

研究报告

Research Report

大豆油分含量稳定性 QTL 定位

沈岩茹^{1*}, 刘春燕^{2*}, 姜振峰¹, 王琳琳¹, 马占洲¹, 杨振^{1,3}, 辛大伟¹, 蒋洪蔚², 胡国华^{2,4}, 陈庆山¹

1 东北农业大学农学院, 哈尔滨, 150030

2 黑龙江省农垦科研育种中心, 哈尔滨, 150090

3 南京林业大学森林资源环境学院, 南京, 210037

4 国家大豆工程技术研究中心, 哈尔滨, 150050

*同等贡献作者

✉ 通讯作者: hugh757@vip.163.com; qshchen@126.com; ✉ 作者

豆科基因组学与遗传学, 2014 年, 第 5 卷, 第 4 篇 doi: 10.5376/lgg.cn.2014.05.0004

收稿日期: 2014 年 09 月 10 日

接受日期: 2014 年 09 月 10 日

发表日期: 2014 年 09 月 10 日

本文首次发表在《分子植物育种》(2014 年第 12 卷第 2 期 254-261 页)上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权, 再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播

引用格式(中文):

沈岩茹等, 2014, 大豆油分含量稳定性 QTL 定位, 豆科基因组学与遗传学(online), 5(4): 18-25 (doi: 10.5376/lgg.cn.2014.05.0004)

引用格式(英文):

Shen et al., 2014, QTL Analysis of Stability for Oil Content in Soybean, Douke Jiyinzuxue Yu Yichuanxue (online) (Legume Genomics and Genetics), 5(4): 18-25 (doi: 10.5376/lgg.cn.2014.05.0004)

摘要 以美国半矮秆大豆品种 Charleston 为母本(♀), 中国品系东农 594 为父本(♂)杂交, 衍生的 F₂:12~F₂:14 含 147 个重组自交系, 2007~2009 年分别在 3 个环境下种植, 测定收获大豆种子油分含量。采用 Shukla 法计算油分含量的遗传稳定性, 将稳定性结果利用复合区间模型和混合线性模型的复合区间作图法进行 QTL 分析。4 个大豆油分稳定性 QTL(sqOIL7-1, sqOIL8-1, sqOIL15-1 和 sqOIL12-1)通过复合区间作图法检测到, 他们分别位于连锁群 D1a、D1b、J 和 G 上, 贡献率分别为 5.33%、14.61%、5.83% 和 5.37%。混合区间作图法检测到 4 对上位性 QTL, 贡献率分别为 5.65%、11.42%、15.19% 和 18.32%。研究结果对大豆油分含量重要基因的挖掘及油分相关性状的分子辅助育种提供了重要理论依据。

关键词 大豆; 油分; QTL; 稳定性

QTL Analysis of Stability for Oil Content in Soybean

Shen Yanru^{1*}, Liu Chunyan^{2*}, Jiang Zhenfeng¹, Wang Linlin¹, Ma Zhanzhou¹, Yang Zhen^{1,3}, Xin Dawei¹, Jiang Hongwei², Hu Guohua^{2,4**}, Chen Qingshan^{1**}

1 College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin, 150030

2 The Crop Research and Breeding Center of Land-Reclamation, Harbin, 150090

3 College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing, 210037

4 The National Research Center of Soybean Engineering and Technology, Harbin, 150050

* These authors contributed equally to this paper

✉ Corresponding author, hugh757@vip.163.com; qshchen@126.com; ✉ Authors

Abstract The F₂:12~F₂:14 RIL population including 147 lines derived from a cross between Charleston (An American semi-dwarf cultivar) and Dongnong 594 (a Chinese line) were used to identify quantitative trait loci (QTL) associated with oil content. We planted the RIL population from 2007 to 2009 in three different environments. The seeds were harvested for the measurement of oil content. Shukla ANOVA method was used to analyze the genetic stability of oil content, and with which the related QTLs were mapped by Composite Interval Mapping (CIM) and Mixed Composite Interval Mapping (MCIM). Four QTLs (sqOIL7-1, sqOIL8-1, sqOIL15-1, and sqOIL12-1) on D1a, D1b, J, and G linkage groups were detected for stability of oil content by CIM, accounting for 5.33%, 14.61%, 5.83%, and 5.37% of the general phenotypic variation, respectively. By MCIM, four pair epistatic QTLs were detected, accounting for 5.65%, 11.42%, 15.19% and 18.32% of the general phenotypic variation, respectively.

The results of this study supply an important theoretical foundation to the gene mining and molecular assistant breeding of soybean oil content.

Keywords Soybean; Oil; QTL; Stability

大豆油分含量属于数量性状, 很容易受环境影响。在国内外有关大豆油分含量及组分的QTL 定位研究有很多(Yuan et al., 2002; 吴晓雷等, 2001; Ka- belka et al., 2004; Panthee et al., 2005; 徐鹏等, 2007; 任君等, 2011), 大部分育种工作者只从数量遗传学 和现代分子生物学的角度对与品质有关的性状的 QTL 进行定位分析(Yuan et al., 2002; Concibido et al., 2003; Smalley et al., 2004; Panthee et al., 2005; Rein- precht et al., 2006; 曹永强等, 2012)。Concibido 等(2003)、Reinprecht 等(2006)、王瑞霞等(2012)、刘春燕等(2011)、Qi 等(2011)和张晶莹等(2012)也在多点多 年的条件下试图寻找能够在多环境下重复出现的 QTL截止到目前, 这些报道都没有直接对大豆品质 稳定性进行 QTL 定位研究而都是基于大豆品质表型值的 QTL 定位研究国内外在品种性状稳定性方面的研究还主要停留在数量遗传学的阶段(王贤智, 2008)虽然在不同环境条件下大豆油分含量稳定性和它的表型值有一定的相关性(王玫和赵军, 1988, 黑龙江农业科学, (3): 9-13, 27), 但从遗传学 和统计学的角度看还是存在很大区别的。

所以, 性状的遗传稳定性是了解大豆油分含量分子遗传机制 的关键, 也是从分子辅助育种的角度对大豆油分改良的关键。

性状分子机制遗传的稳定性是指在不同环境条 件下, 品种表现出的较为均一稳定的变化和高低相对一致的生产性能(许乃银等, 2001)。Shukla 方差分 析被作为分析作物品种与环境互作(gene and environment, GE) 较为理想的方法在于其统计特性较好, 适合于农作物品种 GE 互作方差的同质性检验和二者间的相互比较。张群远和孔繁玲(1997)以 Shukla 方法为基础, 通过对黄河流域棉花区试的一套数据分析, 发展了一套分解地点内品种×年份(V×Y)和年 份内品种×地点(V×S)方差到品种的方法。

本研究对 3 年 3 点的多环境下的Charleston (♀)

和东农 594 (♂)构建的大豆重组自交系进行油分含量测定, 其评价指标为 Shukla 稳定性方差。在此基础上, 多年多点的油分含量也通过Shukla 方差进行稳定性评价, 采用复合区间作图法(CIM)和混合区间作图法(MCIM)进行大豆油分含量稳定性的 QTL 定位研究, 研究结果对今后的大豆品种改良和优质品种的选育都有重要的参考价值和一定的指导意义。

1 结果和分析

1.1 在双亲及群体中大豆油分含量的表现

Charleston 和东农 594 这两个亲本油分含量差异较大(表 1), 群体中油分含量稳定性方差的分布如表 2 所示, RIL 群体的油分含量稳定性呈现典型的数 量遗传模式—近似正态的连续分布。

1.2 控制大豆油分含量的 QTL 效应分析

采用复合区间作图法分析后检测到 4 个大豆油 分稳定性的 QTL(表 3), sqOIL7-1、sqOIL8-1、sqOIL- 15-1 和 sqOIL12-1, 分别位于连锁群 D1a(GM1)、D1b(GM2)、J (GM16) 和 G(GM18), 如图 1 所示标记区间为 Satt502~Satt342、Satt428~Satt266、Satt457~Satt- 244 (Satt547) 和 Satt199~Satt505, 阈值在 2.01~3.52 之间, 贡献率在 5.33%~14.61%之间, 加性效应在 5.33~14.61 之间, 共解释表型变异的 31.14%。sqOIL-8-1(3.52) 阈值最高解释的表型变异也最大(14.61%), 其余 QTL 位点的可解释表型变异均在5%多一点。

利用混合线性模型的复合区间作图法 (MCIM) 得到 1 个主效 QTL, 标记区间为 Satt414~Satt380, 位于连锁群 J(GM16), 贡献率为 5.2%, 加性效应为 0.08**。在上位互作效应分析中, 检测到 4 对上位性 QTLs(表 4), 互作连锁群为 A1(Gm5)×H(Gm12)、A1(Gm5)×J(GM16)、C2(Gm6)×D1a(Gm1) 和 J(Gm16)×J(Gm16), 如图 2, 上位效应值在 0.08~0.14 之间, 贡献率在 5.65%~18.32%之间, 共解释表型变异的 51.18%。

表 1 亲本和 RIL 群体中油份含量的分布

Table 1 Distribution of soybean oil contents in parents and RIL population

亲本 Parents			群体 Population					
年份/ 地点 Year/Site	查尔斯顿(♀) Charleston (♀)	东农 594 (♂) Dongnong 594 (♂)	最小值(%) Min (%)	最大值(%) Max (%)	平均值(%) Mean (%)	标准差 SD	峰度 Kurt	偏度 Skew
07-A	20.51	18.47	18.86	22.96	20.99	0.73	-0.23	0.11
07-B	21.21	19.07	16.77	21.91	19.41	1.01	-0.003	0.16
07-C	22.21	18.71	17.29	23.49	20.46	1.16	-0.07	0.13
08-A	21.80	19.89	18.64	22.76	20.93	0.79	-0.29	0.29
08-B	21.77	20.73	19.14	24.13	22.08	1.05	-0.73	0.40
08-C	21.89	20.31	18.64	23.57	21.60	0.93	-0.44	0.08
09-A	21.24	18.96	17.85	22.28	20.42	0.67	-0.59	1.46
09-B	20.93	20.07	19.16	21.98	20.93	0.47	-0.70	0.91
09-C	21.36	20.26	19.08	21.79	20.71	0.55	-0.74	0.56

注: A: 红兴隆农场科研所; B: 佳木斯农业科学研究所试验基地; C: 黑龙江省农垦科研育种中心试验基地

Note: A: Hongxinglong Farm Reseach; B: Experimental Farm of Institute of Agricultural Science in Jiamusi; C: Experimental farm of The Crop Reseach and Breeding of Land-Reclanation of Heilongjiang Prov

表2 亲本和RIL 群体中油份含量稳定性方差的分布

Table 2 Distribution of stability of soybean oil contents in parents and RIL population

亲本 Parents			群体 Population					
查尔斯顿(♀) Charleston (♀)	东农 594 (♂) Dongnong 594 (♂)		最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	标准差 SD	峰度 Kurt	偏度 Skew
0.56	1.35		0.24	1.65	0.95	0.17	0.78	1.1

表3 大豆油分含量稳定性QTLs (CIM)

Table 3 QTLs associated with stability of oil contents in soybean (CIM)

QTL	标记区间 Marker interval	阈值 LOD	加性效应 Additive effect	贡献率(%) R^2 (%)
<i>sqOIL7-1</i>	Satt502~Satt342	2.13	0.06	5.33
<i>sqOIL8-1</i>	Satt428~Satt266	3.52	0.11	14.61
<i>sqOIL15-1</i>	Satt457~Satt244 (Satt547)	2.04	-0.07	5.83
<i>sqOIL12-1</i>	Satt199~Satt505	2.01	-0.07	5.37

表4 大豆油分含量稳定性的主效, 上位效应QTL

Table 4 Main effects and epistatic effects of QTL for stability of oil contents

标记区间 Marker interval	标记区间 Marker interval	阈值 LOD	Ai	H^2 (Ai)	Aj	H^2 (Aj)	上位效应 AAij	H^2 (AAij)
Satt449~Satt155	Satt191~Satt293	5.57					-0.13	0.157 9
Satt276~Sat_119	Sat_093~Sat_076	3.75					-0.11**	0.114 2
Sat_092~Satt460	Satt528~Satt175	4.73					0.14	0.183 2
Satt457~Satt244 (Satt547)	Satt414~Satt380	4.17			0.08**	0.052	0.08**	0.056 5

注: **: P<0.005; *: P<0.05

Note: **: P<0.005; *: P<0.05

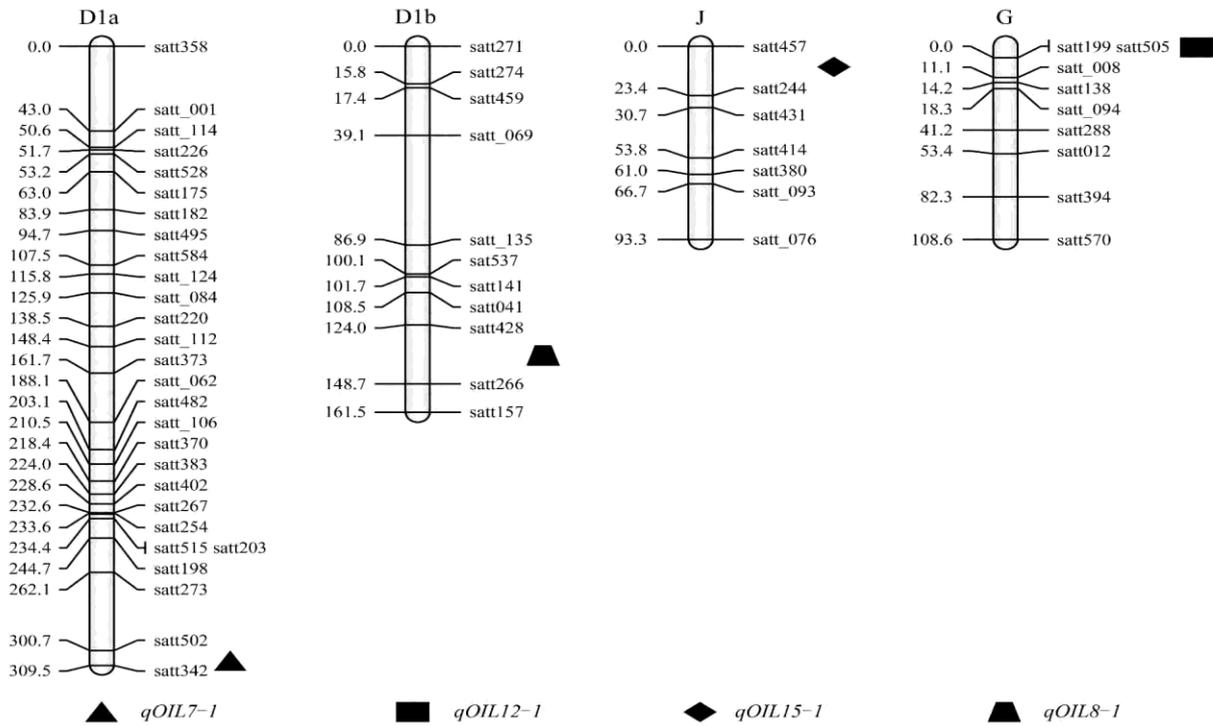


图1 大豆油分稳定性QTL 在连锁群上的分布

Figure 1 QTL of stability of oil content in soybean on linkage group

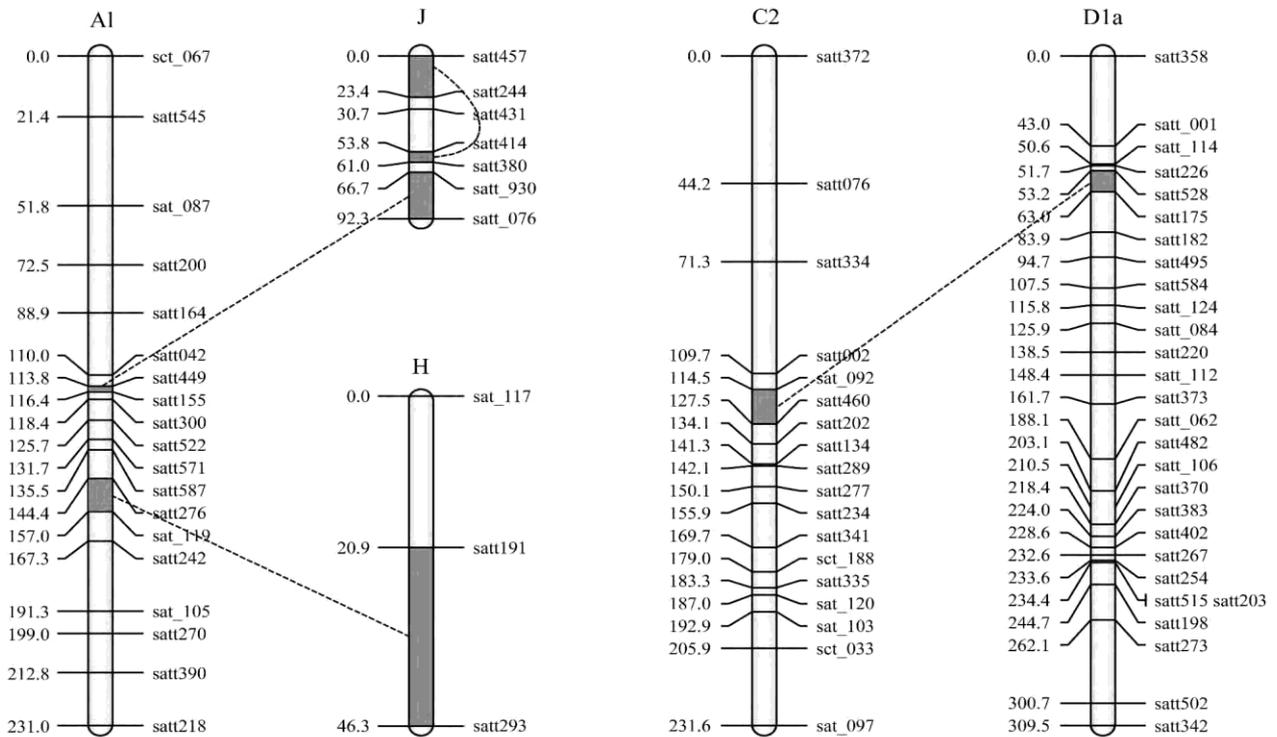


图 2 大豆油分含量稳定性的主效, 上位效应 QTL 在连锁群上的分布

注: 虚线: 两个片段的互作关系

Figure 2 Distribution of main-effect and epistatic QTLs associated with stability of oil content on linkage groups

Note: Dashed: Interaction between two fragments

2 讨论

2.1 分析表型数据的方法比较

基因和环境的互作效应是影响性状稳定性的一个重要因素, 合理有效的对所定位的 QTL 位点进行其环境效应的分析, 是评价 QTL 重要性的关键因素, 也同时直接影响着 QTL 位点在分子辅助育种中的应用。在众多表型数据分析方法中, 用于研究作物 GE 互作效应的方法有很多, 其中以 Shukla 互作方差分解法、Eberhart-Russell 回归分析法和 AMMI 模型分析法(又叫加性主效应和乘积交互模型)为主。

作物品种的稳定性对环境影响的反应机制同时存在常规的线性关系和非线性关系。Eberhart-Russell 回归分析方法的基础是环境指数与作物品种的目标性状间存在的显著的直线回归关系, 而在利用此方法分析时, 由于环境指数含有变量, 就产生了一个不科学的结果, 即 X 和 Y 不能相互独立, 这与回归分析的基本理论是相违背的, 这也使得方差分析结果的显著性的不真实性凸显(许乃银等, 2004)。采用 Shukla 则不会有这种现象出现, Shukla 方差分析法打破了所用模型的局限性, 可以较直接的通过比较得出作物品种间稳定性的差异, 这一良好的统计分析特性, 使其成为目前分析农作物 GE 互作方差较理想的方法(许乃银等, 2004)。同时, 本研究结果进一步证实了利用 Shukla 方法分析作物品质稳定性存在一定的优势。

2.2 油分相关重要位点

本研究获得的控制大豆油分含量稳定性的 QTL 经与大豆公共图谱(Soybase 网站)比对, 结果表明与其一致性很高。本研究得到的 *sqOIL7-1* (Satt502~ Satt342)在公共图谱上也位于连锁群 D1a(GM1), 其附近的标记性状较多, 有玉米蠕虫抗性 *CEW7-5*、*lf lgh1-1*、*oil-23-2*、*Podmat1-2*; *sqOIL8-1* (Satt428~Satt266)位于连锁群 D1b(GM2)和公共图谱上一样, 其附近的标记性状有 *phytoph 4-2*、*prot 21-4* 和 *oil 20-2* 等; *sqOIL12-1* (Satt199~Satt505)在公共图谱和研究中都位于连锁群 G(GM18), 其附近的标记性状有 *prot 1-8*、*prot 3-8*、*prot 3-9*、*prot 3-10*、*oil 4-7* 和 *oil 4-8*。但例外的是 *sqOIL15-1* (Satt457~Satt244(Satt547)), 左翼标记 *Satt457* 在公共图谱上位于连锁群

C2 (Gm6); 右翼标记 *Satt244*(*Satt547*) 在公共图谱上位于连锁群 J(Gm16), 而且两个标记间的距离也非常小, 达到 2.75cM, 附近的标记性状有 *LASH 1-3*、*SCN28-4*、*SCN29-2*、*SCN 29-6*、*stear 1-2* 和 *WUE1-5*。综上所述, QTL 位点所在区段不仅可以控制大豆油分稳定性, 还能影响其他农艺性状。造成这种现象的原因可能是该位点富集了控制不同性状的多个基因, 也可能是一些重要的调控元件影响了多个性状。在公共图谱上, 互作分析中得到的主效 QTL (*Satt414~Satt380*)也位于连锁群 J(GM16), 与本研究结果一致, 同时标记附近的性状有 *BSR 1-2*、*Fflr 9-3*、*oil5-2*、*oil16-4*、*oil20-3*、*Prot 4-7*、*R3 1-2*、*R7 1-2*、*Sd sct 1-10*、*Sd wt 2-6* 和 *Sd wt4-4*, 该主效 QTL 标记的性状 QTL 较多, 基因分布集中, 有利于油分性状保持相对的稳定性, 是非常重要的连锁群区段。

2.3 大豆油分含量稳定性 QTL 定位的意义

长期以来, 多数学者对于大豆农艺性状 QTL 的分析多是对于一一年多点、多年多点等多环境下相关性状的均值进行 QTL 定位和 GE 互作分析, 关于农艺性状的稳定性的分析在大豆作物(Jansen et al., 1995; 年海等, 1997; 陈佳琴等, 2011; 孙恩玉等, 2007)及其他作物中, 如水稻(张坚勇等, 2004a; 2004b)、小麦(张斯梅等, 2012)、旱地小麦(常磊和柴守玺, 2006)和高油玉米(姜海鹰等, 2007)也都仅仅进行了一般性评价。目前对多年多点等多环境下相关性状的稳定性进行 QTL 定位及分析的相关报道较少, 至今国内外只有王贤智(2008)对大豆产量相关性状的稳定性进行了 QTL 定位与分析, 与大豆油分含量稳定性 QTL 的定位与分析有关的文章却很少。本研究采用复合区间作图法(CIM)检测得到 4 个控制大豆油分稳定性 QTLs, 利用混合区间作图法(MC-IM)检测到 1 个主效 QTL 及 4 对上位性互作 QTLs; 这些检测到的控制大豆油分含量稳定性的 QTLs 与公共图谱上相应的 QTLs 比较, 有较好的一致性, 而且在该连锁群区段集中分布很多控制大豆油分、蛋白、产量性状及其他性状的基因, 潜在的应用价值很大。同时, 本研究的创新之处在于对大豆油分含量进行 Shukla 方差估算后, 将

估算结果作为油分含量稳定性的性状值去对大豆油分含量稳定性 QTL 进行定位研究, 从一个新的角度试着对大豆油分 QTL 位点的稳定性进行鉴定。本研究结果是大豆油分的分子辅助育种不可或缺的理论参考。

3 材料与方法

3.1 QTL 定位群体

RIL 群体是以油分含量上有显著差异的美国半矮秆大豆查尔斯顿(中国农业科学院作物科学研究所提供)为母本和东农 594 (东北农业大学大豆研究所提供)为父本杂交组建的 147 个 F2:12~F2:14 重组自交系株系, 2007~2009 年连续 3 年种植于红兴隆农场科研所、黑龙江省农垦科研育种中心试验基地和佳木斯农业科学研究所试验基地, 随机区组设计, 5 m 行长, 重复 2 次, 群体及亲本在各个环境位点的种植管理参照正常大田管理。

3.2 油分含量表型数据采集

油分含量的数据是在群体中各个单株的种子水分含量降到 14% 左右的时候, 采用近红外谷物分析仪(型号: Infratec™1241)对亲本和重组自交系群体的种子油分含量进行测定。每个株系的表型值为其随机选取的 3 个单株的种子油分含量的平均值。

3.3 统计分析

遗传图谱由 Chen 等(2005)构建, 该图谱的总长度为 1 913.5 cM, 包含有 20 条连锁群, 161 个标记, 各标记间平均距离为 11.89 cM, 相较于大豆公共图谱 (Cregan et al, 1999), 一致性较好, 大部分连锁群上的标记间的线性关系相同。首先对估算的 Shukla 稳定方差进行平方根转换后, 利用 Windows QTL Cartographer Ver. 2.5 (<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>) 进行复合区间作图, 扫描所有连锁群 QTL, 用排列测验法(Permutation test)估算各性状 LOD 显著性阈值, 重复抽样 1 000 次(刘春燕等, 2011; 姜振峰, 2010)。通过 QTL Mapper Ver. 2.0 (朱军和许馥华, 1994)的混合线性模型的复合区间作图法进行主效 QTL 分析和上位性分析。采用 McCouch 等(1997)方法对定位的 QTL 命名。

3.4 大豆油分含量方差分析

利用 Shukla 方差分析法对大豆油分含量进行估算假设在 n 个环境下有 g 个株系那么 Shukla 方差估算公式具体如下:

$$\sigma_e^2 = \frac{g(g-1)\sum_{i=1}^n(Y_{ij} - \bar{Y}_i - \bar{Y}_j + \bar{Y})^2 - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^g (Y_{ij} - \bar{Y}_i - \bar{Y}_j + \bar{Y})^2}{(g-1)(g-2)(n-1)}$$

其中 Y_i 为第 i 个株系在 j 个环境下的平均值, Y_j 为 i 个株系在第 j 个环境下的平均值, Y_{ij} 为第 i 个株系在第 j 个环境下的表型值, Y 为总体平均值。

作者贡献

沈岩茹和刘春燕是本研究的实验设计和实验研究的执行人, 完成论文初稿的写作; 马占洲和王琳琳完成数据分析; 辛大伟和杨振参与实验设计, 试验结果分析及论文写作与修改; 蒋洪蔚和姜振峰是项目的构思者; 陈庆山和胡国华是项目的构思者和负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由黑龙江省教育厅新世纪优秀人才项目(1252-NCET-004)、863 计划(2012AA101106)、国家现代农业产业体系建设专项(CARS-04-02A)、黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD201213)、国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAD35B06-1)共同资助。

参考文献

- Cao Y.Q., Song S.H., and Dong L.J., 2012, Research progress on heredity of protein and oil content in soybean, *Dadou Kexue (Soybean Science)*, 31(2): 316-319 (曹永强, 宋书宏, 董丽杰, 2012, 大豆蛋白质和油分含量遗传研究进展, *大豆科学*, 31(2): 316-319)
- Chang L., and Chai S.X., 2006, Application of AMMI model in the stability analysis of spring wheat in rainfed areas, *Sheng-tai Xuebao (Acta Ecologica Sinica)*, 26(11): 3677-3684 (常磊, 柴守玺, 2006, AMMI 模型在旱地春小麦稳定性分析中的应用, *生态学报*, 26(11): 3677-3684)
- Chen J.Q., Zhu X.T., Yang C.J., Huang J.B., and Tan C.Y., 2011, Yielding ability and stability of soybean lines in Guizhou regional test, *Guizhou Nongye Kexue (Guizhou*

- Agricultural Sciences), 39(11): 31-33 (陈佳琴, 朱星陶, 杨春杰, 黄建斌, 谭春燕, 2011, 贵州省大豆区试品系丰产稳定性分析, 贵州农业科学, 39(11): 31-33)
- Chen Q.S., Zhang Z.C., Liu C.Y., Wang W.Q., and Li W.B., 2005, Construction of soybean genetic map with RIL population by Charleston×Dongnong 594, Agricultural Sciences in China, 4(11): 801-805
- Concibido V.C., Vallee B., Mclaird P., Pineda N., Meyer J., Hummel L., Yang J., Wu K., and Delannay X., 2003, Introgression of a quantitative trait locus for yield from *Glycinesoja* into commercial soybean cultivars, Theor. Appl. Genet., 106(4): 575-582
- Cregan P.B., Jarvik T., Bush A.L., Shoemaker R.C., Lark K.G., Kahler A.L., Kaya N., Vantoai T.T., Lohnes D.G., Chung J., and Specht J.E., 1999, An integrated genetic linkage map of the soybean genome, Crop Sci., 39: 1464-1490
- Jansen R.C., van Ooijien J.M., Stam P., Lister C., and Dean C., 1995, Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci, Theor. Appl. Genet., 91(1): 33-37
- Jiang H.Y., Zhang B.S., Xing J.M., Li Y.L., Fan M., Song T.M., Dai J.R., and Chen S.J., 2007, Grain quality traits stability of high oil corn hybrids and high oil Xenla, Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica), 33(12): 2047-2052 (姜海鹰, 张宝石, 邢吉敏, 李玉玲, 樊敏, 宋同明, 戴景瑞, 陈绍江, 2007, 高油玉米杂交种品质及其花粉直感效应的稳定性分析, 作物学报, 33(12): 2047-2052)
- Jiang Z.F., 2010, QTL analysis on the genetic effect and their environmental interactions of oil and protein content in soybean, Dissertation for Ph.D., Northeast Forestry University, Supervisor: Chen Q.S., pp.107-108 (姜振峰, 2010, 大豆大豆油分和蛋白质含量遗传效应及与环境互作效应QTL分析, 博士学位论文, 东北林业大学, 导师: 陈庆山, pp.107-108)
- Kabelka E.A., Diers B.W., Fehr W.R., LeRoy A.R., Baianu I.C., You T., Neece D.J., and Nelson R.L., 2004, Putative alleles for increased yield from soybean plant introductions, Crop Sci., 44(3): 784-791
- Liu C.Y., Qi Z.M., Han D.W., Shan D.P., Jiang H.W., Chen Q.S., and Hu G.H., 2011, QTL analysis of yield components on soybean under different environment, Dongbei Nongye Daxue Xuebao (Journal of Northeast Agricultural University), 41(11): 1-9 (刘春燕, 齐照明, 韩冬伟, 单大鹏, 蒋洪蔚, 陈庆山, 胡国华, 2011, 大豆产量相关性状的多年多点QTL分析, 东北农业大学学报, 41(11): 1-9)
- McCouch S.R., Cho Y.G., Yano M., Paul E., Blinstrub M., Morishima H., and Kinoshita T., 1997, Report on QTL nomenclature, Rice Genetics Newsletter, 14: 11-13
- Nian H., Wang J.L., Yang X.X., Yang Q.K., Chen Y., Luan X.Y., Liu Z.T., Wang D.Q., Zhang R.S., Wang Y.Z., Liu G.F., and Cui Y.G., 1997, Study on stability of main chemical traits in soybeans, Dadou Kexue (Soybean Science), 16(2): 118-124 (年海, 王金陵, 杨晓新, 杨庆凯, 陈怡, 栾晓燕, 刘忠堂, 王大秋, 张仁双, 王雅珍, 刘国范, 崔玉瑰, 1997, 大豆主要品质形状稳定性, 大豆科学, 16(2): 118-124)
- Panthee D.R., Pantalone V.R., West D.R., Saxton A.M., and Sams C.E., 2005, Quantitative trait loci for seed protein and oil concentration, and seed size in soybean, Crop Sci., 45(5): 2015-2022
- Qi Z.M., Wu Q., and Han X., Sun Y.N., Du X.Y., Liu C.Y., Jiang H.W., Hu G.H., and Chen Q.S., 2011, Soybean oil content QTL mapping and integrating with meta-analysis method for mining genes, Euphytica, 179(3): 499-514
- Reinprecht Y., Poyso V.W., Yu K., Rajcan I., Ablett G.R., and Pauls K.P., 2006, Seed and agronomic QTL in low linolenic acid, lipoxygenase-free soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) germplasm, Genome, 49(12): 1510-1527
- Ren J., Liu X.Y., and Zhu B.G., 2011, SSR mark of soybean oil content and QTL localization, Shanxi Nongye Kexue (Journal of Shanxi Agricultural Sciences), 39(3): 210-212 (任君, 刘学义, 朱保葛, 2011, 大豆油分含量 SSR标记和QTL定位, 山西农业科学, 39(3): 210-212)
- Smalley M.D., Fehr W.R., Cianzio S.R., Han F., Sebastian S.A., and Streit L.G., 2004, Quantitative trait loci for soybean seed yield in elite and plant introduction germplasm, Crop Sci., 44(2): 436-442
- Sun E.Y., Liu J.G., and Zhao H.G., 2007, Analysis on stability of soybean varieties, Liaoning Nongye Kexue (Liaoning Agricultural Sciences), (3): 25-27 (孙恩玉, 刘金刚, 赵洪阁, 2007, 大豆品种的稳定性分析, 辽宁农业科学, (3): 25-27)
- Wang R.X., Zhang X.Y., Wu K., Qian Z.G., Yan C.S., You G.X., and Xiao S.H., 2012, The stability of QTL mapping for thousand grain weight in multiple ecological environments,

- Mailei Zuowu Xuebao (Journal of Triticeae Crops), 32 (1): 1-6 (王瑞霞, 张秀英, 吴科, 钱兆国, 闫长生, 游光霞, 肖世和, 2012, 多个环境下小麦千粒重 QTL 定位的稳定性分析, 麦类作物学报, 32(1): 1-6)
- Wang X.Z., 2008, Inheritance, stability analysis and QTL mapping of yield related traits in soybean, Dissertation for Ph. D., Chinese Academy of Agricultural Sciences, Supervisor: Zhou X.A., pp.74-77 (王贤智, 2008, 大豆产量相关性状的遗传与稳定性分析及 QTL 定位研究, 博士学位论文, 中国农业科学院, 导师: 周新安, pp.74-77)
- Wu X.L., Hu C.Y., Wang Y.J., Zhang Z.Y., Dong F.Y., Zhang J.S., Chen S.Y., and Gai J.Y., 2001, Construction and analysis of a genetic linkage map of soybean, Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica), 28(11): 1051-1061 (吴晓雷, 贺超英, 王永军, 张志永, 东方阳, 张劲松, 陈受宜, 盖钧镒, 2001, 对大豆遗传连锁图谱的构建和分析, 遗传学报, 28 (11): 1051-1061)
- Xu N.Y., Chen X.S., Di J.C., Xiao S.H., and Liu J.G., 2004, Discussion on cotton varieties analysis methods in cotton division test, Jiangxi Xuebao (Jiangxi Cotton), 26 (4): 9-13 (许乃银, 陈旭升, 狄佳春, 肖松华, 刘剑光, 2004, 棉花区域实验中品种稳定性方法探讨, 江西棉花, 26(4): 9-13)
- Xu P., Wang H., Li Q., Gai J.Y., and Yu D.Y., 2007, Mapping QTLs related to oil content of soybeans, Yichuan (Hereditas (Beijing)), 29(1): 92-96 (徐鹏, 王慧, 李群, 盖钧镒, 喻德跃, 2007, 大豆油份含量 QTL 的定位, 遗传, 29(1): 92-96)
- Xu N.Y., Chen X.S., Guo Z.G., Zhang J.Y., Xiao S.H., Di J.C., and Liu J.G., 2001, Application of AMMI model in the cotton region test, Jiangsu Nonrye Xuebao (Jiangsu Journal of Agricultural Sciences), 17(4): 205-210 (许乃银, 陈旭升, 郭志刚, 张坚勇, 肖松华, 狄佳春, 刘剑光, 2001, AM- MI 模型在棉花区试数据分析中的应用, 江苏农业学报, 17(4): 205-210)
- Yuan J., Njiti V.N., Meksem K., Iqbal M.J., Triwitayakorn K., Kassem M.A., Davis G.T., Schmidt M.E., and Lighfoot D.A., 2002, Quantitative trait loci in two soybean recombinant inbred line populations segregating for yield and disease resistance, Crop Sci., 42(1): 271-277
- Zhang J.Y., Ge Y.N., Sun J.M., Han F.X., Yu F.K., Yan S.R., and Yang H., 2012, Identification of QTLs for major isoflavone components among multiple environments in soybean seeds, Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica), 45(19): 3909-3920 (张晶莹, 葛一楠, 孙君明, 韩粉霞, 于福宽, 闫淑荣, 杨华, 2012, 多环境条件下大豆异黄酮主要组分的 QTL 定位, 中国农业科学, 45(19): 3909-3920)
- Zhang J.Y., Xiao Y.H., Wan X.Y., Liu S.J., Wang C.M., Chen L.M., Kong L.N., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2004a, Stability analysis for appearance qualities of rice cultivar, Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica), 30(6): 548-554 (张坚勇, 肖应辉, 万向元, 刘世家, 王春明, 陈亮明, 孔令娜, 翟虎渠, 分子植物育种, 万建民, 2004a, 水稻品种外观品质性状稳定性分析, 作物学报, 30(6): 548-554)
- Zhang J.Y., Wan X.Y., Xiao Y.H., Wang C.M., Liu S.J., Chen L.M., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2004b, Analysis on stability of eating quality of cooked rice (*Oryza sativa* L.), Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica), 37(6): 788-794 (张坚勇, 万向元, 肖应辉, 王春明, 刘世家, 陈亮明, 翟虎渠, 万建民, 2004b, 水稻品种食味品质性状稳定性分析, 中国农业科学, 37(6): 788-794)
- Zhang Q.Y., and Kong F.L., 1997, A method for partitioning genotype-environmental components in variety \times site \times year regional crop tests, Zhongguo Nongye Daxue Xuebao (Journal of China Agricultural University), 2(3): 37-43 (张群远, 孔繁玲, 1997, 多年多点区试中一种分析品种稳定性的方法, 中国农业大学学报, 2(3): 37-43)
- Zhang S.M., Yang S.J., Gu K.J., Zhang H.G., Xu B., and Chen J., 2012, Analysis of yield traits and stability in wheat regional trials, Zhongguo Nongye Tongbao (Chinese Agricultural Science Bulletin), 28(3): 172-176 (张斯梅, 杨四军, 顾克军, 张恒敢, 许博, 陈涓, 2012, 小麦区域试验产量性状及其稳定性分析, 中国农学通报, 28(3): 172-176)
- Zhu J., and Xu F.H., 1994, A genetic model and its analysis methods for generation means of endosperm traits, Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica), 20 (3): 264-270 (朱军, 许馥华, 1994, 胚乳性状的遗传模型及其分析方法, 作物学报, 20(3): 264-270)