

大豆脂肪含量遗传分析及 QTL 定位研究

姚丹¹, 王丕武², 张君², 刘占柱², 关淑艳¹, 刘思言¹, 曲静²

(1 吉林农业大学 生命科学学院, 吉林 长春 130118; 2 吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118)

摘要:以高蛋白大豆品种吉育 50 和高油大豆品种吉农 18 杂交后获得的 F₂ 及其衍生群体为材料, 采用主基因 + 多基因混合遗传模型和 QTL IciMapping v2.2 完备区间作图法研究大豆脂肪含量的遗传规律. 结果表明: 大豆脂肪含量表现为多基因遗传模型, 主要受多基因控制, 多基因遗传率为 79.15%; 对大豆脂肪含量进行 QTL 定位和分析, 共检测到 2 个主效 QTL 和 2 个微效 QTL, 分布于 12(G)、17(M) 和 22(F) 3 个连锁群上, 其中包括了 1 个在 2 年间稳定存在的主效 QTL.

关键词:大豆; 脂肪含量; 主基因 + 多基因混合遗传模型; SSR; 完备区间作图法; QTL 定位

中图分类号: S565.103

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2012)04-0438-06

Inheritance Analysis and Mapping QTL on Fat Content Trait in Soybean

YAO Dan¹, WANG Pi-wu², ZHANG Jun², LIU Zhan-zhu², GUAN Shu-yan¹, LIU Si-yan¹, QU Jing²

(1 College of Life Science, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China;

2 College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: Major genes plus polygene mixed inheritance model and QTL IciMapping v2.2 Inclusive Composite Interval Mapping were used to study the genetic regulation of soybean fat content in F₂ segregating population materials of high protein Jiyu50 and high fat Jinong18 parents. The results showed that the soybean fat content trait complied with the polygenic inheritance model and was controlled by polygene. Polygene genetic rate was 79.15%. Two major effective QTLs and two micro effective QTLs on soybean fat content were detected and distributed in 12 (G), 17 (M) and 22 (F) 3 linkage groups, including a stable major QTL in two years.

Key words: soybean; fat content; major genes plus polygene mixed inheritance model; SSR; Inclusive Composite Interval Mapping; QTL location

大豆是营养价值很高的作物, 大豆籽粒一般含有 w 为 19% ~ 20% 的脂肪, 以不饱和脂肪酸为主, 约占总脂肪酸总量的 80% ~ 90%, 饱和脂肪酸约占 6% ~ 20%^[1]. 许多学者研究表明, 大豆种子脂肪含量性状的遗传都是以加性效应为主的数量性状遗传, 受许多数量性状座位 (Quantitative trait loci, QTL) 和环境因子的共同影响^[2]. 传统的高油、高蛋白大豆育种主要通过个体表型进行选择, 育种效率低, 周期长, 因此仅采用传统育种途径对这些性状进

行选择有很大的难度^[3]. 分子遗传学的发展和 RFLP、RAPD、SSR、AFLP 等分子标记技术的出现, 可以通过标记辅助育种来选育与目标性状相关的品种, 特别是高密度大豆遗传图谱的构建, 将极大地推动育种事业的发展^[4].

1992 年 Diers 等^[5] 利用 RFLP 标记对大豆脂肪定位, 报道了 9 个表型变异解释率均在 10% 以上的与油分含量有关的 QTL, 位于连锁群 A 和 K 上. Lee 等^[6] 利用 2 个重组自交系群体和 RFLP 标记, 发现脂

收稿日期: 2012-04-24

作者简介: 姚丹 (1977—), 女, 副教授, 博士, E-mail: 810529668@qq.com

基金项目: 吉林省科技厅科技引导计划项目 (201101111); 吉林省教育厅科学技术研究项目 (2011-41); 吉林省财政厅项目 (201103); 吉林农业大学校内启动基金 (201242)

肪含量有关的 QTL 共 7 个,表型解释率大于 10% 的有 4 个,分别位于连锁群 R、C1 和 G 上.张忠臣等^[7]应用美国品种 Charleston 与东农 594 杂交衍生的 154 个 F_{10} RIL 群体,共检测到 4 个油分 QTL,其中 oil2、oil3、oil4 贡献率为 11.2% ~ 16.4%;梁慧珍等^[8]研究发现控制脂肪含量的 11 个 QTL 涉及 A1、A2、B2、C2 和 D2 等 5 条连锁群.葛振宇等^[9]在 E、H、I 连锁群上定位到 3 个与脂肪含量有关的 QTL,分别可解释 21.1%、17.2% 和 28.0% 的表型变异.国内外有关大豆脂肪含量 QTL 定位的研究很多,但多数都是以 1 年的数据为基础进行检测的,通过多年的数据进行 QTL 检测的报道尚少.从统计学上讲,同时分析多年的数据,能增大 QTL 的检测强度,准确估计 QTL 的位置和效应.

本研究以高蛋白大豆品种吉育 50 和高油大豆品种吉农 18 杂交后获得的 F_2 及其衍生群体为材料,采用主基因 + 多基因混合遗传模型 (Mixed genetic model) 和 QTL IciMapping v 2.2 完备区间作图法 (Inclusive Composite Interval Mapping, 简称 ICIM) 研究大豆脂肪含量的遗传规律,并连续 3 年对大豆脂肪含量进行 QTL 定位及效应分析,目的是探讨大豆脂肪含量的遗传特性、检测与脂肪含量相关的稳定存在的主效 QTL,以期应用分子标记辅助选择培育高脂肪大豆新品种提供理论参考.

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 试验材料 选取高蛋白大豆品种吉育 50 为母本 (P_1),高油大豆品种吉农 18 为父本 (P_2),于 2005 年夏季在吉林农业大学生物中心试验田中进行杂交,获得 F_0 种子,种植 F_0 ,收获 1 株种子产量为 450 粒的 F_1 单株,2007 年 5 月将单粒种成 450 个 F_2 单株,亲本 3 次重复,单株收获后考种;2008 年 5 月将 F_2 收获的 236 个单株形成 F_3 家系,田间采用随机区组试验设计,3 次重复,收获时每个家系随机收取 10 株,单株脱粒装袋.2009 年 5 月将 236 个 $F_{3,4}$ 家系种植于试验田中,随机区组设计,3 次重复.

1.1.2 引物 本研究参照 2003 年 Cregan 等^[10]发表的“大豆公共图谱”挑选引物,初步确定了 380 对 SSR 引物.挑选引物的标准为座位分布均匀且基因多样性程度高,并由大豆数据库 SoyBase (<http://soybase.agron.iastate.edu>) 中查询 SSR 的引物序列,引物由北京三博远志生物技术有限公司合成.

1.2 方法

1.2.1 大豆总 DNA 的提取 2007 年在田间 F_2 单

株上取等量大豆新鲜叶片,采用 SDS 法^[11]提取大豆基因组 DNA;2008—2009 年以 $F_{2,3}$ 和 $F_{3,4}$ 家系为材料,在每个家系中随机选择 15 株材料,取等量大豆新鲜叶片,混合后提取大豆基因组 DNA,同时提取其亲本基因组 DNA.

1.2.2 PCR 扩增及产物电泳检测 PCR 反应体系:10 × PCR Buffer 2.5 μ L、2.0 ng/ μ L 模板 DNA、SSR 引物 1 μ L、dNTPs (10 mmol/L) 1 μ L、Taq 酶 (4 U/ μ L) 0.25 μ L、 Mg^{2+} (10 mmol/L) 2.5 μ L,加 ddH₂O 至终体积 25.0 μ L.94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min;94 $^{\circ}$ C 变性 30 s,47 $^{\circ}$ C 退火 30 s,72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s,共 37 个循环;72 $^{\circ}$ C 延伸 8 min,4 $^{\circ}$ C 保存.扩增产物进行 80 g/L 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,65 W 恒功率电泳 90 ~ 120 min,用改进的 Sanguinetti 银染方法^[12]进行银染.

1.2.3 大豆脂肪含量的测定 2007—2009 年连续 3 年对大豆脂肪含量进行测定.具体方法:单株或家系混合脱粒后,取 50 g 样品利用近红外谷物品质分析仪 (BUCHI NIRLabN-200) 测得.

1.2.4 遗传分析方法 大豆脂肪含量的遗传分析采用盖钧镒等^[13]提出的主基因 + 多基因混合遗传模型中 P_1 、 F_1 、 P_2 、 F_2 和 $F_{2,3}$ 5 个世代联合分离分析法的遗传模型.

1.2.5 连锁图谱的绘制和 QTL 分析 利用 118 对在亲本间表现多态性的 SSR 引物在 F_2 分离群体中进行 PCR 扩增,对扩增产物进行统计:与父本相同的带型记为“1”,与母本相同的带型记为“2”,杂合带型记为“3”,缺失带型记为“-”.应用软件 Mapmaker Exp 3.0 进行图谱的构建^[14].利用“Group”命令进行标记间的连锁分析和分组,连锁标记数 < 8 的使用“Compare”命令进行排序,连锁标记数 \geq 8 的使用“Ripple”命令进行排序^[15-16],错误检测水平设为 1%,利用 Rosambi 函数将重组率转化为遗传图距 (cM).

采用 QTL IciMapping v 2.2 软件,联合 3 年的分子标记数据和表型数据对 F_2 及其衍生群体的脂肪含量进行完备区间作图,Step = 1.0 cM, PIN = 0.05, POU = 0.1,取 LOD = 2.5 为阈值,对 QTL 进行定位和效应估算^[17].

2 结果与分析

2.1 大豆脂肪含量的遗传分析

表 1 列出大豆吉育 50 (P_1) × 吉农 18 (P_2) 的 P_1 、 F_1 、 P_2 、 F_2 和 $F_{2,3}$ 等 5 个世代的脂肪含量次数分布数据.从表 1 可知, F_1 平均表现高于 P_1 亲本平均值, F_2 表现为 2 个峰态,可能是 2 个或多个分布的混合,

$F_{2:3}$ 表现为正偏态分布。

同样对于脂肪含量的遗传,也是先比较各个模型的 AIC 值及极大似然值(表 2),据 AIC 值最小原则,对于脂肪含量的遗传,AIC 值较低的 2 个模型为 C 和 E-1,其 AIC 值分别为 2 281.84 和 2 284.36,所以将这 2 个模型作为备选模型进行分析,进一步对模型进行适合性测验。

表 1 大豆吉育 50(P₁) × 吉农 18(P₂) 5 个世代的脂肪含量次数分布

Tab.1 The frequency distribution tables of fat content in 5 generations of soybean Jiyu50 × Jinong18

w (脂肪)/%	出现次数				
	P ₁	F ₁	P ₂	F ₂	F _{2:3}
17.36 ~ 17.82	2	0	0	2	4
17.82 ~ 18.27	2	0	0	2	6
18.27 ~ 18.73	0	0	0	8	9
18.73 ~ 19.18	7	0	0	7	25
19.18 ~ 19.64	6	0	0	12	46
19.64 ~ 20.09	3	1	0	15	43
20.09 ~ 20.55	0	4	0	13	65
20.55 ~ 21.00	0	10	0	18	10
21.00 ~ 21.46	0	5	0	31	8
21.46 ~ 21.92	0	0	1	36	6
21.92 ~ 22.37	0	0	3	28	2
22.37 ~ 22.83	0	0	0	42	3
22.83 ~ 23.28	0	0	4	15	0
23.28 ~ 23.74	0	0	7	6	3
23.74 ~ 24.19	0	0	5	1	6

表 2 5 个世代脂肪含量在不同遗传模型下的似然函数值和 AIC 值

Tab.2 The likelihood function values and the AIC values of fat content from 5 generations in different genetic model

模型	极大似然值	AIC 值	模型	极大似然值	AIC 值
A-1	-1 340.24	2 688.48	D	-1 168.30	2 360.61
A-2	-1 463.15	2 932.29	D-1	-1 149.83	2 311.66
A-3	-1 353.73	2 713.45	D-2	-1 226.37	2 466.73
A-4	-1 342.27	2 690.54	D-3	-1 144.18	2 303.37
B-1	-1 251.64	2 450.31	D-4	-1 147.21	2 308.41
B-2	-1 267.78	2 490.12	E	-1 138.96	2 287.56
B-3	-1 339.46	2 674.32	E-1	-1 134.17	2 284.36
B-4	-1 341.56	2 734.58	E-2	-1 176.23	2 378.45
B-5	-1 296.41	2 526.34	E-3	-1 213.45	2 422.16
B-6	-1 232.36	2 476.43	E-4	-1 156.47	2 345.31
C	-1 132.92	2 281.84	E-5	-1 149.58	2 311.45
C-1	-1 146.64	2 307.28	E-6	-1 158.64	2 347.41

根据 AIC 值最小和适合性测验的结果,E-1 模型(表 3)中有 6 个统计量达到显著水平,即有 6 个适合性检验统计量表明 E-1 模型与分离群体的分布是不一致的;而 C 模型(表 3)中只有 3 个统计量达到显著水平,即只有 3 个适合性检验统计量表明 C 模型与分离群体的分布是不一致的,说明绝大多数都是适合的。因此,研究确定 C 模型为脂肪含量的最适模型(AIC 值最小,适合性检测结果也最好),为多基因遗传模型,多基因遗传率为 79.15%。

表 3 脂肪含量遗传模型的适合性检验¹⁾

Tab.3 The suitability test of fat content genetic model

模型	世代	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
C	P ₁	0.00(0.99)	0.02(0.95)	0.44(0.46)	0.12(>0.05)	0.08(>0.05)
	F ₁	0.85(0.31)	1.17(0.28)	1.51(0.22)	0.14(>0.05)	0.07(>0.05)
	P ₂	0.06(0.81)	0.08(0.77)	0.03(0.86)	0.21(>0.05)	0.11(>0.05)
	F ₂	2.42(0.12)	4.83(0.00)*	0.71(0.56)	0.15(<0.05)*	0.06(>0.05)
	F _{2:3}	0.25(0.62)	0.00(0.95)	3.96(0.00)*	0.04(>0.05)	0.02(>0.05)
E-1	P ₁	0.00(1.00)	0.00(0.96)	0.36(0.78)	0.19(>0.05)	0.10(>0.05)
	F ₁	2.14(0.31)	1.21(0.27)	1.23(0.64)	0.16(>0.05)	0.09(>0.05)
	P ₂	0.07(0.79)	0.07(0.68)	0.05(0.72)	0.18(>0.05)	0.12(>0.05)
	F ₂	5.04(0.00)*	4.01(0.00)*	0.50(0.48)	0.17(<0.05)*	0.11(<0.05)*
	F _{2:3}	2.41(0.12)	2.62(0.19)	4.22(0.00)*	0.14(<0.05)*	0.08(>0.05)

1) 括号内为相应的概率;* 表示在 0.05 水平差异显著。

2.2 大豆脂肪含量在 F₂、F_{2:3} 分离群体中的表现

对亲本、F₂ 及其衍生的 F_{2:3} 家系分别进行脂肪含量的测定和分析。结果显示,脂肪含量在两亲本间差异较大,在 F₂ 及其衍生 F_{2:3} 家系中均表现为近正态分布且具有广泛的分布频率,呈现典型的数量遗传模式(图 1)。

w (脂肪)在 F₂ 分离群体中的变异幅度为 17.36% ~ 24.19%,其平均值略高于中亲值,偏向父本;在 F_{2:3} 家系中, w (脂肪)的变异幅度为 17.31% ~ 23.34%,平均值略低于中亲值,表现为中亲分离,偏向母本,后代中均有超亲分离现象。

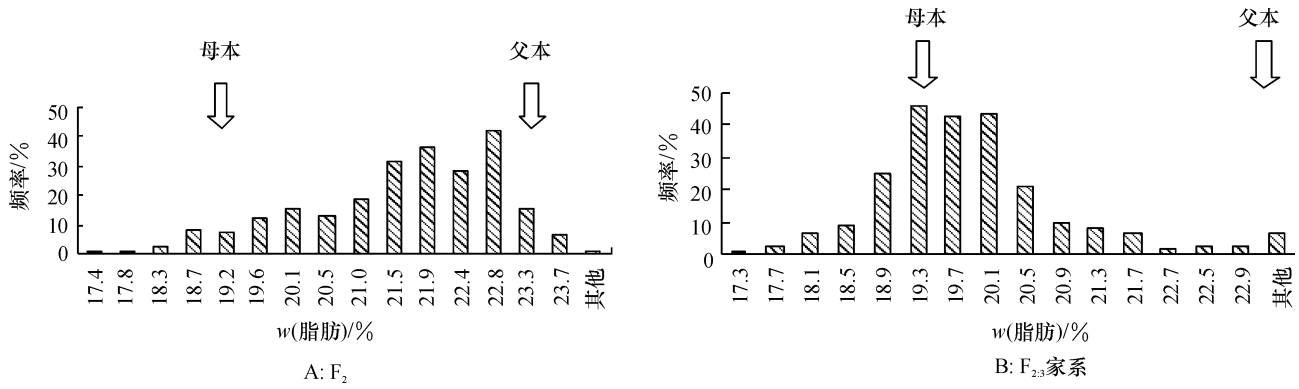


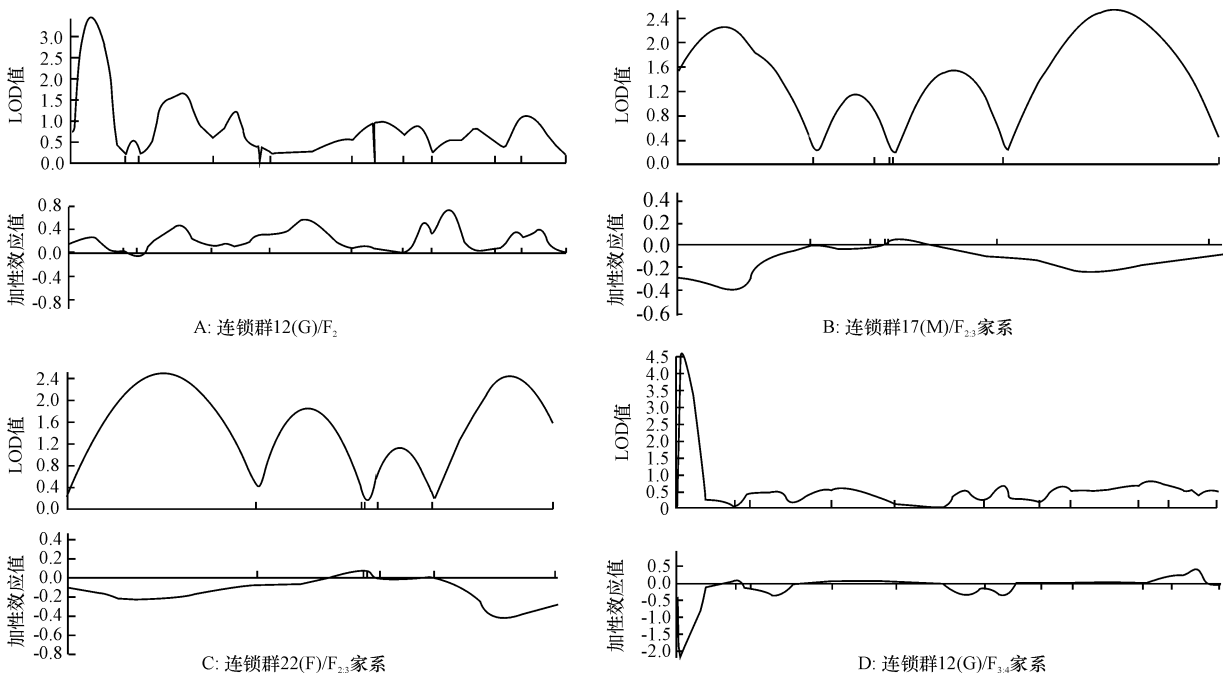
图1 大豆脂肪含量在 F₂ 和 F_{2,3} 家系中的频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of soybean fat content in F₂ and F_{2,3}

2.3 大豆脂肪含量 QTL 定位

先将本研究所选的 380 对 SSR 引物在父母本间进行多态性筛选,其中有 118 对引物在双亲中表现出多态性,多态率为 31.05%,再用所得 118 对 SSR 引物在 F₂ 分离群体的 236 个单株上进行 PCR 扩增,经 80 g/L 变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测后统计谱带信息. 利用 Mapmaker Exp 3.0 软件,调出数据文件,重组率 ≤ 0.50,推测可能的连锁群,以含有 2 个或 2

个以上标记的一组为 1 个连锁群,最终将 102 个 SSR 标记划分到 25 个连锁遗传群中,其中 16 个 SSR 标记未被整合进连锁群中,最终构建了一张包含 102 个标记的大豆 SSR 连锁遗传图谱. 总长度为 1 380.3 cM,标记间平均距离为 13.53 cM (目前未公开报道). 结合 3 年的分子数据和表型数据,利用 QTL Ici-Mapping v 2.2 完备区间作图法对大豆脂肪含量进行 QTL 定位,结果见图 2 及表 4.



A 图中从左至右 10 个标记位点分别为:Sat_342, Satt690, Sat_140, Satt570, Satt324, Sat_308, Satt594, Satt199, Sat_143, Sat_064; B 图中从左至右 6 个标记位点分别为: Satt150, Satt435, Satt463, Satt306, Sat_121, Satt308; C 图中从左至右 6 个标记位点分别为: Sct_199, Sat_074, Satt554, Satt510, Satt595, Sat_298; D 图中从左至右 10 个标记位点分别为: Sat_342, Satt690, Sat_140, Satt570, Satt324, Sat_308, Satt594, Satt199, Sat_143, Sat_064. 图中横坐标为连锁群的遗传距离及标记位点.

图2 完备区间作图法对 F₂ 分离群体 3 年大豆脂肪含量一维扫描 (ICIM - ADD) 的 LOD 曲线

Fig. 2 LOD curve of one dimensional ICIM (ICIM-ADD) for three-year fat content in F₂ segregating population

以 F_2 代单株为材料,一维扫描(ICIM-ADD)时检测到1个与大豆脂肪含量相关的主效 QTL,分布于12(G)连锁群上,可解释31.78%的表型变异,加性效应值为-0.82,表明增加脂肪含量的等位基因来源于父本吉农18.以 $F_{2,3}$ 家系为材料分析时,共检测到与大豆脂肪含量相关的2个微效 QTL(表4),分布于17(M)和22(F)2个连锁群上,加性效应值均为-0.21,表现为遗传负效应,即增加大豆脂肪含量的等位基因均来自于父本吉农18.以 $F_{3,4}$ 家系为材料,仅在12(G)连锁群 Sat_287 ~ Sat_342 标记区检

测到1个表型变异率为37.60%的主效 QTL,其加性效应值为-2.02,LOD值为4.64,距离第1个标记 Sat_287 的距离为13.0 cM,与在 F_2 中检测的 qOC-12-1 基因座的距离相差不超过5.0 cM,因此,研究初步认为在 F_2 和 $F_{3,4}$ 家系中检测到的2个 QTL 为同一稳定 QTL,可在今后的大豆高油标记辅助育种中加以应用.

以 F_2 以及 $F_{2,3}$ 、 $F_{3,4}$ 家系为材料,进行二维扫描(互作)分析时,具有明显加性效应的4个 QTL 在其坐标轴所对应的位置上均未检测到显著上位性互作.

表4 完备区间作图法(ICIM-ADD)检测到的大豆脂肪含量 QTLs¹⁾

Tab.4 QTLs of soybean fat content detected by ICIM-ADD method

群体	连锁群	基因座	标记区间	QTL 位置(前/后)/cM	LOD 值	加性效应	表型变异率/%
F_2	12(G)	qOC-12-1	Sat_287 ~ Sat_342	18.0/36.9	3.45	-0.82	31.78
$F_{2,3}$	17(M)	qOC-17-1	Sat_121 ~ Satt308	27.9/26.8	2.54	-0.21	3.65
	22(F)	qOC-22-1	Satt505 ~ Sct_199	27/27.4	2.52	-0.21	3.72
$F_{3,4}$	12(G)	qOC-12-1	Sat_287 ~ Sat_342	13.0/41.9	4.64	-2.02	37.60

1) 连锁群括号中的大写字母表示公共遗传图谱中的连锁群编号;QTL 位置(前/后)中“前”表示距标记区间中第1个标记的距离;“后”表示距标记区间中第2个标记的距离;QTL 命名采用美国大豆遗传协会2004年新制定的 QTL 命名规则.

3 讨论与结论

本研究利用盖钧镒等^[13]的主基因+多基因混合遗传模型中 P_1 、 F_1 、 P_2 、 F_2 和 $F_{2,3}$ 等5个世代联合分析法分析大豆脂肪含量的遗传方式.结果表明,大豆脂肪含量表现为多基因遗传模型,主要受多基因控制.该结果与徐鹏^[18]和王永军^[19]报道的结果基本一致,但与郑永战等^[20]关于脂肪含量的结果(即大豆脂肪含量受2对加性互补主基因+多基因控制,主基因遗传率为16.23%,多基因遗传率为53.49%)存在一定差异.其原因可能是本研究仅针对2个亲本间进行分析,另外,由于研究中使用的群体是杂交后的早期分离世代 F_2 和 $F_{2,3}$ 家系群体,不是稳定的 RIL 群体,相对于 RIL 群体本研究中所得遗传参数较少,而且用于统计分析的 F_2 数据不是平均值,导致试验结果受环境影响较大,因此,该结果还有待扩展到更多亲本间的分析和验证.

参照2003年大豆公共遗传图谱,将本研究中定位的大豆脂肪含量 QTL 与 SoyBase 库中已定位的大豆脂肪含量 QTL 进行比较.结果显示, $F_{2,3}$ 家系中位于17(M)上的 qPC-17-1 基因座与 SoyBase 库 M 连锁群中 Oil4-7 基因座比较,位于相同标记区间,但与第1个引物的距离相差超过5.0 cM,推测在相关区段附近可能存在脂肪含量相关的 QTL 簇.另外,通过与 SoyBase 库中相关脂肪含量 QTL 信息的比较,初步确

定了3个新的脂肪含量 QTL,即 qOC-12-1 (F_2)、qOC-22-1 ($F_{2,3}$) 和 qOC-12-1 ($F_{3,4}$),其中 qOC-12-1 (F_2 , $F_{3,4}$) 是1个在2年间稳定存在的主效 QTL,可在进一步的高脂肪分子标记辅助育种中加以验证和应用.

数量性状遗传体系的分离分析法和分子标记定位都可以进行数量性状的遗传研究,且二者的分析结果又可以相互印证.本研究中对于脂肪含量的遗传,5个世代(P_1 、 F_1 、 P_2 、 F_2 和 $F_{2,3}$ 群体)联合分析结果表明为多基因遗传模型;进行 QTL 定位分析时,在 F_2 以及 $F_{2,3}$ 、 $F_{3,4}$ 家系群体中共发现 LOD 值大小相近的2个主效 QTL、2个微效 QTL.总体来说,模型分析的结果与 QTL 定位的结果大体相近.但是,本研究利用主基因+多基因混合遗传模型分析时,并未检测到脂肪含量的主效 QTL,可能是分离分析方法仅可以检测出 QTL 定位分析中效应值较高的基因,而将其他一部分基因都归入到微效多基因的总概念之中.因此, QTL 定位分析中检测的主基因数目通常大于模型分析所检测的主基因数目,这一结果与王贤智等^[21]和徐鹏^[18]的结果基本一致.将传统遗传模型分析与现代分子标记技术结合起来,必将提高定位的准确性和效率,同时也将极大地减少浪费.

致谢:感谢吉林农业大学生物技术中心的老师和研究生对本研究的支持和帮助!

参考文献:

- [1] 翟凤林. 作物品质育种[M]. 北京:农业出版社,1988.
- [2] 宁海龙,杨庆凯,李文霞,等. 农艺措施对大豆籽粒蛋白质和脂肪含量的影响[J]. 东北农业大学学报, 2001,32(4):313-319.
- [3] 王晓丹. 大豆品质性状作图群体的构建及种子蛋白和脂肪含量 QTLs 的 SSR 标记分析[D]. 四川:四川农业大学,2005.
- [4] 方宣钧,吴为人,唐纪良. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京:科学出版社,2002.
- [5] DIERS B W, KEIM P, FEHRW R, et al. RFLP analysis of soybean seed protein and oil content [J]. Theoretical and Applied Genetics,1992,83:608-612.
- [6] LEE S H, BAILEY M A, MIAN M A, et al. RFLP loci associated with soybean seed protein and oil content across populations and locations[J]. Theoretical and Applied Genetics,1996,93:649-657.
- [7] 张忠臣,站秀玲,陈庆山,等. 大豆油分和蛋白性状的基因定位[J]. 大豆科学,2004,23(2):81-89.
- [8] 梁慧珍,王树峰,余永亮,等. 大豆异黄酮与脂肪、蛋白质含量基因定位分析[J]. 中国农业科学,2009,42(8):2652-2660.
- [9] 葛振宇,刘晓冰,刘宝辉,等. 大豆种子蛋白质和油分性状的 QTL 定位[J]. 大豆科学,2011,30(6):901-905.
- [10] CREGAN P B, JARIVK T, BUSH A L, et al. An integrated genetic linkage map of the soybean genome [J]. Crop Sci,1999,39(5):1464-1490.
- [11] 王关林,方宏筠. 植物基因工程原理与技术[M]. 2版. 北京:科学出版社,2002:742-744.
- [12] SANGUINETTI C J, DIAS NERO E, SIMPSON A J. Rapid silver staining and recovery of PCR products separated polyacrylamid gels [J]. Biotechniques,1994,17(7):914-921.
- [13] 盖钧镒,章元明,王建康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京:科学出版社,2003.
- [14] 王建康. 数量性状基因的完备区间作图法[J]. 作物学报,2009,35(2):1-7.
- [15] SCHNEIDER K A, BROTHERS M E, KELLY D J. Marker assisted selection to improve drought resistance in common bean [J]. Crop Sci,1997,37(1):51-60.
- [16] 刘峰,庄炳昌,张劲松,等. 大豆遗传图谱的构建和分析[J]. 遗传学报. 2000,27(11):1018-1026.
- [17] ZHANG Lu-yan, LI Hui-hui, LI Zhong-lai, et al. Interactions between markers can be caused by the dominance effect of QTL[J]. Genetics,2008,180:1177-1190.
- [18] 徐鹏. 大豆蛋白和油份含量的遗传分析及 QTL 定位[D]. 南京:南京农业大学,2006.
- [19] 王永军. 大豆重组自交系群体的构建与调整及其在遗传作图、抗花叶病毒基因定位和农艺及品质性状分析中的应用[D]. 南京:南京农业大学,2001.
- [20] 郑永战,盖均镒,周瑞宝,等. 大豆脂肪及脂肪酸组分含量的遗传分析[J]. 大豆科学,2007,26(6):801-806.
- [21] 王贤智,周蓉,单志慧,等. 不同种植密度下大豆产量性状的 QTL 分析[J]. 中国油料作物学报,2009,31(1):1-8.

【责任编辑 周志红】