongjiang, Harbin 150090, China; 3. Keshan Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Keshan 161606, China)

**Abstract:** One hundred and fifty-seven BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> plants were constructed with Suinong 14 as recurrent parent and wild soybean ZYD00006 as donor parent in order to utilize the wild soybean germplasm and find the key genes on pod and seed. Pods per plant, seeds number per plant, branches, seeds weight per plant, and 100-seed weight were investigated. Correlation among those traits were analyzed with SPSS software. QTL and epistasis effects for pods per plant and seeds per plant were test by QTL network software 2.0 and chi-square analysis based on genetic hitchhiking. The result showed that pods per plant and seeds per plant were very significantly positive correlated with seeds weight per plant and branches, very negative correlated with 100-seed weight. A total of 4 QTLs related with pods per plant were detected on B2, D1a, G, and N linkage group with those two methods. Five QTLs related with seeds per plant were tested on F, J, D2, and K linkage group, and the interval Satt425-Satt663 on F linkage group could be detected by two methods. Three interaction locus were test for pods per plant and seeds per plant, respectively.

**Key words:** Advanced backcross populations; Pods per plant; Seeds per plant; Genetic hitchhiking; QTL mapping

快速有效地挖掘具有稳产特性的基因型材料是培育高产大豆品种的有效途径。单株荚数和单株粒数是大豆诸多产量构成因素中主要的性状。很多研究表明单株荚数和单株粒数与大豆单株产量呈正相关<sup>[1-3]</sup>。因此,合理提高大豆单株荚数、增加单株粒数可以有效提高大豆单产。

随着分子标记技术的发展,大豆很多农艺性状相关的 QTL 被定位。目前,单株粒数的定位研究相对较少,单株荚数主要定位在 B1、O 和 C2 连锁群上<sup>[4-7]</sup>。与此同时,一些研究者利用重组自交系群

体分别对 1, 2, 3 和 4 粒荚数进行了定位研究,结果表明 1 粒荚数主要分布在 A2、D1b 和 N 连锁群上, 2 粒荚数主要分布在 B1、J 和 N 连锁群上, 3 粒荚数主要分布在 A1 和 I 连锁群上, 4 粒荚数主要分布在 E 和 H 连锁群上<sup>[8]</sup>。

QTL 定位常用的群体有两种:一种是暂时性群体,如 F<sub>2</sub> 和 BC<sub>1</sub> 等;另一种为永久性群体,如加倍单倍体群体和重组自交系。这两种群体统称为平衡群体<sup>[9]</sup>。以上的大豆荚数的定位都是用重组自交系群体,即平衡群体进行定位的。用这种群体进行

收稿日期:2014-02-24

基金项目:教育部新世纪优秀人才支撑计划(NECT-1207-01);黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD201213);现代农业产业技术体系(CARS-04-02A);黑龙江省博士后基金(LBH-Z12035);中国博士后基金(2012M520030);黑龙江省高校长江后备支持计划项目(2014CJHB004)。

第一作者简介:毛彦芝(1979-),女,博士,主要从事大豆遗传分析及分子辅助育种研究。E-mail:kshpotato@163.com。

通讯作者:陈庆山(1973-),男,博士,教授,主要从事大豆生物技术研究。E-mail:qshchen@126.com;

胡国华(1951-),男,博士,研究员,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:hugh757@vip.163.com。

定位一般精确度不高,也很难发现微效的 QTL。高世代回交 QTL 分析法(advanced backcross QTL analysis, AB-QTL)可以很明确地判断 QTL 的真实性,更有利于进行精细定位。从育种角度分析,高世代回交群体多次自交后就可以从群体中选择目标性状的植株,通过鉴定可以育成品种。

高世代回交群体多采用遗传搭车效应(hitchhiking effect)也称为选择牵连效应进行分析。此方法的原理是在作物的原始自然选择和育种工作的长期人工选择的过程中,基因组中一些承受强选择作用的基因在群体中的多样性显著降低,同时这些基因附近区域的遗传多样性也明显下降。在遗传学中将这种对个别基因的选择导致其侧翼区域遗传多样性降低的现象称之为选择牵连效应<sup>[10]</sup>。

本研究采用 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 群体进行荚粒数的 QTL 定位,为进一步精细定位打下基础,同时也为分子辅助育种提供信息,为常规育种提供材料。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供体亲本为野生大豆 ZYD00006,受体(轮回亲本)绥农 14 为黑龙江省主栽大面积推广品种,2006 年以绥农 14 为母本与供体杂交获得杂种 F<sub>1</sub>,F<sub>1</sub> 再与轮回亲本回交 3 个世代获得 BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub>,再自交 2 代得到 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 的共 157 个株系。

### 1.2 表型数据的获得及超亲个体的选择

2011 年将 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub> 种子按株系播种于黑龙江省农垦科研育种基地试验田,2 m 行长,行距 50 cm,株距 10 cm。2011 年 10 月每个株行单株收获,同时收获

亲本绥农 14 共 40 株,进行室内考种。记录单株荚数、单株粒数、分枝数、单株粒重和百粒重表型数据。

超亲个体的选择:参考曾庆力等<sup>[11]</sup>的方法,设定“平均值±标准差”为标准,小于或大于标准都为超亲个体。

### 1.3 基因型分析

2011 年 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub> 世代的植株个体幼苗长出 4~5 片三出复叶时,挂牌单株取叶片,分别提取其基因组 DNA,从本研究室已筛选的双亲间存在多态性并在大豆的 20 条连锁群均匀分布的 SSR 标记共 121 对,对 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub> 的 195 个株系进行 SSR 标记检测。

### 1.4 数据分析及 QTL 定位方法

相关性分析选用 SPSS.19 软件。利用“遗传搭车作图”的方法检测等位基因频率的显著变化,并结合图示基因型定位控制荚粒性状的相关位点,显著水平为 0.05,同时采用基于混合线性模型的 QTL network 2.0 软件进行定位、遗传效应和上位性分析,显著性水平 0.05。利用 CSSL Finder 软件对 SSR 标记得到的基因型数据进行分析,检测片段导入情况。

## 2 结果与分析

### 2.1 荚粒性状间的相关性分析

由表 1 可知,单株荚数和单株粒数与大豆分枝数和百粒重都极显著相关。单株荚数与分枝数相关性最大,相关系数为 0.684。单株粒数与单株粒重的相关性最大,相关系数为 0.625。单株荚数和单株粒数都与百粒重呈极显著负相关(表 1)。

表 1 回交群体中几个大豆农艺性状的相关性分析

Table 1 Correlation analysis among the agronomic traits in BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> population

性状 Trait	单株荚数 Pods per plant	单株粒数 Seeds per plant	分枝数 Branches	单株粒重 Seeds weight per plant
单株粒数 Seeds per plant	0.595 **			
分枝数 Branches	0.684 **	0.585 **		
单株粒重 Seeds weight per plant	0.663 **	0.625 **	0.596 **	
百粒重 100-seed weight	-0.370 **	-0.350 **	-0.172 *	0.01

\*\* 在 0.01 水平(双侧)上显著相关; \* 在 0.05 水平(双侧)上显著相关。

\*\* Correlation is significant at the 0.01 level(2-tailed); \* Correlation is significant at the 0.05 level(2-tailed).

### 2.2 超亲株系分析

经过对获得的 157 株 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 株系和 40 株绥农 14 轮回亲本的单株荚数和单株粒数的考种数据进行分析,确定单株荚数超亲株系的荚数值为大于 97。本试验选择单株荚数大于绥农 14 的超亲个体 41 株,同时选择随机群体 41 株。确定单株粒数超

亲株系的值为大于 225,共选择出超亲个体 37 株,同时选择随机群体 37 株。

### 2.3 供体亲本导入片段分析

染色体代换系群体用 CSSL Finder 软件分析 157 个株系的供体片段导入情况。结果表明:每个株系平均携带 5.77 个纯合导入片段,覆盖大豆基因组的 4.97%。基因背景的恢复率为 90.22%。杂合

导入片段为 4.78%,0.1% 为缺失。

## 2.4 两种方法 QTL 定位结果分析

用 QTL network 软件,单株荚数共检测到 2 个主效 QTL,分布在 D1a 和 N 连锁群上,解释表型变异率分别为 4.42% 和 3.98%。检测到的 2 个 QTL,一个加性效应为正值,一个为负值,其中加性效应最大的为 Sct\_195 ~ Satt152,加性效应值为 10.88。单株粒数也检测到 2 个主效 QTL,分布在 F 和 J 连锁群上,贡献率分别为 4.73% 和 4.82%。加性效应值

分别为 -35.88 和 -22.56。

采用遗传搭车原理的卡方检测也检测到 2 个单株荚数 QTL,分布在 B2 和 G 连锁群上,检测到 5 个单株粒数的 QTL 位点,分布在 D2, F 和 K 三个连锁群上。

从 QTL 定位结果看两种方法检测到同一个单株粒数的 QTL,区间为 Satt425 ~ Satt663,分布在 F 连锁群上。单株荚数性状两种方法没有检测到相同的 QTL 位点(表 3)。

表 2 利用 QTL network 定位的单株荚数和单株粒数主要 QTL

Table 2 Main QTLs of pods per plant and seeds per plant detected by QTL network

性状 Trait	连锁群 Group	标记 Marker	加性效应 Additive effect	贡献率 h <sup>2</sup> (a)/%
单株荚数 Pods per plant	D1a	Satt531 ~ Satt548	-6.91	4.42
	N	Sct_195 ~ Satt152	10.88	3.98
单株粒数 Seeds per plant	F	Satt425 ~ Satt663	-35.88	4.73
	J	Satt621 ~ Satt547	-22.56	4.82

表 3 遗传搭车原理的卡方测验检测到的单株荚数和单株粒数显著性标记

Table 3 The significant locus detected by  $\chi^2$  test on genetic hitch-hiking

性状 Trait	QTL 定位 QTL mapping			频率 Frequency		$\chi^2$ 值 (SP/RP) $\chi^2$ value
	标记 Marker	连锁群 Group	区间 Range/cM	随机群体 Random population (RP)	选择群体 Selective population (SP)	
单株荚数 Pods number per plant	AW620774	B2	27.61 ~ 56.82	0.06	0.13	3.84
	AW734137	G	6.372 ~ 29.92	0.15	0.26	3.94
单株粒数 Seeds number per plant	Satt135	D2	5.94 ~ 26.92	0.14	0.26	4.58
	Satt425	F	5.32 ~ 28.05	0.09	0.20	4.59
	Satt663	F	21.72 ~ 36.49	0.09	0.23	6.29
	Satt544	K	7.17 ~ 23.22	0.01	0.05	4.59
	Satt552	K	21.68 ~ 38.69	0.01	0.05	6.29

## 2.5 上位性检测结果分析

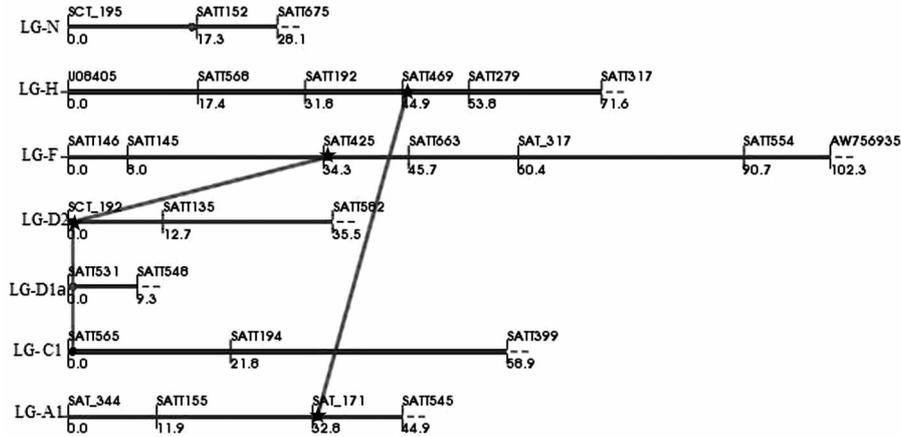
用 QTL network 软件检测了加性 × 加性上位性交互效应 QTL,共检测到了 3 对单株荚数上位效应位点,上位效应值分别为 9.62,12.97 和 -8.79,位点 Sat\_171 ~ Satt545 与 Satt469 ~ Satt279 和位点 Satt565 ~ Satt194 与 Sct\_192 ~ Satt135 的上位效应值为正,为亲本型大于重组型,位点 Sct\_192 ~ Satt135 与 Satt425 ~ Satt663 效应值为负,为重组型大于亲本型。上位性效应贡献率分别为 3.41%、2.66% 和 0.11% (表 4,图 2)。共检测到 3 对单株粒数上位效

应位点,位点 AW620774 ~ Satt687 与 AW734137 ~ Satt594 的上位效应值为 -10.87,为重组型大于亲本型,位点 Satt548 ~ Satt468 与 Satt250 ~ Satt336 和位点 Satt669 ~ Sat\_001 与 Satt152 ~ Satt675 的上位效应为正,亲本型大于重组型。上位性效应的贡献率分别为 1.64%、5.88% 和 2.96% (表 4,图 3)。

单株荚数上位性结果显示,D2 连锁群上的位点 Sct\_192 ~ Satt135 与 C1 和 F 连锁群上的位点都有上位效应(表 4)。

表4 单株荚数和单株粒数的上位效应  
Table 4 Epistasis effects for pods per plant and seeds per plant

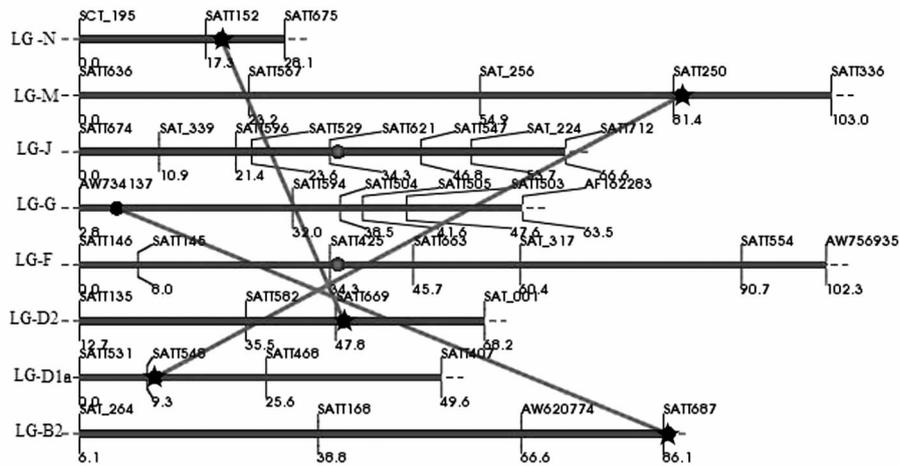
性状 Trait	连锁群 Group	标记 Marker	连锁群 Group	标记 Marker	上位效应 AA	贡献率 H <sup>2</sup> (aa)/%
单株荚数 Pods per plant	A1	Sat_171 ~ Satt545	H	Satt469 ~ Satt279	9.62	3.41
	C1	Satt565 ~ Satt194	D2	Set_192 ~ Satt135	12.97	2.66
	D2	Set_192 ~ Satt135	F	Satt425 ~ Satt663	-8.79	0.11
单株粒数 Seeds per plant	B2	AW620774 ~ Satt687	G	AW734137 ~ Satt594	-10.87	1.64
	D1a	Satt548 ~ Satt468	M	Satt250 ~ Satt336	22.65	5.88
	D2	Satt669 ~ Sat_001	N	Satt152 ~ Satt675	19.15	2.96



● 加性效应; ★ 没有加性效应; — 上位性效应。  
● Additive effect; ★ No additive effect; — Epistatic effect.

图2 单株荚数的上位效应图

Fig. 2 Epistasis effects for pods per plant



● 加性效应; ★ 没有加性效应; — 上位性效应。  
● Additive effect; ★ No additive effect; — Epistatic effect.

图3 单株粒数的上位效应图

Fig. 3 Epistasis effects for seeds per plant

### 3 结论与讨论

#### 3.1 野生资源亲本的利用

野生大豆是栽培大豆的祖先,品质性状特异<sup>[12]</sup>,多荚是野生大豆一个很显著的特点,野生大

豆单株结荚数一般为400~500个,多的可达4000个<sup>[13]</sup>。而栽培大豆结荚数多集中在60~80个,很少一部分能达到100个。野生大豆还有多分枝、抗逆和高蛋白等优良特性。同时,野生大豆与栽培大豆的亲缘关系较近,杂交很容易成功,能得到变异

很大的材料。很多研究者已经利用野生大豆培育品种或者进行大豆农艺性状的 QTL 定位<sup>[14-19]</sup>。

### 3.2 高世代回交群体的应用

回交是常规育种常用的方法,主要用在一些只需要对个别性状进行改良的育种过程中。本试验选择用回交群体做基因定位一方面可以定位到一些与大豆主要农艺性状相关的基因,另一方面在构建群体的同时,待群体稳定,可以同时选择出一批优良的目标材料,作为育种材料的储备。

作物 QTL 初级定位常用的群体主要有 F<sub>2</sub>、永久群体、回交群体(BC)和加倍单倍体群体(DH)<sup>[20]</sup>,每种作图群体都有各自的优缺点。本试验选择的多代回交群体,两亲本杂交后再进行多代回交,有利于产生更小的携带供体亲本基因片段,为后续精细定位奠定基础。

### 3.3 QTL 定位方法的选择

一般对于多次回交和自交的群体的定位采用双向方差分析<sup>[21]</sup>、遗传搭车原理的卡方测验<sup>[22]</sup>和 WinQTL Cartographer 软件等方法进行 QTL 定位<sup>[23]</sup>。QTL network 软件是浙江大学研究开发的用于定位和图示化多环境下的复杂性状多基因遗传体系,该软件目前适用于 F<sub>2</sub>、BC(回交一代)、RI、RIX 以及 BC<sub>n</sub>F<sub>n</sub>(多次回交和自交)等试验群体。目前用此软件做 BC<sub>n</sub>F<sub>n</sub>(多次回交和自交)群体的 QTL 定位的很少。本试验采用此软件对 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 群体进行定位并做上位性分析,同时采用经典的遗传搭车原理的卡方测验进行定位,把用此软件定位的结果与经典方法进行比较。从两种方法定位的结果看,单株荚数两种方法没有定位到相同的结果,单株粒数定位到了相同的结果。这样进一步确定了此软件可以应用于高世代回交群体的定位中。

### 3.4 定位结果与前人结果比较

黄中文等<sup>[6]</sup>利用重组自交系群体两年试验共检测到了 1 个荚粒数 QTL,定位在 O 连锁群上,2 个荚数 QTL 定位在 B1 和 A2 连锁群上。王智贤等<sup>[24]</sup>检测到 1 个单株荚数 QTL 位于 O 连锁群上。陈庆山等<sup>[25]</sup>将单株荚数 QTL 定位在 C2 和 O 连锁群上。Zhang 等<sup>[26]</sup>用条件 QTL 和非条件 QTL 方法分别在 D1a、N、A1、A2、B1、E、J、G、L、I 连锁群上检测到荚数 QTL,可以看出前人的研究把单株荚数定位在 A1、A2、B1、C2、D1a、E、J、G、L、I、N 和 O 共 12 个连锁群上,单株粒数定位在 O 连锁群上。在本试验中单株荚数定位在 B2、G、D1a 和 N 连锁群上,B2 连锁群上定位到单株荚数 QTL 与前人研究结果不同,其他荚数定位结果与前人研究的相同。单株粒数定

位在 D2、F、K、J 连锁群上,在 O 连锁群上未发现荚粒数相关 QTL,前人做此性状定位的也很少,有待进一步研究验证。

## 4 结 论

本研究利用基于遗传搭车原理的卡方测验和 QTL network 2.0 软件做了大豆荚数和粒数的遗传定位分析,用两种方法共检测到 4 个单株荚数 QTL,分别定位在 B2、D1a、G 和 N 连锁群上,5 个单株粒数 QTL,分别定位在 F、J、D2 和 K 连锁群上,其中定位在 F 连锁群上的 Satt425 ~ Satt663 用两种方法都可以检测到。单株荚数和单株粒数上位性分析均检测到 3 对互作位点。相关性分析结果表明单株荚数和单株粒数两个性状与单株粒重和分枝数极显著正相关,与百粒重极显著负相关。

## 参考文献

- [1] 张富厚,郑跃进,侯典云,等. 大豆荚粒性状对单株产量的效应分析[J]. 安徽农业科学,2006,34(15):3632-3633. (Zhang F H,Zheng Y J,Hou D Y,et al. Analysis on the effect of pod traits on yield of soybean[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2006,34(15):3632-3633.)
- [2] 申忠宝,王建丽,潘多锋,等. 大豆单株产量与主要农艺性状的灰色关联度分析[J]. 中国农学通报,2012,28(33):75-77. (Shen Z B,Wang J L,Pan D F,et al. Grey correlation degree analysis of soybean yield and main agronomic traits[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin,2012,28(33):75-77.)
- [3] 单彩云,魏玉光,张延军,等. 黑龙江省大豆主栽品种主要性状灰色关联度分析[J]. 大豆科学,2009,28(5):945-948. (Shan C Y,Wei Y G,Zhang Y J,et al. Grey correlation degree analysis of the main traits of main varieties in Heilongjiang[J]. Soybean Science,2009,28(5):945-948.)
- [4] Sun D,Li W,Zhang Z,et al. Quantitative trait loci analysis for the developmental behavior of soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Theoretical and Applied Genetics,2006,112(4):665-673.
- [5] 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.
- [6] 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. QTL mapping for soybean yield traits[J]. Scientia Agricultura Sinica,2009,42(12):4155-4165.)
- [7] Zhang D,Cheng H,Wang H,et al. Identification of genomic regions determining flower and pod numbers development in soybean (*Glycine max* L.) [J]. Journal of Genetics and Genomics,2010,37(8):545-556.
- [8] 高静瑶,刘春燕,蒋洪蔚,等. 多环境下大豆单株荚数性状的 QTL 分析[J]. 中国油料作物学报,2012,34(1):1-7. (Gao J Y,Liu C Y,Jiang H W,et al. QTL analysis of pod number per plant in soybean under multiple locations [J]. China Journal of Oil Crop

- Sciences,2012,34(1):1-7.)
- [9] 严长杰,顾铭洪.高代回交 QTL 分析与水稻育种[J].遗传,2000,22(6):419-422.(Yan C J,Gu M H.QTL analysis and genetic breeding of rice in advanced backcross population[J].Genetic,2000,22(6):419-422.)
- [10] 张学勇,童依平,游光霞,等.选择牵连效应分析:发掘重要基因的新思路[J].中国农业科学,2006,39(8):1526-1535.(Zhang X Y,Dong Y P,You G X,et al.Analysis of the hitchhiking effect;to explore new ideas[J].Scientia Agricultura Sinica,2006,39(8):1526-1535.)
- [11] 曾庆力,蒋洪蔚,刘春燕,等.利用高世代回交群体对大豆小粒性状的基因型分析及 QTL 定位[J].中国油料作物学报,2012,34(5):473-477.(Zeng Q L,Jiang H W,Liu C Y,et al.Genotype analysis and QTL mapping small seed size soybean with advanced backcross population[J].Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2012,34(5):473-477.)
- [12] Lee J D,Yu J K,Hwang Y H,et al.Genetic diversity of wild soybean (Sieb. and Zucc.) accessions from south korea and other countries[J].Crop Science,2008,48(2):606-616.
- [13] 阚贵珍,童振峰,胡振宾,等.野生大豆荚粒相关性状 QTL 定位[J].大豆科学,2012,31(3):333-340.(Kan G Z,Tong Z F,Hu Z B,et al.QTL analysis on wild soybean pod and seed traits[J].Soybean Science,2012,31(3):333-340.)
- [14] Sebolt A M,Shoemaker R C,Dieters 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.
- [15] Tuyen D D,Lal S K,Xu D H.Identification of a major QTL allele from wild soybean (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) for increasing alkaline salt tolerance in soybean[J].Theoretical and Applied Genetics,2010,121(2):229-236.
- [16] 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(3):458-467.
- [17] 朱俊义,杨光宇,赵凤娟,等.野生大豆抗盐解剖结构研究[J].东北师大学报:自然科学版,2004,35(4):105-108.(Zhu J Y,Yang G Y,Zhao F J,et al.Study on resistant salt structure of *Glycine soja*[J].Journal of Northeast Normal University:Natural Science Edition,2004,35(4):105-108.)
- [18] 郑惠玉,杨光宇,韩春风,等.利用野生大豆 (*G. soja*) 种质育成小粒大豆新品种“吉林小粒 1 号”的选育报告[J].吉林农业科学,1991(3):2.(Zheng H Y,Yang G Y,Han C F,et al.Breeding report on new soybean variety “Jilin xiaoli 1 with wild soybean (*G. soja*) germplasm[J].Jilin Agricultural Sciences,1991(3):2.)
- [19] 王荣昌.大豆栽培种与野生种种间杂种后代遗传变异研究[J].中国油料,1980(2):41-45.(Wang R C.Study on genetic variation of soybean cultivar and wild interspecific hybrids[J].Chinese Journal of Oil Crop,1980(2):41-45.)
- [20] 蒋洪蔚,刘春燕,高运来,等.作物 QTL 定位常用作图群体[J].生物技术通报,2008(S1):12-17.(Jiang H W,Liu C Y,Gao Y L,et al.Common mapping population of QTL mapping of crop[J].Biotechnology Bulletin,2008(S1):12-17.)
- [21] 陈冰嫻,石英尧,崔金腾.利用 BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> 高代回交群体定位水稻籽粒大小和形状 QTL[J].作物学报,2008,34(8):1299-1307.(Chen B R,Shi Y Y,Cui J T.QTL detection of grain size and shape with BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> advanced backcross population of rice (*Oryza sativa* L.)[J].Acta Agronomica Sinica,2008,34(8):1299-1307.)
- [22] 蒋洪蔚,李灿东,刘春燕,等.大豆导入系群体芽期耐低温位点的基因型分析及 QTL 定位[J].作物学报,2009,35(7):1268-1273.(Jiang H W,Li C D,Liu C Y,et al.Genotype analysis and QTL mapping for tolerance to low temperature in germination by introgression lines in soybean[J].Acta Agronomica Sinica,2009,35(7):1268-1273.)
- [23] 董华林,张晨昕,曾波,等.利用野生稻高代回交群体分析水稻农艺性状 QTL[J].华中农业大学学报,2009(6):645-650.(Dong H L,Zhang C X,Zeng B,et al.QTL mapping for agronomic trait of rice with wild rice advanced backcross population[J].Journal of Huazhong Agricultural University,2009(6):645-650.)
- [24] 王贤智.大豆产量相关性状的遗传与稳定性分析及 QTL 定位研究[D].北京:中国农业科学院研究生院,2008.(Wang X Z.Inheritance and stability analysis and QTL mapping of yield related traits in soybean[D].Beijing:Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences,2008.)
- [25] 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 mapping for main agricultural traits of soybean[J].Scientia Agricultura Sinica,2007,40(1):41-47.)
- [26] Zhang D,Cheng H,Wang H,et al.Identification of genomic regions determining flower and pod numbers development in Soybean (*Glycine max* L.)[J].Journal of Genetics and Genomics,2010,37:545-556.