

大豆籽粒氨基酸含量的 QTL 分析

陈 强,闫 龙,雷亚坤,张颖君,邸 锐,刘兵强,杨春燕,张孟臣

(河北省农林科学院 粮油作物研究所/国家大豆改良中心石家庄分中心/农业部黄淮海大豆生物学与遗传育种重点实验室/河北省遗传育种重点实验室,河北 石家庄 050035)

摘 要:以“冀豆 12 × 黑豆”构建的包含 186 个家系的 F₈代重组自交系(RIL)群体为材料,分析 16 种氨基酸含量,采用性状 - 标记间单向因素方差分析法(ANOVA)、复合区间作图法(CIM)和完备区间作图法(ICIM)对各氨基酸含量的相关 QTL 进行检测。结果表明:群体中各性状表型均呈现连续性正态分布并超亲分离。3 种方法共检测到谷氨酸、精氨酸、丝氨酸、丙氨酸、苯丙氨酸、异亮氨酸、天冬氨酸和赖氨酸含量相关的 14 个 QTL,分布于 B1、D1a、D1b、H、I、J 和 K 连锁群中,贡献率为 4.91% ~ 17.02%。其中完备区间作图法检测到的苯丙氨酸含量相关 QTL *qPhe-20-1* 贡献率最大为 17.02%,增效基因来自于黑豆,并且在该标记区间内利用复合区间作图法同时检测到与天冬氨酸、谷氨酸和赖氨酸含量相关的 QTL,分别为 *qAsp-20*、*qGlu-20*、*qLys-20*。位于 B1 连锁群中精氨酸含量相关的 QTL *qArg-11* 在性状 - 标记间单向方差分析和 ICIM 两方法中同时检测到,在 ICIM 中检测到其贡献率为 11.79%,增效基因来自于冀豆 12。

关键词:大豆;重组自交系;氨基酸含量;QTL
中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2015.04.0597

QTL Mapping of Seed Amino Acids Content in Soybean

CHEN Qiang, YAN Long, LEI Ya-kun, ZHANG Ying-jun, DI Rui, LIU Bing-qiang, YANG Chun-yan, ZHANG Meng-chen
(Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences/Shijiazhuang Branch of National Soybean Improvement Center/Huanghuaihai Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Soybean, Ministry of Agriculture/Hebei Laboratory of Crop Genetics and Breeding, Shijiazhuang 050035, China)

Abstract: A cross of Jidou 12 and Heidou was made to construct a recombinant inbred line of F₈ population which has 186 progenies as the experimental material. Correlation between 16 amino acid content were analysis in Shijiazhuang environment. ANOVA, CIM and ICIM were used to identify quantitative trait loci. The results showed that the distribution of 16 traits was continuous and normal distribution. Fourteen QTL were detected across three method about glutamic acid, arginine, serine, alanine, phenylalanine, isoleucine, aspartic acid and lysine, distributed at B1, D1a, D1b, H, I, J and K linkage group, contribution rate from 4.91% to 17.02%. *qPhe-20-1* had the highest contribution rate (17.02%), detected by ICIM, favorable alleles originate from Heidou. There were three QTL *qAsp-20*, *qGlu-20* and *qLys-20* detected by CIM in the same marker interval with *qPhe-20-1*. *qArg-11* was detected by ANOVA and ICIM, contribution rate was 11.79%, favorable alleles originate from Jidou 12. These results provide a theoretical basis for marker-assisted breeding and fine mapping.

Keywords: Soybean; RIL; Amino acid content; QTL

氨基酸广义上是指含有一个碱性氨基又含有一个酸性羧基的有机化合物,但一般的氨基酸则是指构成蛋白质的结构单位,在生物界中有 300 多种氨基酸,人类所需的氨基酸约有 22 种,其中 8 种为必需氨基酸在人体内无法自身合成,包括有赖氨酸(Lysine)、色氨酸(Tryptophan)、苯丙氨酸(Phenylalanine)、蛋氨酸或甲硫氨酸(Methionine)、苏氨酸(Threonine)、异亮氨酸(Isoleucine)、亮氨酸(Leucine)和缬氨酸(Valine);其它种类如甘氨酸(Glycine)、丙氨酸(Alanine)、组氨酸(Histidine)等则为

非必需氨基酸。不同动物所需的必需氨基酸种类不同^[1]。大豆由于其籽粒中蛋白含量丰富,大豆蛋白质中氨基酸的组成与牛奶蛋白质相近,除蛋氨酸略低外,其余必需氨基酸含量均较丰富,是人类和家畜的重要植物蛋白来源^[2]。随着加工业、食品业和畜牧业的发展,原料大豆的需求逐渐由混合型转为高油或高蛋白专用型,研究大豆蛋白中氨基酸的构成及遗传,对优化其必须氨基酸的构成、提高大豆的附加值而更好地适应未来市场需求有着重要意义。

收稿日期:2014-09-02
基金项目:国家现代农业产业技术体系(CARS-004-PS06);国家高技术研究发展计划“863 计划”(2012AA101106);河北省科技支撑计划(14226309D)。
第一作者简介:陈强(1987-),男,硕士,主要从事大豆分子数量遗传与育种研究。E-mail:chenqiangwsm@163.com。
通讯作者:张孟臣(1956-),男,研究员,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail:mengchenzhang@hotmail.com。

前人对大豆籽粒中氨基酸的组成、不同种类氨基酸间的相关性分析、组分间通径分析研究较多^[3-9],对不同种类氨基酸含量的 QTL 定位分析较少。研究发现,大豆种子蛋白质的氨基酸组成比较全面,主要组份是天冬氨酸、苯丙氨酸、缬氨酸,其次是甘氨酸、赖氨酸、亮氨酸。其中半胱氨酸和蛋氨酸的含量偏低,与总蛋白含量呈显著负相关。与大部分品质性状一样,大豆氨基酸含量为复杂的数量性状,受多基因控制,易受环境影响。直到 2006 年,Panthee 等^[10-11]首次检测了大豆蛋白中半胱氨酸、蛋氨酸和两种氨基酸之相关的 QTL 位点,其中检测到半胱氨酸相关 QTL 4 个,蛋氨酸相关 QTL 3 个,两氨基酸含量之和相关的 QTL 3 个。Warrington 等^[12]以 Benning × Danbaekkong 构建的重组自交系群体为材料,采用单因素方差分析和复合区间作图法定位到赖氨酸、苏氨酸等氨基酸相关 QTL 共 11 个。2013 年 Benjamin 等^[13]以 Essex × Williams 82 群体的 F_{5,9} 代 282 份重组自交家系为材料,利用 SNP 标记构建高密度遗传连锁图谱,采用复合区间作图法检测到丙氨酸、精氨酸、天冬氨酸等 17 种氨基酸含量相关 QTL 共 41 个,其中位于 F 连锁群 4.86 cM 处的标记 ss107917837 与丙氨酸、甘氨酸、蛋氨酸等 12 个氨基酸含量紧密连锁,40.69 cM 处的标记 ss107920654/ss107924336 与丙氨酸、精氨酸、络氨酸等 11 个氨基酸含量紧密连锁。

本研究以高蛋白品种冀豆 12 和半野生材料黑豆为亲本杂交构建的 F₈ 代重组自交系群体为材料,在石家庄环境条件下对大豆籽粒蛋白含量相关的 16 种氨基酸含量进行了 QTL 定位分析,为分子标记辅助育种及 QTL 的精细定位、相关基因克隆奠定了基础。

1 材料与方法

1.1 材料

以冀豆 12 和黑豆(编号为 ZDD03651)为亲本通过杂交和连续自交构建的 F₈ 代 186 个重组自交家系为材料。冀豆 12 由河北省农林科学院粮油作物研究所提供,经农业部谷物质量检测中心测定蛋白含量为 46.48%;黑豆为小粒地方半野生材料,两亲本间亲缘关系较远。

1.2 试验设计

2011 年该群体 186 个重组自交家系及双亲播种于石家庄堤上实验站。田间采用随机区组设计 3 次重复,3 m 行长,3 行区,行距 50 cm,株距 10 cm。待材料自然成熟后收获株行脱粒晾干。

1.3 表型值测定

参照“中华人民共和国国家标准 GB/T 5009.124-2003”中食品中氨基酸的测定方法,采用 Biochrom 30 氨基酸分析仪测定大豆籽粒中天冬氨酸(Asp)、苏氨酸(Thr)、丝氨酸(Ser)、谷氨酸(Glu)、甘氨酸(Gly)、丙氨酸(Ala)、半胱氨酸(Cys)、缬氨酸(Val)、蛋氨酸(Mat)、异亮氨酸(Ile)、亮氨酸(Leu)、络氨酸(Tyr)、苯丙氨酸(Phe)、组氨酸(His)、赖氨酸(Lys)、精氨酸(Arg)共 16 种氨基酸的含量,单位为 g·100 g⁻¹。每份材料各种氨基酸含量均采用 3 次重复测量。

1.4 统计分析

采用 SPSS 17.0 软件对各性状表型数据最大值、最小值、均值及方差分析等进行统计分析。

1.5 QTL 定位分析

本试验所用遗传连锁图谱由雷雅坤构建完成^[14]。QTL 的检测分别采用性状-标记间单向方差分析,复合区间作图法和完备区间作图法。性状-标记间单向方差分析在 SPSS 17.0 软件中完成,以 P≤0.01 为标准确定标记与性状连锁,如临近位点间图距小于 5 cM,则认为是同一 QTL。复合区间作图法在 WinQTL Cartographer V. 2.5^[15] 软件中完成,使用标准模型 6,步长为 1 cM,采用向前回归法搜寻 QTL,LOD>2.5 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。完备区间作图法在 IciMapping 2.0^[16] 软件中完成,在 ICIM 模块中,以 LOD>2.5 为阈值来判断 QTL 的存在。

2 结果与分析

2.1 表型变异

在 RIL 群体中,所测 16 种氨基酸含量大小依次为谷氨酸>天冬氨酸>精氨酸>亮氨酸>赖氨酸>苯丙氨酸>丝氨酸>缬氨酸>丙氨酸>异亮氨酸>甘氨酸>苏氨酸>络氨酸>组氨酸>蛋氨酸>半胱氨酸。谷氨酸含量在 RIL 群体中的最大值为 9.39 g·100 g⁻¹,半胱氨酸含量在 RIL 群体中的最小值为 0.10 g·100 g⁻¹。半胱氨酸含量的变异系数较大为 25.20%,表型变异范围为 0.1~0.4 g·100 g⁻¹,其次为蛋氨酸含量,变异范围为 0.31~0.81 g·100 g⁻¹,变异系数为 21.43%,其它氨基酸含量的变异系数大小为 8.35%~12.44%。各性状在 RIL 群体中的表型分布如表 1,可见各性状均有明显超亲分离现象,其中亮氨酸和异亮氨酸为超低亲分离,其余氨基酸含量则表现为超双亲分离。各性状表型在群体中表现呈现连续变异,表现为数量性状的特征。

表 1 群体及亲本表型变异情况
Table1 Phenotypic variation about RIL population and parents

氨基酸种类 AA	亲本 Parents		重组自交系群体 RIL population						
	冀豆 12	黑豆	最大值	最小值	均值	标准差	变异系数	峰度	偏度
	Jidou12	Heidou	Max.	Min.	Mean	S. D	CV/%	Kurt	Skew
天冬氨酸 Asp	5. 29	5. 24	5. 99	3. 04	4. 94	0. 48	9. 68	-0. 92	2. 12
苏氨酸 Thr	1. 68	1. 72	2. 00	1. 01	1. 67	0. 15	9. 21	-1. 21	2. 87
丝氨酸 Ser	1. 91	2. 07	2. 38	1. 17	2. 00	0. 20	10. 14	-1. 03	1. 87
谷氨酸 Glu	7. 90	8. 03	9. 39	4. 72	7. 73	0. 74	9. 54	-0. 96	1. 97
甘氨酸 Gly	1. 86	1. 84	2. 01	1. 10	1. 72	0. 16	9. 05	-1. 21	2. 42
丙氨酸 Ala	1. 89	1. 94	2. 18	1. 20	1. 86	0. 18	9. 69	-1. 10	2. 07
半胱氨酸 Cys	0. 24	0. 19	0. 40	0. 10	0. 21	0. 05	25. 20	0. 82	0. 79
缬氨酸 Val	2. 09	2. 17	2. 44	1. 31	1. 98	0. 23	11. 64	-0. 25	-0. 02
蛋氨酸 Met	0. 64	0. 79	0. 81	0. 31	0. 52	0. 11	21. 43	0. 59	-0. 48
异亮氨酸 Ile	1. 89	2. 24	2. 24	1. 20	1. 75	0. 19	10. 75	-0. 33	0. 46
亮氨酸 Leu	2. 74	3. 84	3. 84	1. 72	2. 63	0. 33	12. 44	0. 14	1. 03
酪氨酸 Tyr	1. 43	1. 55	1. 64	0. 83	1. 33	0. 13	10. 09	-0. 82	1. 93
苯丙氨酸 Phe	2. 16	2. 23	2. 54	1. 32	2. 07	0. 19	9. 05	-0. 98	2. 78
组氨酸 His	1. 16	1. 17	1. 30	0. 74	1. 12	0. 09	8. 38	-1. 30	2. 86
赖氨酸 Lys	2. 61	2. 64	3. 01	1. 72	2. 55	0. 21	8. 35	-1. 21	2. 77
精氨酸 Arg	3. 56	3. 68	4. 63	2. 22	3. 67	0. 42	11. 43	-0. 48	0. 82

2.2 QTL 定位结果

采用 3 种方法共检测到 14 个(次)与天冬氨酸、谷氨酸、苯丙氨酸、精氨酸、丝氨酸、丙氨酸、赖氨酸和异亮氨酸 8 种氨基酸含量相关的 QTL,分布在 B1、D1a、D1b、H、I、J、K 连锁群中(表 2),与谷氨酸、苯丙氨酸和精氨酸含量相关的 QTL 各检测到 3 个(次)。各 QTL 的贡献率大小在 4.91% ~ 17.02%,其中 ICIM 检测到的苯丙氨酸含量相关 QTL *qPhe*-20-1 的贡献率最大,ANOVA 检测到的精氨酸含量相关 QTL *qArg*-11 的贡献率最小。各 QTL 的加性效应值大小在 0.04 ~ 0.3 g·100 g⁻¹,其中谷氨酸含量相关 QTL *qGlu*-2,苯丙氨酸含量相关 QTL *qPhe*-20-1 和异亮氨酸含量相关 QTL *qIle*-11 的加性效应值为负,增效基因来自黑豆,其余 QTL 增效基因来自于冀豆 12。

ANOVA 在该群体中检测到 QTL 共 7 个,分别与谷氨酸、精氨酸、丝氨酸、丙氨酸、异亮氨酸和苯丙氨酸含量相关,分布在 B1、D1a、D1b、H、J 连锁群中,贡献率大小范围在 4.91% ~ 6.75%,其中只有 *qIle*-11 和 *qGlu*-2 的增效基因来自于黑豆。谷氨酸含量相关 QTL 检测到 2 个,其中 *qGlu*-12 的贡献率最大为 6.75%,紧密连锁标记为 *satt*442,加性效应值为 -0.12 g·100 g⁻¹。

CIM 检测到 QTL 共 3 个,分别与天冬氨酸(*qAsp*-20)、谷氨酸(*qGlu*-20)和赖氨酸(*qLys*-20)含

量相关,3 个 QTL 均位于 I 连锁群 *satt*496 ~ *satt*049,增效基因均来自冀豆 12。其中 *qGlu*-20 遗传贡献率最大,为 12.79%,加性效应值为 -0.3 g·100 g⁻¹; *qAsp*-20 的遗传贡献率最小,为 9.77%,加性效应值为 -0.17 g·100 g⁻¹; *qLys*-20 的遗传贡献率为 11.75%,加性效应值为 -0.08 g·100 g⁻¹。

ICIM 检测到 QTL 共 4 个,分别与苯丙氨酸和精氨酸含量相关,贡献率大小为 6.45% ~ 17.02%。苯丙氨酸含量相关 QTL 有 2 个,均位于 I 连锁群中,其中 *qPhe*-20-1 贡献率最大(17.02%),加性效应为 0.077 g·100 g⁻¹。精氨酸含量相关 QTL 中,*qArg*-11 贡献率最大(11.79%),加性效应为 -0.143 g·100 g⁻¹。

精氨酸含量相关 QTL *qArg*-11 在 ANOVA 和 ICIM 两种方法中均能检测到,其位于 B1 连锁群 *Barcsoy*ssr-11-795 ~ *satt*665,ICIM 检测到的贡献率较高为 11.79%,加性效应为 -0.14 g·100 g⁻¹,另外,利用 ANOVA 法检测到标记 *Barcsoy*ssr -11-795 与异亮氨酸含量相关。ANOVA 法检测到位于 H 连锁群 6.75 cM 处的标记 *satt*442,分别与谷氨酸和丝氨酸含量相关, QTL *qGlu*-12 和 *qSer*-12 贡献率分别为 6.75% 和 6.35%。位于 I 连锁群 *satt*496 ~ *satt*049 的区段内,采用 CIM 检测到其分别与天冬氨酸、谷氨酸和赖氨酸含量相关,采用 ICIM 检测到其与苯丙氨酸含量相关的各 QTL 的贡献率分别为 9.77%、12.79%、11.75% 和 17.02%。

表 2 大豆籽粒氨基酸含量相关 QTL 定位结果
Table 2 QTL mapping of amino acids contents in seed of soybean

性状 Traits	QTL	标记 Marker	连锁群 LG	位置 Position/cM	性状 - 标记单向方差分析			复合区间作图法			完备区间作图法		
					P 值	贡献率	加性效应	LOD	贡献率	加性效应	LOD	贡献率	加性效应
					P value	R ² /%	A						
谷氨酸 Glu	qGlu-2	sat_069	D1b	102. 6	0. 009	5. 68	0. 05						
	qGlu-12	satt442	H	46. 94	0. 005	6. 75	-0. 12						
	qGlu-20	satt496-satt049	I					4. 14	12. 79	-0. 3			
精氨酸 Arg	qArg-11	Barcsoyssr-11-795	B1	—	0. 005	4. 91	-0. 09						
	qArg-11	Barcsoyssr-11-795 — satt665	B1								3. 31	11. 79	-0. 143
	qArg-9	satt475-satt273	K								2. 99	8. 32	-0. 121
苯丙氨酸 Phe	qPhe-16	satt249	J	11. 74	0. 008	5. 82	-0. 02						
	qPhe-20-1	satt496-satt049	I								4. 27	17. 02	0. 077
	qPhe-20-2	sat_418-satt162	I								2. 56	6. 45	-0. 047
天冬氨酸 Asp	qAsp-20	satt496-satt049	I					2. 71	9. 77	-0. 17			
赖氨酸 Lys	qLys-20	satt496-satt049	I					3. 07	11. 75	-0. 08			
丝氨酸 Ser	qSer-12	satt442	H	46. 94	0. 006	6. 35	-0. 04						
丙氨酸 Ala	qAla-1	satt482	D1a	45. 75	0. 01	5. 59	-0. 02						
异亮氨酸 Ile	qIle-11	Barcsoyssr-11-795	B1	—	0. 009	5. 07	0. 04						

加性效应为负值表明增加性状表型值的等位变异来自于母本冀豆 12。
The additive effect is positive, the allele is from Jidou 12.

3 结论与讨论

本研究通过复合区间作图法 (CIM) 检测到的 qAsp-20、qGlu-20、qLys-20 和完备区间作图法 (ICIM) 检测到的与赖氨酸含量相关的 QTL qLys-20, 其标记区间均位于 I 连锁群上的 satt496 ~ satt049。前人研究中, Warrington^[12] 以 Benning × Danbaekkong 构建的 150 个重组自交家系为材料, 采用单因素方差分析和复合区间作图法检测到赖氨酸含量相关连锁标记为 BARC_016899, 参照其构建遗传连锁图发现, 该标记位于本研究定位到的 satt496 ~ satt049 标记区间内。1997 年 Brummer 等^[17] 采用方差分析法定位到与大豆蛋白含量相关的连锁标记为 A144_1, 与本试验得到标记区间左侧标记相距 4 cM。2006 年 Nichols 等^[18] 检测到大豆蛋白含量相关 QTL 位于 I 连锁群 satt239 ~ ACG9b, 该区段与本研究结果部分重叠。2014 年陈强等^[19] 以通过回交选择的蛋白含量极端品系为材料, 通过 SSR 标记分析确定 I 连锁群中的 satt354 ~ satt270 与大豆籽粒蛋白含量相关, 并通过基因功能预测出该

片段中蛋白含量相关的基因 3 个。本研究采用性状 - 标记单向方差分析检测到苯丙氨酸含量相关 QTL qPhe-16, 位于 J 连锁群连锁标记为 satt249, 该结果与 Panthee 等 2006 年通过性状 - 标记单向方差分析在 N87- 984-16 × TN93-99 构建的 F₆ 代重组自交系群体中检测到苯丙氨酸含量相关 QTL 相同。本研究采用性状 - 标记单向方差分析检测到谷氨酸含量相关 QTL qGlu-2, 位于 D1b 连锁群连锁标记为 sat_069, 与 Panthee 等 2006 年检测到谷氨酸含量相关 QTL 连锁标记 satt274 相距较近。

参考文献

[1] JPF D' Mello. Amino Acids in Animal Nutrition[M] (2nd ed). Cambridge: CABI Publishing, 2003: 157-168, 223-235.
[2] Friedman M, Brandon D L. Nutritional and health benefits of soy proteins[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2001, 49: 1069-1086.
[3] 李永忠. 大豆脂肪酸及其组成成分的相关和通径分析[J]. 大豆科学, 1987, 6(3): 203-208. (Li Y Z. Correlation and path-coefficient analysis of oil and its compositions in soybean[J]. Soybean Science, 1987, 6(3): 203-208.)

er plants [M]. Academic Press,2012.

[21] Ferrara G, Loffredo E, Senesi N. Phytotoxic, clastogenic and bio-accumulation effects of the environmental endocrine disruptor bisphenol A in various crops grown hydroponically [J]. *Planta*, 2006, 223(5):910-916.

[22] Loffredo E, Eliana Gattullo C, Traversa A, et al. Potential of various herbaceous species to remove the endocrine disruptor bisphenol A from aqueous media [J]. *Chemosphere*, 2010, 80 (11): 1274-1280.

[23] Crain D A, Eriksen M, Iguchi T, et al. An ecological assessment of bisphenol-A: evidence from comparative biology [J]. *Reproductive Toxicology*, 2007, 24(2):225-239.

[24] 李曼,王丽红,周青. 双酚 A 对番茄和生菜幼苗叶绿素荧光参数的影响 [J]. *农业环境科学学报*,2014, 33(6):1089-1094. (Li M, Wang L H, Zhou Q. Effects of bisphenol A on chlorophyll fluorescence parameters in tomato and lettuce [J]. *Journal of Agro-environment Science*, 2014,33(6):1089-1094.)

[25] Nakajima N, Ohshima Y, Serizawa S, et al. Processing of bisphenol A by plant tissues: Glucosylation by cultured BY-2 cells and glucosylation/translocation by plants of *Nicotiana tabacum* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43(9):1036-1042.

[26] Nouredin M, Furumoto T, Ishida Y, et al. Absorption and metabolism of bisphenol A, a possible endocrine disruptor, in the aquatic edible plant, water convolvulus (*Ipomoea aquatica*) [J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2004, 68 (6): 1398-1402.

[27] Terouchi N, Kato C, Hosoya N. Characterization of *Arabidopsis* response regulator genes with regard to Bisphenol A signaling [J]. *Plant Biotechnology*, 2010, 27(1):115-118.

[28] 杨臻,于晓娟,王欣泽,等. 双酚 A 对铜绿微囊藻生长及生理的影响[J]. *安全与环境工程*, 2014, 21(5):22-32. (Yang C, Yu X J, Wang X Z, et al. Effects of bisphenol A on the growth and physiology of microcystis *Aeruginosa* [J]. *Safety and Environmental Engineering*, 2014, 21(5):22-32.)

[29] 李曼,王庆庆,王丽红,等. 双酚 A 对大豆,玉米和水稻叶绿素荧光反应的影响 [J]. *环境科学学报*,2014,34(4):1068-1073. (Li M, Wang Q Q, Wang L H, et al. Effects of BPA on the chlorophyll fluorescence reaction in soybean, maize and rice [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*,2014,34(4):1068-1073.)

(上接第 600 页)

[4] 林忠平,彭光子,尹光初,等. 大豆种子氨基酸组分变异分析 [J]. *大豆科学*, 1987, 6(2):105-111. (Lin Z P, Peng G Z, Yin G C, et al. Analysis of amino acid component variation of soybean protein[J]. *Soybean Science*,1987, 6(2):105-111.)

[5] 宁海龙,李文霞,潘相文,等. 大豆氨基酸组分影响蛋白质含量的通径分析[J]. *大豆科学*, 2002, 21(4):259-262. (Ning H L, Li W X, Pan X W, et al. The analysis of soybean amino acids composition affection protein content[J]. *Soybean Science*, 2002, 21(4):259-262.)

[6] 杨光宇,尹爱平. 野生大豆氨基酸组成的初步研究[J]. *大豆科学*, 1986, 5(2):175-180. (Yang G Y, Ying A P. A preliminary study on composition of amino acid in wild soybean(*G. soja*) [J]. *Soybean Science*, 1986, 5(2):175-180.)

[7] 李福山,常汝镇,舒世珍,等. 栽培、野生、半野生大豆蛋白质含量及氨基酸组成的初步分析[J]. *大豆科学*, 1986, 5(1): 64-72. (Li F S, Chang R Z, Shu S Z, et al. Protein content and composition of amino acid in cultivated semi-cultivated and wild soybeans. *Soybean Science*, 1986, 5(1):64-72.)

[8] 孟祥勋,胡明祥. 大豆子粒蛋白质氨基酸组成成分的相关分析[J]. *大豆科学*, 1987, 6(3):213-2191. (Meng X X, Hu M X. An analysis on the relationship between protein and its amino acid on soybean seed[J]. *Soybean Science*, 1987, 6(3):213-2191.)

[9] 宁海龙,崔成焕,邹德堂,等. 寒地粳稻资源碾磨和外观品质的研究[J]. *东北农业大学学报*, 2001, 32(3):239-2471. (Ning H L, Cui C H, Zou D T, et al. Study on milled and physical quality of Japonica type rice varieties source in cold zone[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2001, 32(3):239-2471.)

[10] Panthee D R, Pantalone V R, Saxton A M, et al. Genomic regions associated with amino acid composition in soybean[J]. *Crop Science*, 2006, 17:79-89.

[11] Panthee D R, Pantalone V R, Saxton A M, 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.

[12] Warrington C V. QTL mapping and optimum resource allocation for enhancing amino acid content in soybean [D]. Georgia: University of Georgia, 2011.

[13] Benjamin D F, Catherine N H, Fred L A, et al. Soybean seed amino acid content qtl detected using the Universal Soy Linkage Panel 1.0 with 1,536 SNPs [J]. *Journal of Plant Genome Sciences*, 2013, 1 (3):68-79.

[14] 雷雅坤. 大豆五种脂肪酸含量遗传分析与 QTL 定位 [D]. 石家庄: 河北师范大学, 2012. (Lei Y K. Genetic analysis and QTL mapping of five kinds of fatty acids content in soybean [D]. Shijiazhuang: Hebei Normal University, 2012.)

[15] Wang S C, Basten C J, Zeng Z B. Cartographer Ver.2. 5. [2005] [2009] [http:// statgen. ncsu. edu/ qtlcart/WQTL-Cart. htm](http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTL-Cart.htm).

[16] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. *Genetics*, 2007, 175: 361-374.

[17] 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(2):370-378.

[18] Nichols D M, Glover K D, Carlson S R, et al. Fine mapping of a seed protein QTL on soybean linkage group I and its correlated effects on agronomic traits [J]. *Crop Science*, 2006, 46: 834-839.

[19] 陈强,闫龙,杨春燕,等. 冀豆 12 遗传背景下 3 个回交组合高低蛋白含量后代品系 SSR 标记分析 [J]. *中国农业科学*, 2014, 47(2):230-239. (Chen Q, Yan L, Yang C Y, et al. SSR marker linked to high and low protein content strains derived from 3 backcross combinations under Jidou 12 genetic background [J]. *Scientia Agriculture Sinica*, 2014, 47(2):230-239.)