

研究论文

Research Article

大豆芽期耐盐性 QTL 定位

邱鹏程^{1,2}, 张闻博^{1,2}, 刘春燕¹, 蒋洪蔚², 李灿东⁴, 范冬梅¹, 曾庆力¹, 胡国华^{2,3}, 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. 国家大豆工程技术研究中心, 哈尔滨, 150050

4. 黑龙江省农业科学院佳木斯分院, 黑龙江佳木斯, 154007

共同通讯作者: Hugh757@vip.com; qshchen@126.com; 作者

豆科基因组学与遗传学, 2011 年, 第 2 卷, 第 3 篇 doi: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0003

收稿日期: 2011 年 3 月 26 日

接受日期: 2011 年 4 月 06 日

发表日期: 2011 年 4 月 19 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 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:

Qiu et al., 2011, QTL Identification of Salt Tolerance in Germination Stage of Soybean, Douke Jiyinzuxue Yu Yichuanxue (online) (Legume Genomics and Genetics), Vol.1 No.3 pp.20-27 (doi: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0003) (邱鹏程等, 2011, 大豆芽期耐盐性 QTL 定位, 豆科基因组学与遗传学 (online), Vol.2 No.3 pp.20-27 (doi: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0003))

摘要 对 Harosoy 导入到红丰 11 为背景的 BC₂F₄ 世代回交导入系群体进行大豆芽期耐盐性鉴定, 以发芽率、发芽势、发芽指数和芽期隶属函数值为芽期耐盐鉴定指标, 共获得芽期耐盐超亲导入系 48 个, 对获得的耐盐选择群体进行 SSR 标记扫描。采用单项方差分析方法定位到 8 个影响发芽率的 QTL、5 个影响发芽势的 QTL 和 5 个影响发芽指数的 QTL 和 5 个影响耐盐隶属函数的 QTL, 通过大豆芽期四个指标各自的方差分析定位到的位点之间有较好的一致性。结合随机群体, 计算供体基因型导入频率, 利用基于遗传搭车的卡方检测定位到 13 个偏分离位点。分布于 O 连锁群上的 Sat_108 是四个芽期鉴定指标的方差分析和卡方检测同时定位到的, 可能是与大豆芽期耐盐性密切相关的位点。

关键词 大豆; 耐盐性; QTL 定位

QTL Identification of Salt Tolerance in Germination Stage of Soybean

Qiu Pengcheng^{1,2}, Zhang Wenbo^{1,2}, Liu Chunyan¹, Jiang Hongwei², Li Candong⁴, Fan Dongmei¹, Zeng Qingli¹, Hu Guohua^{2,3}, Chen Qingshan¹

1. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin, 150030, P.R. China

2. Land Reclamation Research and Breeding Centre of Heilongjiang, Harbin, 150090, P.R. China

3. The National Research Center of Soybean Engineering and Technology, Harbin, 150050, P.R. China

4. Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences Jiamusi Branch, Jiamusi, 150030, P.R. China

Co-corresponding authors, Hugh757@vip.com; qshchen@126.com; Authors

Abstract The main purpose of this paper was to map the QTLs related with salt tolerance in germination stage with backcross introgression lines (ILs). These QTL loci could be used to breed soybean varieties with salt tolerance, improve efficiency of stress-tolerance breeding. A primary backcross introgression lines (ILs) were constructed with Hong-feng11 as recurrent parent and Harosoy as donor parent. Then 48 individuals from BC₂F₄ introgression populations were obtained after screening in 1.75% NaCl solution comparing with the Hong-feng11 at germination stage. The QTL identification of the germination stage was conducted by chi-square test and analysis of variances with the introgression populations. There were 8 QTL related with germination rate at germination stage; 5 QTL related with germination energy; 5 QTL related with germination index at germination stage; 5 QTL related with membership function at germination stage. There were 13 QTL located with BC₂F₄ introgression populations after salt stress by chi-square test. The QTL at Sat_108 on O linkage group was identical detected by both chi-square test and analysis of variances. So the QTL should be essential for salt tolerance. The results provide a foundation for fine mapping, cloning and molecular breeding of favorable genes related with salt tolerance.

Keywords Soybean; Salt tolerance; QTL identification

盐胁迫是限制植物生长发育和作物产量的重要非生物胁迫因素(Koyama, 2001)。植物耐盐分子机制

的研究成果和生物技术的完善为培育高效耐盐植物提供了良好的契机, 但因为起步较晚并且不易深入, 故目前有关植物耐盐性基因分子标记方面的研究报道较少。大豆属于中度耐盐植物, 盐胁迫条件下产量下降, 盐敏感品种则受到的影响更大, 开展大豆耐盐性研究尤为必要。大豆的耐盐性属于数量性状, 受到数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)的控制。在国内外已经有很多关于水稻(Lin, 2004), 小麦(吴玉清, 2007), 玉米(Zacchini, 1997), 番茄(于庆辉, 2010)耐盐性 QTL 定位的报道。在大豆耐盐性种质资源鉴定和 QTL 定位方面, 张海燕等(张海燕, 2005)利用 SSR 标记研究了大豆耐盐性种质资源遗传多样性并进行标记辅助鉴定; Lee 等(Lee, 2004)在大豆连锁群上检测到一个苗期耐盐的主效 QTL, 在大田试验和温室鉴定中可解释 41%和 60%的遗传变异; 郭蓓等(郭蓓, 2000)以大豆耐盐品种和盐敏感品种组合的 F₂ 群体为实验材料, 利用改良的 BSA 法, 筛选和鉴定与大豆耐盐性基因紧密连锁的 PCR 标记, 通过对耐(敏)盐品种池和一个组合 F₂ 的耐(敏)盐池进行鉴定, 获得一个与大豆苗期耐盐基因座位紧密连锁的共显性标记。有关大豆芽期耐旱性(李灿东, 2011)和耐低温(蒋洪蔚, 2009)的 QTL 定位已有报道, 对大豆芽期耐盐性 QTL 定位研究较少。

本研究利用回交导入系群体进行大豆芽期耐盐性鉴定, 获得稳定可靠的定向选择群体, 分析其基因型结构, 利用两种方法定位耐盐 QTL 位点, 为培育芽期耐盐性大豆提供可靠的标记信息。

1 结果分析

1.1 等位基因导入频率分析

以 BC₂ 理论值(0.125)为预期值进行卡方检测。由于耐盐、耐低温定向选择作用, 较之随机群体, 选择群体的供体等位基因导入频率具有较大的偏离(表 1)。

1.2 耐盐 QTL 定位

1.2.1 耐盐导入系卡方检测

根据供体等位基因导入频率在耐盐选择群体和随机群体中的总体表现, 利用卡方测验作近似检测, 设置检测的域值为 P<0.05。13 个区域的导入频率呈现显著变化(表 2; 图 1)。其中包括 A1、A2、B1、

B2、C2、D1a、F、H、J、L 和 O 连锁群上的 Sat_271、Satt442、Sat_331、Satt726、Satt556、Satt577、Satt640、Satt184、Satt522、Sat_180、Satt529、Satt513 和 Sat_108。这些位点的供体片段导入频率都明显大于随机群体中的供体片段导入频率。由于受定向选择的影响, 所检测到的大多数位点均表现为供体亲本的超导入, 可以认为这些位点与耐盐性选择密切相关。

1.2.2 耐盐导入系方差分析

通过对盐胁迫条件下各导入系发芽率和基因型的方差分析, 在 0.05 的显著水平下共检测到 8 个位点, 都表现为供体片段的正效应, 分布于 C1、D1b、E、I、N 和 O 6 个连锁群上(表 3; 图 1)。其中 O 连锁群的 Sat_108 位点的贡献率达到 25.59%, 并且与卡方检测的位点一致, 表现为供体片段的超导入, 另外 7 个位点的供体片段导入频率未发生明显变化, 因此卡方检测不显著。对盐胁迫条件下各株系发芽率和基因型进行加性效应分析, Sat_108、Satt231、Satt271、Satt255 和 Satt411 加性效应值分别为 0.10、0.10、0.05、0.03 和 0.05, 这 5 个位点增强盐胁迫条件下发芽率即增强耐盐性的有利等位基因来自供体亲本 Harosoy, 其余 3 个(Sat_170, Satt180 和 SOYGPATR)有利等位基因来自于红丰 11。通过方差分析, 影响盐胁迫条件下发芽势的 5 个位点被定为在 E、N 和 O 连锁群上, 有 4 个(Satt231, Satt549, Satt255 和 Sat_108)增强耐盐性的有利等位基因来自于供体亲本 Harosoy, Satt411 有利等位基因来自于红丰 11, Sat_108 位点贡献率达到 39.42%, 且与卡方检测的位点一致。影响盐胁迫条件下发芽指数的 5 个位点被定位在 C1、E、N 和 O 连锁群上, 其中有 3 个(Satt231, Satt255 和 Sat_108)增强发芽指数的有利等位基因来自于供体亲本 Harosoy, 其余 2 个位点有利等位基因来自于受体亲本。通过对芽期 3 个指标的隶属函数值之和与基因型的方差分析定位到 5 个位点, 除 Satt411 和 SOYGPATR 之外其它 3 个位点耐盐有利等位基因来自于供体亲本 Harosoy, 其中 O 连锁群的 Sat_108 位点的贡献率达到 38.54%, 并且与卡方检测的位点一致, 表现为供体片段的超导入, 此位点也是 4 个耐盐指标经方差分析共同定位到的位点。

表 1 耐盐导入系的供体等位基因频率及其偏离

Table 1 Frequency and deviation of donor alleles in introgression lines for salt tolerance

群体 Population	个体数 No.	平均 Mean±SD		变幅 Range	
		频率 Frequency	χ^2	频率 Frequency	χ^2
随机群体 Random population	46	0.29±0.15	13.71±18.90	0~0.62	0~97.22
耐盐选择群体 Selected population	48	0.35±0.14	25.84±29.18	0~0.81	0~180.36

表 2 耐盐性相关位点的卡方检测

Table 2 Distribution of salt tolerance loci by chi-square test

QTL		随机群体 Random population		选择群体 Selected population		选择群体/相对随机群体 Selected/Random
标记 Marker	连锁群 Group	频率 Frequency	χ^2	频率 Frequency	χ^2	χ^2
Sat_271	A1	0.11	0.03	0.57	75.01	96.01
Satt424	A2	0.24	4.21	0.38	24.03	4.06
Sat_331	B1	0.29	6.86	0.44	39.11	4.81
Satt726	B2	0.12	0.03	0.38	24.03	25.06
Satt556	B2	0.26	5.58	0.47	42.42	8.83
Satt577	B2	0.36	18.63	0.51	57.86	4.00
Satt640	C2	0.10	0.12	0.36	19.81	32.43
Satt184	D1a	0.10	0.08	0.20	1.68	3.95
Satt522	F	0.09	0.26	0.20	1.87	5.91
Sat_180	H	0.62	97.22	0.81	180.36	5.93
Satt529	J	0.23	3.89	0.47	44.96	12.42
Satt513	L	0.20	1.22	0.46	41.98	17.34
Sat_108*	O	0.05	1.87	0.43	32.67	133.39

注: *: χ^2 测验与方差分析共同检测到的位点(P<0.05)

Note: *: Both detected by chi-square test and analysis of variances (P<0.05)

2 讨论

2.1 大豆芽期耐盐性鉴定

前人对大豆耐盐性研究以大豆耐盐种质资源的鉴定为基础, 已有关于大豆苗期耐盐性 QTL 定位的报道(郭蓓, 2000)。郭蓓对获得的苗期耐盐标记在 F₂ 群体和多个耐、感品种间进行了验证, 田间耐盐性鉴定结果与分子标记鉴定结果相符程度为 91.5%, 表明通过分子标记辅助选择获得的耐盐标记是可靠的, 大豆耐盐性室内鉴定成为可能(郭蓓, 2000)。本研究利用大豆高代回交导入系材料, 首先确定亲本芽期耐盐程度, 结合分子标记对群体进行芽期耐盐性筛选鉴定。大豆芽期对盐胁迫的忍耐程度反映的是在胁迫条件下种子吸水膨胀发芽的综

合能力, 参考前人鉴定方法结合本实验室鉴定体系, 以能够反映种子活力的发芽率、发芽势和发芽指数作为评价大豆芽期耐盐性的 3 个基本指标, 并结合隶属函数做综合评价。耐盐隶属函数法定位到的位点与其它 3 个指标分别定位到的位点相比也有很好的重复性, 说明本试验中的盐胁迫筛选条件是有效的, 保证了耐盐筛选出了盐胁迫下表现优于亲本红丰 11 和 Harosoy 的株系。虽然芽期耐盐的大豆品种全生育期不一定都表现为耐盐(邵桂花, 1986), 而且对于生产实际来说, 苗期的耐盐性更重要, 但是本实验利用导入系材料结合分子标记利用两种定位方法获得耐盐位点的思路是可行的, 利用获得的耐盐位点可以进行大豆芽期耐盐性验证, 耐盐导

入系材料可以继续继续进行遗传重叠研究和抗逆聚合育种。

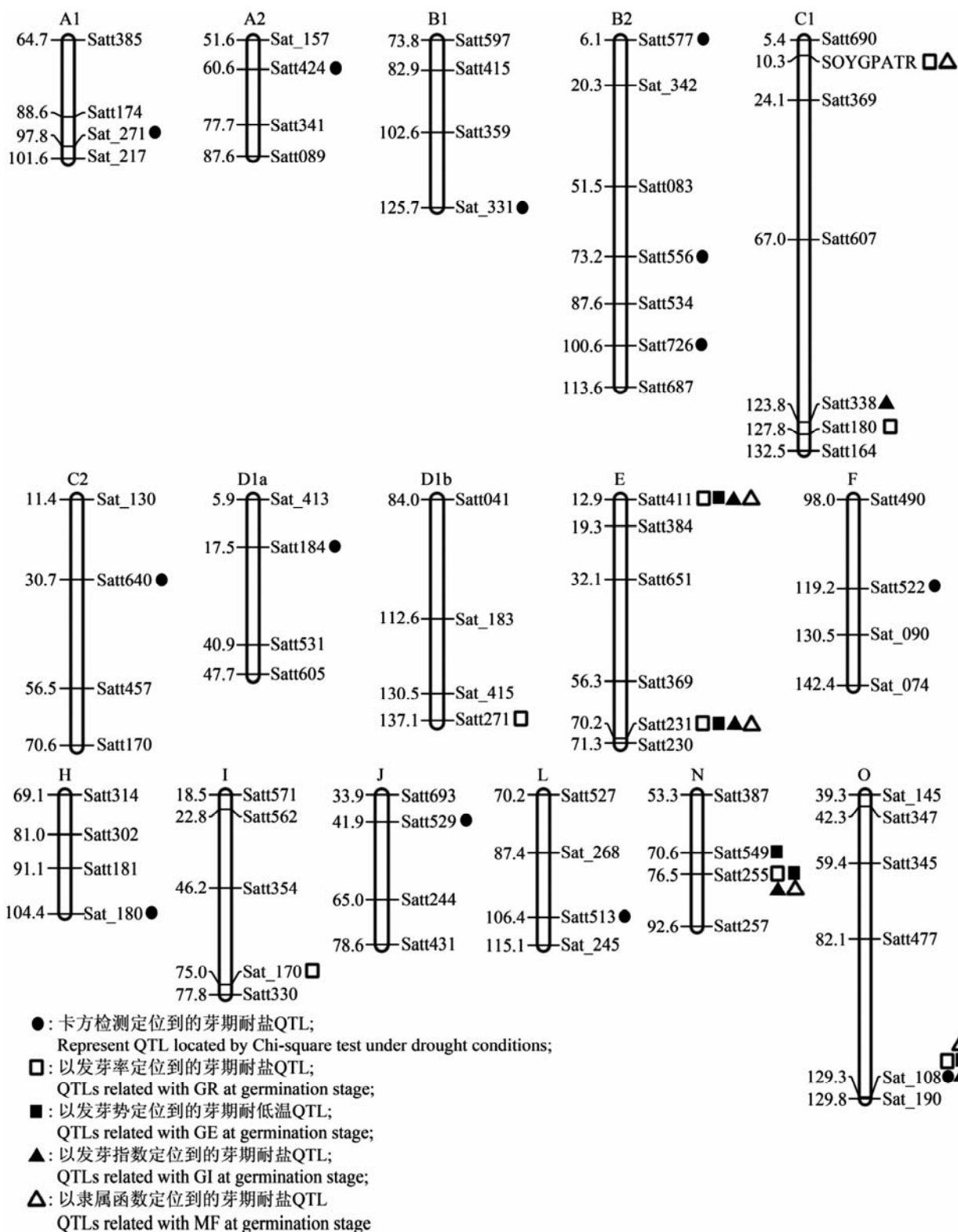


图1 大豆芽期耐盐 QTL 位点在连锁群上的分布

Figure 1 Distribution of QTLs related with salt tolerance in germination stage

表 3 耐盐性位点的方差分析

Table 3 Distribution of salt tolerance by ANOVA analysis

性状	连锁群	标记	位置	F 值	加性效应*	贡献率
Trait	Group	Marker	Location	F-value	Additive effect	Contribution (%)
发芽率	C1	Satt180	127.77	4.77	-0.06	19.26
GR	C1	SOYGPATR	10.34	7.44	-0.03	27.11
	D1b	Satt271	137.06	4.49	0.05	18.32
	E	Satt231	70.23	6.99	0.10	25.89
	E	Satt411	12.92	10.75	0.05	34.96
	I	Sat_170	75.00	4.59	-0.01	20.32
	N	Satt255	76.49	5.32	0.03	21.88
	O	Sat_108*	129.30	7.24	0.10	27.59
发芽势	E	Satt411	12.92	12.35	-0.09	38.18
GE	E	Satt231	70.23	8.60	0.11	30.07
	N	Satt549	70.60	4.57	0.09	18.59
	N	Satt255	76.49	6.04	0.04	24.12
	O	Sat_108*	129.3	12.36	0.12	39.42
发芽指数	C1	Satt338	123.79	4.88	-1.30	20.42
GI	E	Satt231	70.23	6.72	1.30	25.14
	E	Satt411	12.92	12.66	-1.43	38.77
	N	Satt255	76.49	4.46	0.18	19.01
	O	Sat_108*	129.3	14.83	1.48	43.83
隶属函数	C1	SOYGPATR	10.34	4.95	-0.16	19.85
MF	E	Satt231	70.23	7.97	0.37	28.49
	E	Satt411	12.92	12.75	-0.33	38.94
	N	Satt255	76.49	5.62	0.10	22.82
	O	Sat_108*	129.3	11.91	0.41	38.54

注: *: 加性效应为红丰 11 等位基因被供体 Harosoy 等位基因替代后的效应

Note: *: Additive effect was associated with Hong-feng11 alleles replaced by the alleles of Harosoy

2.2 QTL 定位的可靠性分析

利用红丰 11 和 Harosoy 构建的回交导入系群体为筛选材料, 导入系之间的差异在于携带不同染色体片段, 它们遗传背景的一致性提高了定位的可靠程度。在严格鉴定获得可靠的超亲耐盐导入系材料基础上, 将 3 个芽期鉴定指标以及隶属函数这 4 个表型鉴定获得的表型值结合基因型数据经过方差分析共定位到 10 个耐盐位点, 4 个指标定位结果之间有很好的-一致性。利用选择群体以方差分析的方法定位 QTL 同时, 随机群体的使用也是很有必要的。由于定向选择的作用导致群体等位基因频率发生变化, 借助基于遗传搭车理论的卡方检测可以定位相关位点。但是由于导入系群体特性等原因, 导入系群体中的一些位点未经选择也会表现相对于理

论值的严重偏分离(蒋洪蔚, 2009), 通过选择群体与随机对照群体供体片段导入频率之间卡方检测才是定位 QTL 的依据。相对于导入频率的理论值来说, 利用随机群体供体片段导入频率更可靠。卡方分析检测到 13 个偏分离位点, O 连锁群的 Sat_108 是在四个芽期指标和卡方分析都检测到的位点, 可能与大豆芽期耐盐性有密切联系。

理论上说, 携带不同染色体片段导致导入系间、导入系与轮回亲本间的差异, 导入系与轮回亲本以及导入系之间表型上的差异都可以认为是由于导入片段的差异引起的(郑天清, 2009)。对导入系亲本的耐盐鉴定发现红丰 11 是耐盐品种, Harosoy 属于中间型品种, 对芽期耐盐超亲导入系的耐盐位点加性效应分析表明, 红丰 11 某些等位基因对超亲个体

耐盐有作用, 但超亲个体的耐盐和耐低温位点主要是由供体亲本导入片段提供的, 例如以发芽率为指标方差分析定位到的 8 个耐盐位点中, 有 5 个位点增强耐盐性的有利等位基因来自供体亲本 Harosoy, 也可能是这供体导入片段与受体某些片段互作导致了后代产生了芽期耐盐性。所以这 5 个位点可能对提高后代耐盐性起到了重要作用。这种现象在种质资源中比较普遍, 培育导入系结合分子标记进行鉴定是挖掘这类“隐蔽”有利基因的有效途径。两种定位方法同时定位到的位点偏少, 可能存在的原因是: 一些方差分析检测到的位点, 无法利用简单的表型选择通过改变群体的基因频率来加以改良(Zhang, 2006)如 Satt180 和 Satt411 完全没有检测到显著的等位基因频率偏离, 因此, 这些位点在卡方检测中不会被检测到。即便如此, 本研究所检测到的芽期耐盐位点仍然是可靠的。

3 材料与方 法

3.1 试验材料

供体亲本 Harosoy 来自美国的外源品种, 受体(轮回亲本)红丰 11 为黑龙江省主栽品种, 以红丰 11 为母本与供体杂交获得杂种 F_1 , F_1 再与轮回亲本回交获得 BC_1F_1 , 本试验材料是 BC_2F_3 世代经过芽期耐旱筛选得到的 BC_2F_4 世代材料, 共 46 个株系。从与抗性导入系同一世代材料中随机选取 50 粒种子组成随机对照群体。试验的群体构建于 2004~2008 年。

3.2 芽期耐盐性鉴定

亲本芽期耐盐程度鉴定选择了代表芽期抗(绥农 14, 合丰 41)、中(黑农 37, 合丰 25)和敏(中豆 27, 中黄 22)的六个品种(那桂秋, 2009)结合亲本(红丰 11, Harosoy)进行芽期耐盐性鉴定, 以大豆芽期发芽率、发芽势和发芽指数三个指标确定红丰 11 是耐盐品种, Harosoy 属于中间型品种。

根据前期预备试验的结果, 并参照程海涛等(2008)和郭房庆和汤章城等(1999)的方法, 确定红丰 11 的致死临界 NaCl 浓度为 1.75% (W/V)。各株系种子用 1% 的次氯酸钠溶液消毒后, 每 20 粒置于一个灭菌的 9 cm 培养皿中, 上下各铺一层灭菌滤纸, 放入 20℃ 培养箱吸胀 12 h 后取出倒掉剩余水分, 加入 25 mL 浓度为 1.75% (W/V) 的 NaCl 溶液, 红丰 11 作为对照, 以芽长达到种子种脐一半为发芽标准,

计算每个株系的发芽率、发芽势和发芽指数, 具有显著差异的株系视为超亲株系。

3.3 性状调查

耐盐和耐低温胁迫处理 8 d, 每隔 1 天调查各株系种子发芽粒数, 根据调查结果计算各株系发芽势(germination energy, GE)、发芽率(germination rate, GR)和发芽指数(germination index, GI) (程海涛等, 2008)。大豆芽期综合评价应用模糊数学中的隶属函数值法(祁旭升, 2010), 以发芽势、发芽率和发芽指数为指标对每个株系隶属函数值(MF)进行计算。计算公式如下:

$$\text{发芽势} = \frac{4 \text{ d 内发芽种子粒数}}{\text{供试种子总粒数}} \times 100\%$$

$$\text{发芽率} = \frac{7 \text{ d 内发芽种子粒数}}{\text{供试种子总粒数}} \times 100\%$$

$$\text{发芽指数} = \sum \frac{Gt}{Dt} \quad (Gt: \text{在不同时间}(2 \text{ d}, 4 \text{ d}, 6 \text{ d}) \text{ 的发芽数}; Dt: \text{发芽日数})$$

$$\text{隶属函数} = \frac{(X_i - X_{\min})}{(X_{\max} - X_{\min})} \quad (X_i: \text{指标测定值}; X_{\min}, X_{\max}: \text{所有参试材料某一指标的最小值和最大值})$$

3.4 等位基因导入频率分析

利用上述 72 个 SSR 标记分别对耐盐选择群体、耐低温选择群体及 BC_2 随机群体的供体等位基因导入频率进行分析。计算各标记供体等位基因导入频率, 公式如下(与轮回亲本一致基因型记 A, 与供体亲本一致基因型记 B, 杂合基因型记 H, 缺失或模糊记 C):

$$\text{供体等位基因导入频率}(\%) =$$

$$\frac{\text{与供体一致基因型个数}(B + H / 2)}{\text{总基因型数} - \text{缺失基因型数}(A + B + H - C)} \times 100\%$$

3.5 基因型分析及 QTL 检测

从黑龙江省农垦科研育种中心生物实验室合成的 1 000 对大豆 SSR 引物中筛选出双亲之间存在多态性的 SSR 引物 346 对, 以连锁群为单位从中选出在

20 个连锁群中分布均匀且具有群体多态性的 SSR 引物 72 对, 对 BC₂F₄ 世代芽期耐盐选择群体进行 SSR 分析。另外, 从 BC₂ 世代中随机选取 50 粒种子组成随机对照群体, 用上述 72 对 SSR 引物进行标记分析, 获得了 46 个有效基因型数据。利用获得的基因型数据对供体等位基因导入频率与随机群体的偏离情况进行差异显著性检测, 以卡方测验作近似的显著性检测, 显著水平为 0.05。

利用芽期耐盐鉴定获得的超亲个体的基因型数据, 结合芽期耐盐相关性状调查数据, 采用 SAS 8.2 (Statistics Analysis System) 软件中的单向方差分析 (ANOVA) 检测 QTL 及其贡献率, 以 P<0.05 显著水平作为取舍主效 QTL 的临界值, 贡献率的计算公式是 $\alpha_i = \lambda_i / \sum_{j=1}^p \lambda_j$, (α_i : 单位向量; λ_i : 原指标相关系数矩阵相应的特征值)。当 1 个 QTL 与 2 个或 2 个以上标记连锁时, 以 F 值最高的标记作为与 QTL 连锁的标记列出(Xu, 2005)。加性效应值的计算参考了 Zang 等(2008)在水稻遗传重叠研究中加性效应的计算方法以及结合本研究加性效应是指红丰 11 等位基因被供体 Harosoy 等位基因替代后的效应。加性效应通过含有供体基因型全部株系表型平均值与轮回亲本平均值的差值估算, 差值的二分之一为这单个基因拷贝的加性效应。

作者贡献

邱鹏程、张闻博是本研究的实验设计执行人并完成数据分析, 论文初稿的写作; 范冬梅、曾庆力参与实验研究; 刘春燕、蒋洪蔚及李灿东参与实验设计; 陈庆山、胡国华是项目的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改, 是本文的责任作者(通信作者)。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由转基因专项(2009ZX08009-013B)和国家“948”项目(2006-G1A)共同资助。

参考文献

Chen H.T., Jiang H., Xue D.W., Guo L.B., Zeng D.L., Zhang G.H., and Qian Q., 2008, Mapping of QTLs underlying tolerance to Alkali at germination and early seeding stages in rice, *Zuowu Xuebao (Acta Agron. Sin.)*, 34 (10): 1719-1727 (程海涛, 姜华, 薛大伟, 郭龙彪, 曾大力, 张光恒, 钱前, 2008, 水稻芽期与幼苗前期耐碱性状

- QTL 定位, *作物学报*, 2008, 34(10): 1719-1727)
- Guo B., Qiu L.J., Shao G.H., Chang R.Z., Liu L.H., Xu Z.Y., Li X.H., and Sun J.Y., 2000, Tagging salt tolerant gene using PCR markers in Soybean, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 33(1): 10-16 (郭蓓, 邱丽娟, 邵桂花, 常汝真, 刘立宏, 许占友, 李向华, 孙建英, 2000, 大豆耐盐基因的 PCR 标记, *中国农业科学*, 33(1): 10-16)
- Guo F.Q., and Tang Z.C., 1999, Difference in Na⁺, K⁺ accumulation in the salt-tolerant mutant and the wild type of wheat during exposure to NaCl stress, *Zhiwu Xuebao (Acta Botanica Sinica)*, 41(5): 515-518 (郭房庆, 汤章城, 1999, NaCl 胁迫下抗盐突变体和野生型小麦 Na⁺, K⁺ 累积的差异分析, *植物学报*, 41(5): 515-518)
- Jiang H.W., Li C.D., Liu C.Y., Zhang W. B., Qiu P.C., Li W.F., Gao Y.L., Hu G.H., and Chen Q.S., 2009, Genotype analysis and QTL Mapping for tolerance to low temperature in germination by introgression lines in soybean, *Zuowu Xuebao (Acta Agron. Sin.)*, 35(7): 1268-1273 (蒋洪蔚, 李灿东, 刘春燕, 张闻博, 邱鹏程, 李文福, 高运来, 胡国华, 陈庆山, 2009, 大豆导入系群体芽期耐低温位点的基因型分析及 QTL 定位, *作物学报*, 35(7): 1268-1273)
- Koyama M.L., Levesley A., Koebner R.M.D., Flowers T.J., and Anthony R.Y., 2001, Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice, *Plant Physiol.*, 125: 406-422 doi:10.1104/pp.125.1.406 PMID: 11154348 PMCID:61021
- Lee G.J., Boerma H.R., Villagarcia M.R., Zhou X., Carter Jr.T.E., Li Z., and Gibbs M.O., 2004, A major QTL conditioning salt tolerance in S-100 soybean and descendant cultivars, *Theoretical and Applied Genetics*, 109(8): 1610-1619 doi:10.1007/s00122-004-1783-9 PMID: 15365627
- Lin H.X., Zhu M.Z., Yano M., Gao J.P., Liang Z.W., Su W.A., Hu X.H., Ren Z.H., and Chao D.Y., 2004, QTLs for Na⁺ and K⁺ uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance, *Theor. Appl. Gent.*, 108(2): 253-260 doi:10.1007/s00122-003-1421-y PMID:14513218
- Li C.D., Jiang H.W., Liu C.Y., Qiu P.C., Zhang W.B., Li W.F., Gao Y.L., Chen Q.S., and Hu G.H., 2009, Genotype and QTL analysis of drought tolerance loci for directional population in soybean, *Zuowu Xuebao (Acta Agron. Sin.)*, 31(3): 285-292 (李灿东, 蒋洪蔚, 刘春燕, 郭泰, 王志新, 吴秀红, 郑伟, 邱鹏程, 张闻博, 宋英博, 梁奕娜, 陈庆山, 胡国华, 2009, 大豆耐旱选择群体 QTL 定位,

- 作物学报, 37(4): 1-9)
- Na G.Q., Kou H., and Cao M.J., 2009, Salt and alkaline tolerance evaluation of different Soybean varieties at germination stage, *Dadou Kexue* (Soybean science), 28(2): 352-356 (那桂秋, 寇贺, 曹敏建, 2009, 不同大豆品质种子萌发期耐盐碱性鉴定, *大豆科学*, 28(2): 352-356)
- Qi X.S., Wang X.S., Xu J., Zhang J.P., and Mi J., 2010, Drought-resistance evaluation of flax germplasm at adult plant stage, *Zhongguo Nongye Kexue* (Scientia Agricultura Sinica), 43(15): 3076-3087 (祁旭升, 王兴荣, 许军, 张建平, 米君, 2010, 胡麻种质资源成株期抗旱性评价, *中国农业科学*, 43(15): 3076-3087)
- Shao G.H., Song J.Z., and Liu H.L., 1986, Preliminary studies on the evaluation of salt tolerance in soybean varieties, *Zhongguo Nongye Kexue* (Scientia Agricultura Sinica), (6):30-35 (邵桂花, 宋景之, 刘惠令, 1986, 大豆种质资源耐盐性鉴定初报, *中国农业科学*, (6): 30-35)
- Wu Y.Q., Liu L.X., Guo H.J., Zhao L.S., and Zhao S.R., 2007, Mapping QTL for salt tolerance traits in wheat, *Henong Xuebao* (Journal of nuclear agricultural sciences), 21(6): 545-549 (武玉清, 刘录祥, 郭会君, 赵林姝, 赵世荣, 2007, 小麦苗期耐盐相关性状的 QTL 分析, *核农学报*, 21(6): 545-549)
- Xu J.L., Lafitte H.R., Gao Y.M., Fu B.Y., Torres R., and Li Z.K., 2005, QTLs for drought escape and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice, *Theoretical and Applied Genetics*, 111: 1642-1650 doi:10.1007/s00122-005-0099-8 PMID:16200414
- Yu Q.H., Liu L., Wang B.T., Yang S.B., Yang T., Li J.M., and Hou X.L., 2010, Identification and effect analysis of QTLs conferring salt tolerance at seedling stage using *Solanum pennellii* LA716 introgression lines in tomato, *Zhongguo Nongye Kexue* (Scientia Agricultura Sinica), 43(4): 761-768 (余庆辉, 刘磊, 王柏柯, 杨生保, 杨涛, 李君明, 侯喜林, 2010, 利用 *Solanum pennellii* LA716 渐渗系群体对番茄苗期耐盐 QTLs 进行定位及 QTL 效应的初步分析, *中国农业科学*, 43(4):761-768)
- Zacchini M., Marotta A., and Agazio M.D., 1997, Tolerance to salt stress in maize callus lines with different polyamine content, *Plant Cell Reports*, 17(2): 119-122 doi:10.1007/s002990050363
- Zang J.P., Sun Y., Wang Y., Yang J., Li F., Zhou Y.L., Zhu L.H., Ressaica Reys., Mohammadhosein Fotokian., Xu J.L., and Li Z.K., 2008, Dissection of genetic overlap of salt tolerance QTLs at the seeding and tillering stages using backcross introgression lines in rice, *Science China: Life Science*, 51(7): 583-591
- Zhang Y.S., Luo L.J., Xu C.G., Zhang Q.F., and Xing Y.Z., 2006, Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait-performance derived near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa*), *Theor. Appl. Genet.*, 113(2): 361-368 doi:10.1007/s00122-006-0305-3 PMID:16791702
- Zhang H.Y., Guan R.X., Li Y.H., Wang L.X., Luan W.J., Chang R.Z., Liu Z.X., and Qiu L.J., 2005, Genetic diversity analysis and marker assisted identification of Salt tolerant Soybean by using SSR marker, *Zhiwu Yichuan Ziyuan Xuebao* (Journal of plant genetic resources), 6(3): 251-255 (张海燕, 关荣霞, 李英慧, 王丽侠, 漆维江, 常汝镇, 刘章雄, 邱丽娟, 大豆耐盐性种质资源 SSR 遗传多样性及标记辅助鉴定, *植物遗传资源学报*, 6(3): 251-255)
- Zheng T.Q., Xu J.L., Fu B.Y., Gao Y.M., Veruka Satish., Lafitte Renee., Zhai H.Q., Zhu L.H., and Li Z.K., 2007, Application of genetic Hitch-Hiking and ANOVA in identification of loci for drought tolerance in populations of rice from directional selection, *Zuowu Xuebao* (Acta Agron. Sin.), 33(5): 799-804 (郑天清, 徐建龙, 傅彬英, 高用明, Veruka Satish, Lafitte Renee, 翟虎渠, 万建民, 朱苓华, 黎志康, 遗传搭车与方差分析在水稻定向选择群体的抗旱性位点分析中的初步应用, *作物学报*, 33(5): 799-804)



BioPublisher是一个致力于发表生物科学研究论文、开放取阅的出版平台

在BioPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://chinese.sophiapublisher.com>