

利用野生大豆染色体片段代换系定位单株粒重 QTL

魏思明<sup>1</sup>, 陈庆山<sup>1</sup>, 蒋洪蔚<sup>1</sup>, 尹燕斌<sup>1</sup>, 王丹华<sup>1</sup>, 胡国华<sup>2</sup>, 武小霞<sup>1</sup>, 潘校成<sup>3</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. 65301 部队副业基地, 黑龙江 五大连池 164100)

**摘 要:**以野生大豆 ZYD00006 为供体亲本, 黑龙江省主栽品种绥农 14 为轮回亲本, 连续多年回交并自交, 构建了高世代染色体片段代换系 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 代 161 个株行。该群体经多代回交的遗传背景相对一致, 大大提高了 QTL 定位的准确度。结合单因素方差分析法和独立样本 T 检验法对群体进行 QTL 定位, 共获得 9 个单株粒重的 QTL, 分布于 7 个连锁群。两种方法中均被检测到的有 3 个 QTL, 分别为 QSW-J-1、QSW-J-2 和 QSW-G-1; QSW-G-1 和 QSW-G-2 与已有研究结果相吻合; 其余 7 个 QTL 为新发现 QTL, 可能是本材料特有位点; 其中 QSW-J-1 的导入片段长度是 7.0 cM, 且加性效应值为 -2.7 g, 可作为继续研究的首选位点。

**关键词:**大豆; 单株粒重; 染色体片段代换系; QTL 定位

**中图分类号:**S565.1      **文献标识码:**A      **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2016.05.0742

QTL Mapping for Seed Weight per Plant by using the Wild Soybean Chromosome Segment Substitution Lines

WEI Si-ming<sup>1</sup>, CHEN Qing-shan<sup>1</sup>, JIANG Hong-wei<sup>2</sup>, YIN Yan-bin<sup>1</sup>, WANG Dan-hua<sup>1</sup>, HU Guo-hua<sup>2</sup>, WU Xiao-xia<sup>1</sup>, PAN Xiao-cheng<sup>3</sup>

(1. Agronomy College, Northeast Agriculture University, Harbin 150030, China; 2. Land Reclamation Research and Breeding Centre of Heilongjiang, Harbin 150090, China; 3. Sideline Base for 65301 Force of Heilongjiang, Wudalianchi 164100, China)

**Abstract:** To study the QTL mapping of seed weight per plant, which is beneficial to increase the yield of soybean. In this study, the BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> population is a chromosome segment substitution lines which constituted by 161 lines, with the wild soybean ZYD00006 as donor parent and the cultivar Suinong 14 as recurrent parent, selfing and backcross continuously for several years. The genetic background of this population relatively consistent, which reducing the interference greatly and improving the accuracy of QTL mapping. The QTL mapping was combined by ANOVA Method and T-test for independent samples. A total of 9 QTLs underlying seed weight per plant were detected which distributed on 7 linkage groups. Three QTLs were detected by both methods, including QSW-J-1, QSW-J-2, QSW-G-1. 2 QTL were in accord with known results. Another 7 ones were the new discovery QTL, which should be specific loci in our materias. The fragment length of QSW-J-1 was 7.0 cM, and the additive effects of it is -2.7 g, which could be used as the first choice loci for further study.

**Keywords:** Soybean; Seed weight per plant; Chromosome segment substitution lines; QTL mapping

提高大豆产量是大豆育种研究最重要的目标之一<sup>[1]</sup>。大豆的产量是其它复杂性状、多种形态学特征以及生理学过程所影响的综合结果<sup>[2]</sup>。其中, 大豆单株产量对大豆整体产量的影响最为直接<sup>[3]</sup>, 在一定栽培模式下, 单株产量是决定大豆产量的主要因素之一, 因此育种选择的关键则是提高大豆单株粒重<sup>[4]</sup>。近年来, 国内外已有许多学者利用多种初级作图群体并基于不同标记图谱定位到了一些大豆单株粒重 QTL。Vieira 等<sup>[5]</sup>利用 BARC-8 和 Garimpo 构建了 RIL 群体, 在其 F<sub>7</sub> 和 F<sub>8</sub> 后代中检测到 1 个与单株粒重相关标记; Chen 等<sup>[6]</sup>利用 Charleston × 东农 594 重组自交系群体, 利用混合线

性模型和完备区间作图等方法定位到大豆单株粒重相关的 6 个 QTLs; Liu 等<sup>[2]</sup>以 Jinpumkong 2 和 SS2-2 为亲本构建 RIL 群体, 检测到 2 个重要标记位点, 近两年向仕华等<sup>[7]</sup>和王海滨等<sup>[8]</sup>也对该性状进行了研究。

但前人研究多集中于初级定位群体, 初级定位群体一般遗传背景复杂, 受“遗传噪声”的影响致使 QTL 定位结果存在偏差。为避免遗传背景的影响, 本研究利用染色体片段代换系 (CSSLs) 材料, 相比初级定位群体, 染色体片段代换系材料经多代回交, 后代材料的遗传背景多恢复到轮回亲本的基因组, 避免了因大量基因位点同时分离造成的遗传背

收稿日期: 2016-01-12

基金项目: 教育部新世纪优秀人才支持计划 (NECT-1207-01); 国家青年科学基金项目 (31401465); 黑龙江省自然科学基金重点项目 (ZD201213); 国家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: 魏思明 (1991-), 女, 硕士, 主要从事作物遗传育种研究。E-mail: 391294927@qq.com。

通讯作者: 武小霞 (1971-), 女, 研究员, 博导, 主要从事大豆生物技术研究。E-mail: Xxwu2012@163.com;

潘校成 (1973-), 男, 博士, 教授, 主要从事大豆遗传育种与生物技术研究。E-mail: soybean2007@126.com。

景效应或“遗传噪声”<sup>[9]</sup>,很大程度上提高了主效 QTL 定位的准确度。目前,已经有许多学者通过连续回交获得染色体片段代换系来对作物重要农艺性状进行 QTL 精细定位和遗传改良,包括大豆<sup>[10-11]</sup>、水稻<sup>[12-13]</sup>及棉花<sup>[14-15]</sup>等。Wang 等<sup>[16]</sup>和向仕华等<sup>[7]</sup>以栽培大豆为受体,野生大豆为供体,通过多次回交、2 次以上自交,构建了一套覆盖野生大豆整个基因组的染色体片段代换系群体,并利用该群体检测到了与多个性状相关的 QTL。

本研究选用的研究材料是以野生豆 ZYD00006 和绥农 14 为亲本,通过连续回交或杂交构建的 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 代染色体片段代换系,通过单因素方差分析法和独立样本 T 检验法对大豆单株粒重相关位点进行定位;再估算验证后位点的加性效应。为大豆单株粒重相关 QTL 的精细定位提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 材料

以野生型大豆 ZYD00006 为供体亲本,绥农 14 (黑龙江省主栽品种)为受体亲本(轮回亲本),2006 ~ 2012 年,以绥农 14 为母本与供体 ZYD00006 杂交获得杂种后代 F<sub>1</sub>,再将 F<sub>1</sub>与轮回亲本连续回交 3 代,自交 2 代获得 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>代,共 161 个株系。

2011 年 5 月将 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub>群体的 195 株单株播种,于 6 月对各株系进行单株取样并挂牌标记,2011 年 9 月下旬收获并考种,获得 161 株完全成熟且单株粒重性状分离较大的植株。2012 年春季,将这 161 个单株的种子按株行播种,种植地点为黑龙江省农垦科研育种基地试验田(126°18'E,45°36'N),每株系行长 2 m,行距 60 cm,株距 5 cm。2012 年 9 月收获时,各行各株独立分收,并分别收获 10 株亲本 ZYD00006 与绥农 14。

1.2 表型鉴定

根据《大豆种质资源描述规范和数据标准》<sup>[17]</sup>,大豆成熟时,每个试验小区随机取样 10 株,用 1/100 电子天平称量单株实际收获粒重,取其平均值,将其记为单株粒重。

1.3 基因型数据获得

2011 年 6 月,对 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub>群体的个体单株挂牌,取较嫩的新鲜叶片,采用 CTAB 方法<sup>[18]</sup>提取其基因组 DNA。根据 Soymap2 的序列信息,合成了 1 000 对 SSR 引物,用这些引物进行双亲间引物多态性筛选,从中选出了 122 对多态性差异较大的 SSR 标记,均匀地分布于大豆的 20 条连锁群上,对 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub>群体的 161 个单株进行 SSR 标记检测,获得基因型数据,用 A 代表与绥农 14(轮回亲本)相同的基因型,B 代表与野生型大豆 ZYD00006(供体亲本)相同的基因型,故 AB 为杂合基因型。

1.4 数据统计分析

利用 SPSS 17.0 的单因素方差分析及独立样本 T 检验,对该群体的基因型及表型数据进行分析。方差分析中,QTL 是否存在的阈值设置为  $P \leq 0.05$ ,染色体片段代换系与绥农 14(轮回亲本)的表型差是否异显著则需利用独立样本 T 检验来检测。

QTL 的加性效应值及加性效应百分率的估算,计算公式参照 Eshed 等<sup>[19]</sup>的算法:

$$A = 1/2 ( P_{BB} - P_{AA} );$$
$$A\% = ( A/P_{AA} ) \times 100\% .$$

A:加性效应值;  $P_{BB}$ :导入片段的表型值; $P_{AA}$ :绥农 14 的表型值;A%:加性效应百分率。

1.5 QTL 命名原则

遵循 McCouch 等<sup>[20]</sup>提出的 QTL 命名法。

2 结果与分析

2.1 单株粒重在亲本及其后代中的统计分析

将亲本 ZYD00006 和绥农 14 及 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体每株系的单株粒重逐一进行称重,再对考种得到的数据进行统计(表 1),亲本绥农 14 为 25.57 g, ZYD00006 为 6.82 g,两亲本单株粒重差异显著。161 个株系的 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体单株粒重介于 9.27 ~ 47.99 g,表明后代群体的单株粒重性状分离较大。

BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体株系单株粒重表型分布近似于正态分布(图 1)。BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体中多数个体单株粒重均介于两亲本之间,但也有少数个体发生了超亲分离。

表 1 亲本及 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体的单株粒重描述统计  
Table 1 Descriptive statistics of seed weight per plant in parents and BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> population

材料 Materials	平均值 Average/g	最大值 Max. /g	最小值 Min. /g	极差 Range/g	标准差 SD	变异系数 CV
绥农 14 Suinong 14	25.57	28.92	22.23	6.69	2.51	10.20
ZYD00006	6.82	8.65	5.34	3.31	1.22	5.60
BC <sub>3</sub> F <sub>3</sub> 群体 BC <sub>3</sub> F <sub>3</sub> population	23.71	47.99	9.27	38.27	7.17	3.31

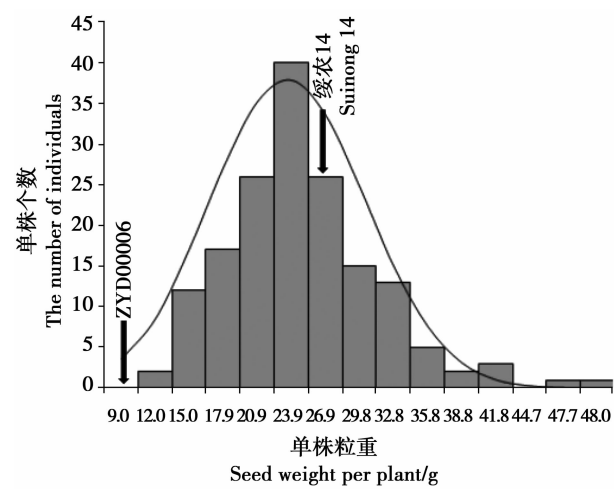


图1 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体单株粒重频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of seed weight per plant in BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> population

2.2 单株粒重 T 检验

通过 SSPS 的独立样本 T 检验,在 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体中共检测到 6 个单株粒重相关标记,分别位于 A2、G、

J、D1b 共 4 个连锁群上。其中连锁群 G 和 J 分别检测到 2 个标记,其余 2 个连各锁群只检测到 1 个标记位点。而位于 J 上的 *QSW-J-2* 及 D1b 上的 *QSW-D1b* 两个位点的 *P* 值在 0.01 水平,差异显著(表 2)。同时也检测到各标记的野生豆代换片段植株与绥农 14 代换片段植株表型平均值差异较大,绝对值介于 2.96 ~ 5.54 g。

2.3 单株粒重方差分析

为确保试验结果的准确性,同时利用单因素方差(SSPS)分析对 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>群体进行检测分析(表 3),共检测到 6 个影响单株粒重性状的标记,每个标记都分布在不同的连锁群上,分别位于 D2、E、K、J、G 共 5 个连锁群。其中位于 J 上的 *QSW-J-2* 标记代换系表型均值与绥农 14 表型均值差异最大。

有 3 个重要候选标记位点均被检测到,分别为位于连锁群 J、G 上的 *QSW-J-1*、*QSW-J-2* 和 *QSW-G-1*。

表 2 T 检验所得单株粒重相关标记位点

Table 2 Related markers of seed weight per plant by T-test

位点 Loci	连锁群 Linkage group	代换片段 Substituted segment	野生豆片段表型平均值 Phenotypic mean of CSSL fragments/g	绥农 14 片段表型平均值 Phenotypic mean of Suinong 14 fragments/g	亲本间差异 Difference between parents/g	<i>F</i> 值 <i>F</i> value
Sat_319	A2	<i>QSW-A2</i>	23.93	20.00	3.93	0.93 *
AW734137	G	<i>QSW-G-2</i>	23.22	27.00	-3.78	3.37 *
Satt503	G	<i>QSW-G-1</i>	23.50	29.00	-4.50	0.38 *
Satt596	J	<i>QSW-J-1</i>	24.04	18.50	5.54	0.36 *
Satt621	J	<i>QSW-J-2</i>	24.13	19.89	4.24	1.22 **
Sat_190	D1b	<i>QSW-D1b</i>	23.63	20.67	2.96	4.04 **

\* :*P*≤0.05; \*\* :*P*≤0.01.

表 3 方差分析检测所得单株粒重相关标记位点

Table 3 Related markers of seed weight per plant by analysis of variance

位点 Loci	连锁群 Linkage group	代换片段 Substituted segment	野生豆代换片段表型平均值 Phenotypic mean of CSSL fragments/g	绥农 14 片段表型平均值 Phenotypic mean of Suinong 14 fragments/g	亲本间差异 Difference between parents/g	<i>F</i> 值 <i>F</i> value
Satt135	D2	<i>QSW-D2</i>	23.77	26.63	-2.86	3.30 *
Satt606	E	<i>QSW-E</i>	24.18	21.17	3.01	0.14 *
Satt242	K	<i>QSW-K</i>	23.52	30.40	-6.88	4.57 *
Satt596	J	<i>QSW-J-1</i>	24.04	18.50	5.54	4.64 *
Satt621	J	<i>QSW-J-2</i>	24.13	19.89	4.24	6.71 **
Satt503	G	<i>QSW-G-1</i>	23.65	29.00	-5.35	4.16 *

\* :*P*≤0.05; \*\* :*P*≤0.01.

2.4 单株重 QTL 在连锁群上的分布

利用独立样本 T 检验法及单因素方差分析法,分别检测到了 6 个 QTL,有 3 个位点 *QSW-J-1*、*QSW-J-2* 和 *QSW-G-1* 在两种方法中被检测到,其余位点只在其中 1 种方法中被检测到;综合检验结果共获得 9 个单株粒重相关的标记,位于 7 个连锁群上,分别为 D2、E、K、J、G、A2、D1b。其中连锁群 G 和 J 上

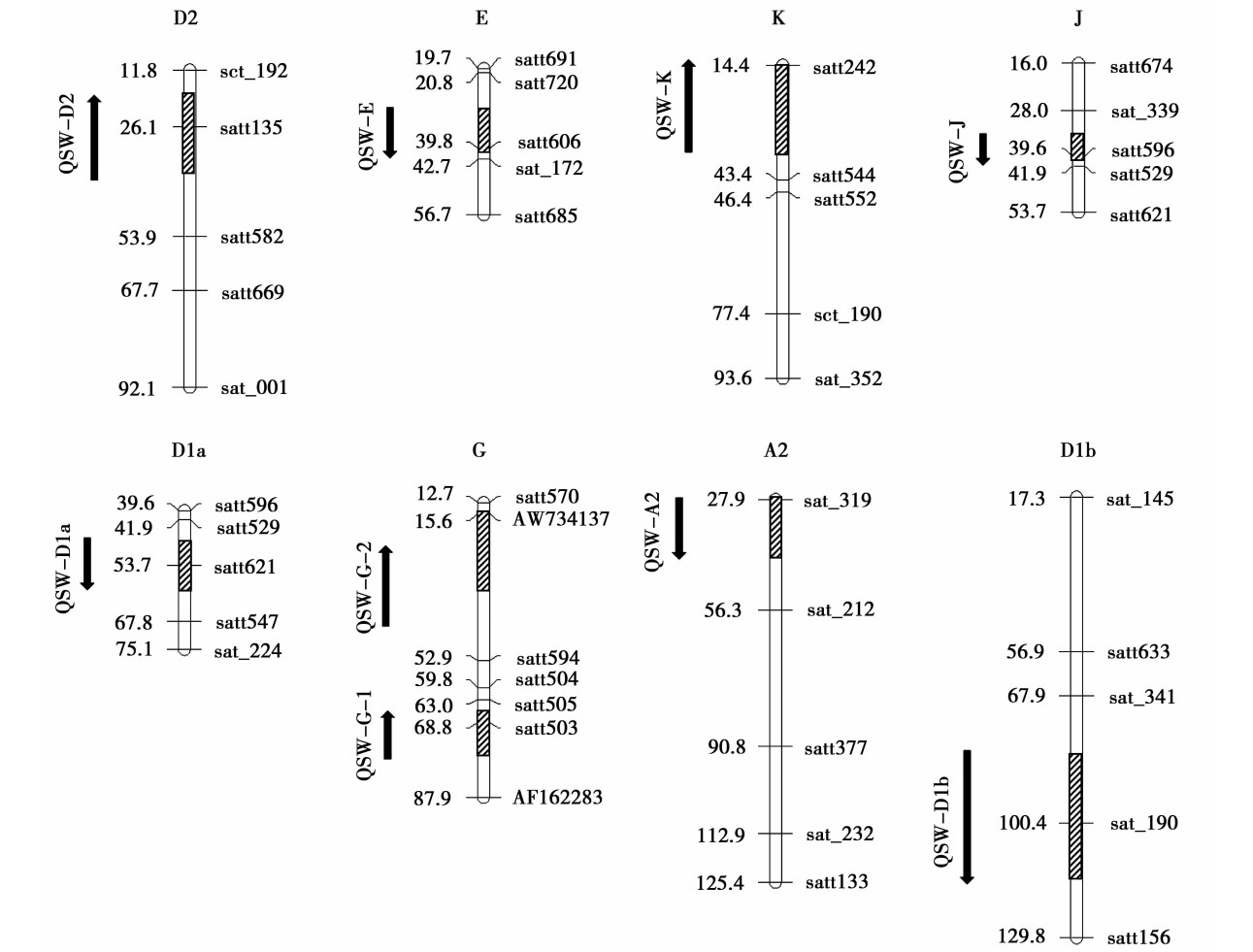
各有 2 个位点,其余连锁群各 1 个(表 4,图 2)。所有代换片段的长度介于 7.0 ~ 31.0 cM,其中有 5 个位点导入片段小于 15 cM,分别为 *QSW-E*、*QSW-J-1*、*QSW-J-2*、*QSW-G-1* 和 *QSW-A2*,其中导入片段 *QSW-J-1* 长度小于 10.0 cM,可作为重要候选位点。

所有导入片段的等位基因均来自于亲本 ZYD00006。而在 9 个位点中,4 个位点的加性效应

值为正值(1.4 ~ 3.3),说明这 4 个位点中来自于亲本 ZYD00006 的等位基因对单株粒重起到提高的作用;其余 5 个位点的加性效应值均为负值,介于 -3.1 ~ -1.4 g,说明 5 个位点中来自于亲本 ZYD00006 的等位基因对单株粒重起到了降低作用。加性效应百分率为 5.9% ~ 14.1%。

表 4 单株粒重 QTL 分布及加性效应  
Table 4 Effect and distribution of seed weight per plant

位点 Loci	连锁群 Linkage group	代换片段 Substituted segment	长度 Length/cM	加性效应值 Additive effect/g	加性效应百分率 Additive effect contribution/%
Satt135	D2	QSW-D2	21.0	1.4	6.0
Satt606	E	QSW-E	11.0	-1.4	-5.9
Satt242	K	QSW-K	27.0	3.3	14.1
Satt596	J	QSW-J-1	7.0	-2.7	-11.2
Satt621	J	QSW-J-2	13.0	-3.1	-12.7
Satt503	G	QSW-G-1	12.5	2.7	11.5
Sat_319	A2	QSW-A2	12.7	-1.9	-8.0
AW734137	G	QSW-G-2	20.1	1.9	8.0
Sat_190	D1b	QSW-D1b	31.0	-1.8	-7.6



染色体右侧为 SSR 分子标记,遗传图距(cM)在染色体左侧,染色体上阴影部分为 QTL 所在的区段,↑表示加性效应为正,↓表示加性效应为负。  
The right of the chromosome indicates SSR markers, and the left of the chromosome indicates genetic distances (cM). The shadow part of the chromosome indicates the intervals with the QTL identified. ↑is negative additive effect, ↓is positive additive effect.

图 2 单株粒重 QTL 在连锁群上的分布  
Fig. 2 Distribution of seed weight per plant QTL on linkage groups

综合上述分析, *QSW-G-1*、*QSW-J-1*、*QSW-J-2* 对应的片段长度分别为 12.5, 13.0, 7.0 cM, 加性效应值为 2.7, -3.1, -2.7 g, 代换片段短, 并且加性效应值较大, 可作为单株粒重性状精细定位的重要候选位点。*QSW-K* 的加性效应值为 3.3 g, 但其代换片段长度为 27.0 cM, 在之后的研究中可考虑先利用标记辅助回交缩短片段长度, 再用于单株粒重精细定位。

## 3 讨论

### 3.1 野生大豆染色体片段代换系的选择

Howell 等<sup>[21]</sup>认为, 理想的代换系应该是在轮回亲本的遗传背景上只含有一个供体的染色体代换片段。而染色体单片段代换系的遗传背景的高度一致, 是 QTL 定位的理想材料。He 等<sup>[22]</sup>利用染色体单片段代换系检测到影响大豆莢皮呈黑色的基因位点 L1 基因。此外, 染色体单片段代换系也广泛应用于水稻<sup>[23]</sup>, 玉米<sup>[24]</sup>, 棉花<sup>[14-15]</sup>等作物性状的 QTL 定位。本研究则以数量性状上差异显著的野生大豆 ZYD00006 与栽培大豆绥农 14 为亲本, 经多年回交构建了染色体单片段代换系群体, 两者在包括单株粒重的多个数量性状上具有很大差异, 能更好地揭示影响性状的 QTL 位点<sup>[6]</sup>。并且本研究的高世代回交材料遗传背景的恢复率较高, 因而大大降低了遗传背景对表型鉴定的干扰, 提高了表型鉴定的准确性<sup>[25]</sup>。

### 3.2 QTL 定位方法

由于本研究的材料为染色体片段代换系群体, 该群体为多代回交而来, 亲本的基因型会存在严重的偏分离, 普通的遗传作图方法会影响 QTL 检测的准确性, 因此本研究采用单因素方差分析和独立样本 T 测验两种方法检测 QTL, 同时也避免了单一方法检测会漏掉部分 QTL 或定位不准确等问题。这在利用回交群体定位 QTL 的研究中也是较为常用的。张金巍等<sup>[26]</sup>以黄淮海主栽品种中黄 13 为轮回亲本, 日本品种东山 69 为供体亲本, 构建了 BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> 回交导入系群体; 利用性状 - 标记间的单向方差分析和卡方测验检测 BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> 随机群体及选择回交导入群体中定位到蛋白质含量相关的 QTL 42 个。蒋洪蔚等<sup>[27]</sup>利用美国大豆品种 Clark (供体亲本) 与主栽品种红丰 11 (轮回亲本) 所构建的回交导入系, 通过基于遗传搭车原理的卡方分析和单向方差分析方法, 检测到分布于大豆 8 个连锁群的 12 个与大豆芽期耐低温相关的 QTL。

### 3.3 QTL 的发现与验证

本研究共定位到 9 个单株粒重 QTL, 其中 *QSW-J-1*、*QSW-J-2*、*QSW-G-1* 这 3 个位点在两种方法中均被检测到, 可推测这 3 个位点影响单株粒重性状的

可能性更大。所有位点中位于连锁群 G 上的有 2 个, 分别为 *QSW-G-1*、*QSW-G-2*, 而 Yao 等<sup>[28]</sup>检测到了位于 Satt594-Satt199 区间的 *qSWPP-12-6*、*QSW-G-1*、*QSW-G-2* 刚好也落在此区间内, 所以, 这两个位点的发现既验证了该区间存在单株粒重的 QTL, 又进一步缩短了区间的长度, 其中的 *QSW-G-1* 仅 12.5 cM, 加性效应值为 2.7, 对单株粒重有提高作用, 可作为单株粒重 QTL 精细定位的重要候选位点。本研究中发现的 *QSW-D1b* 与向仕华等<sup>[7]</sup>在 2015 年检测到的 sat\_069 极为相近, 可推测影响单株粒重的基因极有就在该位点内或其附近区域。Vieira 等<sup>[5]</sup>检测到 1 个位于 Satt475 ~ OPAW09a 之间的 QTL, 与 *QSW-K* 同在连锁群 K 上且位置邻近, 并且 Yan 等<sup>[29]</sup>也在 K 上检测到了 *qSWT\_9\_1* 位点, 故连锁群 K 上极有可能存在影响单株粒重的位点。*QSW-A2* 与 Liu 等<sup>[30]</sup>检测到的标记 sat390 均位于连锁群 A2 上, 可与 *QSW-D2*、*QSW-E*、*QSW-J-1*、*QSW-J-2* 共同视为本次研究新检测到的位点。

现今的 QTL 检测研究中, 普遍存在部分重要位点片段过长的问題, 不能直接对其进行精细定位。利用本研究获得的 QTL, 有助于对较重要目标片段的代换系进行有目的的标记辅助回交, 所得杂交后代用以构建次级分离群体, 如目标片段的 RHL 群体或是单片段代换系<sup>[31]</sup>, 使长片段发生分离, 分布于不同的个体中, 再对分离的片段逐一进行检测筛选, 最终获得对研究更有利的目标片段。

## 4 结论

本研究共获得 9 个影响单株粒重的 QTL, 其中 *QSW-G-1*、*QSW-G-2* 与先前被检测到的 QTL 基本吻合, 7 个 QTL 为新发现的位点。该研究结果可以为大豆单株粒重分子辅助育种提供重要的位点信息与材料基础。

## 参考文献

- [1] Dargahi H, Tanya P, Somta P, et al. Mapping quantitative trait loci for yield-related traits in soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Breeding Science*, 2014, 64: 282-290.
- [2] Liu W X, Kim M Y, Van K J, et al. QTL Identification of yield-related traits and their association with flowering and maturity in soybean [J]. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 2011, 14 (1): 65-70.
- [3] Chapman A, Pantalone V, Ustun A, et al. Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in an F<sub>2</sub> and F<sub>4,6</sub> soybean population [J]. *Euphytica*, 2003, 129: 387-393.
- [4] 范冬梅, 孙殿君, 马占洲, 等. 多种环境下大豆单株粒重 QTL 的定位与互作分析 [J]. *作物学报*, 2013, 39(6): 1021-1029. (Fan D M, Sun D J, Ma Z Z, et al. QTL mapping and interaction analysis of seed weight per plant in soybean among different environments [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39 (6): 1021-1029.)

- [5] Antonio J D V, Dario A d O, Tafs C B S, et al. Use of the QTL approach to the study of soybean trait relationships in two populations of recombinant inbred lines at the F<sub>7</sub> and F<sub>8</sub> generations[J]. Plant Physiology, 2006, 18(2): 281-290.
- [6] 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.
- [7] 向仕华, 王吴彬, 何庆元, 等. 多环境下野生大豆染色体片段代换系群体农艺性状相关 QTL/片段的鉴定[J]. 中国农业科学, 2015, 48(1): 10-22. (Xiang S H, Wang W B, He Q Y, et al. Identification of QTL/segments related to agronomic traits using CSSL population under multiple environments[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(1): 10-22.)
- [8] 王海滨. 大豆主要农艺性状 QTL 定位及分子标记辅助选择研究[D]. 吉林: 吉林农业大学, 2014. (Wang H B. QTL mapping of major agronomic traits and marker-assisted selection in soybean[D]. Jilin: Jilin Agricultural University, 2014.)
- [9] 王立秋, 赵永锋, 薛亚东, 等. 玉米衔接式单片段导入系群体的构建和评价[J]. 作物学报, 2007, 33(4): 663-668. (Wang L Q, Zhao Y F, Xue Y D, et al. Development and evaluation to two link-up single segment introgression lines (SSILs) of maize (*Zea mays* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(4): 663-668.)
- [10] Zhang W B, Qiu P C, Jiang H W, et al. Dissection of genetic overlap of drought and low-temperature tolerance QTLs at the germination stage using backcross introgression lines in soybean[J]. Molecular Biology Reports, 2012, 39(5): 6087-6094.
- [11] Wang W, He Q, Yang H, et al. Development of a chromosome segment substitution line population with wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) as donor parent[J]. Euphytica, 2013, 189(2): 293-307.
- [12] Li M, Sun P, Zhou H, et al. Identification of quantitative trait loci associated with germination using chromosome segment substitution lines of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 123(3): 411-420.
- [13] Koide Y, Fujita D, Tagle A G, et al. QTL for spikelet number from a high-yielding rice variety, Hoshiaoba, detected in an introgression line with the genetic background of an indica rice variety, IR64[J]. Euphytica, 2013, 192(1): 97-106.
- [14] 赵君, 刘剑光, 吴巧娟, 等. 利用染色体片段代换系定位棉花抗黄萎病 QTL[J]. 棉花学报, 2014, 26(6): 499-505. (Zhao J, Liu J G, Wu Q J, et al. QTL mapping for plant height using chromosome segment substitution lines in upland cotton[J]. Cotton Science, 2014, 26(6): 499-505.)
- [15] 何蕊, 石玉真, 张金凤, 等. 利用染色体片段代换系定位陆地棉株高 QTL[J]. 作物学报, 2014, 40(3): 457-465. (He R, Shi Y Z, Zhang J F, et al. QTL mapping for plant height using chromosome segment substitution lines in upland cotton[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(3): 457-465.)
- [16] Wang W, He Q, Yang H, et al. Development of a chromosome segment substitution line population with wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) as donor parent[J]. Euphytica, 2013, 189(2): 293-307.
- [17] 邱丽娟. 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. (Qiu L J. descriptors and data standard for soybean (*Glycine max* L. Merr.) [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2006.)
- [18] Doyle J J. Isolation of plant DNA from fresh tissue [J]. Focus, 1990, 12: 13-15.
- [19] Eshed Y, Zamir D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL [J]. Genetics, 1995, 141(3): 1147.
- [20] McCough S R, Doerge R W. QTL mapping in rice [J]. Trends in Genetics, 1995, 11(12): 482-487.
- [21] Howell P M, Marshall D F, Lydiate D J. Towards developing inter-varietal substitution lines in *Brassica napus* using marker-assisted selection[J]. Genome, 1996, 39: 558-567.
- [22] He Q Y, Yang H Y, Xiang S H, et al. Fine mapping of the genetic locus L1 conferring black pods using a chromosome segment substitution line population of soybean[J]. Plant Breeding, 2015, 134(4): 437-445.
- [23] 王军, 朱金燕, 周勇, 等. 基于染色体单片段代换系的水稻粒形 QTL 定位[J]. 作物学报, 2013, 39(4): 617-625. (Wang J, Zhu J Y, Zhou Y, et al. Mapping of QTLs for grain shape using chromosome single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(4): 617-625.)
- [24] 张晓祥, 时夏, 孙高阳, 等. 利用单片段代换系检测玉米花期相关性状 QTL[J]. 河南农业大学学报, 2015, 49(2): 140-144. (Zhang X X, Shi X, Sun G Y, et al. QTL analysis of flowering related traits based on the single segment substitution lines in maize[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2015, 49(2): 140-144.)
- [25] Ebitani T, Takeuchi Y, Nonoue Y, et al. Construction and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of Indica rice cultivar 'Kasalath' in a genetic background of Japonica elite cultivar 'Koshihikari' [J]. Breeding Science, 2005, 55(1): 65-73.
- [26] 张金巍, 韩粉霞, 陈明阳, 等. 利用选择回交导入群体定位大豆蛋白质含量 QTL[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(4): 433-442. (Zhang J W, Han F X, Chen M Y, et al. Detection of protein content QTL with random and extremely selected BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub> populations in soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(4): 433-442.)
- [27] 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.)
- [28] Yao D, Liu Z Z, Zhang J, et al. Analysis of quantitative trait loci for main plant traits in soybean[J]. Genetics and Molecular Research, 2015, 14(2): 6101-6109.
- [29] Yan L, Li Y H, Yang C Y, et al. Identification and validation of an over-dominant QTL controlling soybean seed weight using populations derived from *Glycine max* × *Glycine soja* [J]. Plant Breeding, 2014, 133: 632-637.
- [30] Liu W X, Kim M Y, van K, et al. QTL identification of yield-related traits and their association with flowering and maturity in soybean[J]. Journal of Crop Science and Biotechnology, 2011, 14(1): 65-70.
- [31] Toda K, Hirata K, Masuda R, et al. Relationship between mutations of the pectin methylesterase gene in soybean and the hardness of cooked beans[J]. Breeding Science, 2014, 64(4): 362-370.