

研究报告

A Letter

利用高代回交导入系定位大豆苗期耐低温 QTL

陈庆山^{1*}, 张闻博^{1,2*}, 邱鹏程^{1,2}, 刘春燕¹, 蒋洪蔚², 李灿东⁴, 张振宇⁴, 胡国华^{2,3}

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, 佳木斯, 154007

✉ 通讯作者: Hugh757@vip.com; ✉ 作者

豆科基因组学与遗传学, 2011 年, 第 2 卷, 第 6 篇 DOI: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0006

收稿日期: 2010 年 06 月 08 日

接受日期: 2010 年 06 月 14 日

发表日期: 2010 年 07 月 01 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。

建议引用格式:

Chen et al., 2011, QTL Mapping for Low-Temperature Tolerance at Seedling Stage in Soybean by Using Advanced Backcross Introgression Lines DoukeJiyinzuxue Yu Yichuanxue (online) (Legume Genomics and Genetics), Vol.2 No.6 pp.40-46 (doi: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0006) (陈庆山等, 2011, 利用高代回交导入系定位大豆苗期耐低温 QTL, 豆科基因组学与遗传学(online), Vol.2 No.6 pp.40-46 (doi: 10.5376/lgg.cn.2011.02.0006))

摘 要 中国的东北部作为大豆主产区, 低温环境严重限制了大豆的生产, 筛选低温条件下发芽率及出苗率高的大豆种质对寒冷地区大豆育种及生产具有重要意义。本研究以黑龙江省主栽品种红丰 11 作为受体亲本, 来自美国品种 Harosoy 作为供体亲本, 构建了一套高代回交导入系, 在 BC₂F₄ 代进行大豆苗期耐低温筛选。共得到苗期耐低温超亲个体 45 个。利用多态性较好的 51 对 SSR 引物对超亲个体进行多态性分析, 分别用两种遗传分析方法定位 QTL。检测到与大豆苗期耐低温相关的位点 13 个, 其中卡方分析检测到 13 个供体片段的超导入标记位点, 方差分析检测到 1 个位点, 其中 D1b 连锁群的 Satt041 为方差分析与卡方检测共同定位到的位点。这些位点可作为耐低温分子机理的研究基础, 也为进一步获得耐低温相关 QTL 以及新品种提供有用的标记信息。

关键词 大豆(*Glycine max* (L.) Merr.); 耐低温; 苗期; 回交导入系; QTL

QTL Mapping for Low-Temperature Tolerance at Seedling Stage in Soybean by Using Advanced Backcross Introgression Lines

Chen Qingshan^{1*}, Zhang Wenbo^{1,2*}, Qiu Pengcheng^{1,2}, Liu Chunyan¹, Jiang Hongwei², Li Candong⁴, Zhang Zhenyu⁴, Hu Guohua^{2,3}

1. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin, 150030
2. Land Reclamation Research and Breeding Centre of Heilongjiang, Harbin, 150090
3. The National Research Center of Soybean Engineering and Technology, Harbin, 150050
4. Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences Jiamusi Branch, Jiamusi, 150030

✉ Corresponding author, Hugh757@vip.com; ✉ Authors

Abstract Northeast of China was the main planting area of soybean, which low-temperature restricted the production of soybean. It was significant that breed the soybean with high germination and emergence rate at low-temperature in alpine region. A set of the high-backcrossing introgression lines were constructed with Hongfeng 11 as recurrent parent, which was a local variety in Heilongjiang province; and Harosoy as donor parent, which come from American. The BC₂F₄ lines were screened in low-temperature at seedling stage, and 45 transgressive lines were screened out in low-temperature condition. 51 pairs of SSR primers with fine polymorphism were used to analyze the selected population and random population of low-temperature and drought tolerance. Related QTLs were obtained by Chi-test and ANOVA analysis with genotypic and phenotypic data. 13 QTLs were detected for low-temperature tolerance at seedling stage, 13 QTLs were obtained by chi-test and one obtained by ANOVA. Among the QTLs, Satt041 on linkage group D1b was detected by the both analysis methods consistently. The QTLs detected above were significant loci for mechanism of low temperature-resistant in soybean. These QTLs lay a foundation for the research of mechanism of low-temperature tolerance at seedling stage in soybean, and also provide some useful informations for low-temperature tolerance location in new soybean species.

Keywords Soybean(*Glycine max* (L.) Merr.); Low-temperature resistance; Seedling stage; Advanced backcross introgression lines; Quantitative trait locus

研究背景

在东北地区大豆生产中, 低温播种常常会造成种子发霉腐烂, 低温下出苗也多为弱苗, 严重影响了大豆产量。鉴定和筛选低温下出苗率高的大豆品种对东北地区大豆育种及生产具有十分重要的意义。然而, 由于大豆的耐低温性状是一个由多基因控制的数量性状, 在不同植物和不同生育期, 耐低温性状往往由不同的基因控制。多年的实践证明, 应用常规遗传育种方法进行耐低温育种非常困难。

目前, 对苗期耐低温 QTL (quantitative trait locus) 的研究主要集在水稻(*Oryza sativa*) (林静等, 2010; 刘之熙等, 2010, 杂交水稻, 24(3): 233-236; 聂元元, 2011)中、番茄(*Solanum lycopersicum*) (刘冰等, 2010) 和马铃薯(*Solanum tuberosum*) (单友蛟, 2010)中, 芥菜(*Brassica juncea*) (周贤达, 2010)中也有相应的报道。但是对大豆耐低温 QTL 定位的研究相对较少。Ikeda 等(2009)利用重组自交品系 (recombinant inbred line, RIL) 群体的 F₅ 代和 F₆ 代在 A2 连锁群上定位到一个与大豆低温相关的 Sat₁₆₂ 位点; Funatsukid 等(2005)利用 RIL 群体的 F₆ 代定位到 3 个低温条件下影响大豆产量的 QTLs; 蒋洪蔚等(2009)利用大豆导入系进行了耐低温芽期鉴定, 共定位到 12 个相关 QTLs; 胡国玉等(2008)获得 2 个与大豆耐低温出苗性状相关的 SSR 标记位点 Satt562 和 Satt157。

回交导入系(Backcross Introgression Lines, BILs), 又称近等基因系(Near Isogenic Lines, NILs)。Tanksley 和 Nelson (1996)提出高代回交育种(Advanced Backcross QTL analysis, AB-QTL)策略, 将 QTL 定位推迟到较高回交世代(如 BC₂、BC₃ 等), 使得育种材料背景比较纯合, 因而能检测到指定背景材料下影响目标性状的 QTL, 这种方法将 QTL 定位和有利基因的导入相结合, 既发掘了特定背景下可以通过分子标记辅助育种的 QTL, 又为育种实践创造了材料基础。

本研究利用高代回交导入系红丰 11×Harosoy 群体 BC₂F₄ 代进行苗期耐低温的鉴定和筛选, 在分子水

平对筛选的超亲个体进行基因型分析和 QTL 定位, 实现了传统育种和分子标记的结合, 为进一步探究耐低温遗传机制以及找到与耐低温相关的稳定遗传位点奠定了基础。

1 结果分析

1.1 超亲个体及供体等位基因导入频率分析

本研究共筛选到在苗期低温条件下明显优于轮回亲本红丰 11 的 45 株超亲个体。从 346 对差异引物中, 选择多态性较好且覆盖 20 个连锁群的 51 对进行多态性分析。卡方检测的预期值为 BC₂ 理论比例值(0.125)。由于我们进行定向选择, 与随机群体相比较, 选择群体供体导入频率的卡方值和平均值均具有一定程度的偏离, 但是变化程度并不是很大(表 1)。

1.2 卡方检测定位 QTLs

根据供体导入频率相应位点在苗期耐低温选择群体和随机群体中的总体表现, 利用卡方作近似检测(域值为 P<0.05)。共检测到分布于 10 条连锁群上 13 个区域的供体导入频率呈现显著变化(表 2; 图 1)。即 C1、D1b、D2、E、F、H、I、K 和 M 连锁群上的 Satt338、Sat₁₉₂、Satt041、Satt271、Satt669、Satt651、Satt663、Satt142、Satt440、Sat₀₂₀、Sat₂₄₄、Satt336 和 Satt540。其中, 11 个苗期耐低温位点的有利等位基因来自于红丰 11, 仅 Satt041 和 Sat₀₂₀ 有利等位基因来自于供体亲本 Harosoy, 它们的加性效应分别是 2.50 和 0.53。

1.3 方差分析定位 QTLs

通过对低温条件下低温反应指数与基因型的方差分析(域值为 P<0.05), 检测到 1 个位点, 即分布于 D1b 连锁群上的 Satt041 (表 3; 图 1 D1b), 遗传贡献率为 8.58%, 其有利等位基因来自于供体亲本 Harosoy。Satt041 也是由上述两种方法共同定位到的, 是大豆苗期低温条件下定位到的可信位点。

2 讨论

2.1 影响供体等位基因导入频率的因素

多态性标记数量会影响等位基因导入频率的检测效率, 在本研究的群体组合中, 可能存在等位基因频率的估计偏差较大, 即原始群体耐低温的表现可

表1 BC₂F₄代红丰 11×Harosoy 群体苗期耐低温导入系供体等位基因频率及其偏离

Table1 Frequency and deviation of donor alleles in BC₂F₄ lines from the population of Harosoy×Hongfeng 11 for low-temperature tolerance at seedling stage

群体 Population	个体数 No	平均 Mean ± SD		变幅 Range	
		Frequency	χ^2	Frequency	χ^2
选择群体 Selected population	45	0.28±0.16	17.51±25.59	0~0.65	0~104.08
随机群体 Random population	50	0.28±0.14	16.49±23.71	0~0.63	0~104.03

表2 卡方测验检测苗期耐低温 QTLs

Table2 QTLs of low-temperature tolerance detection by chi-square test at seedling stage

标记 Marker	连锁群 Linkage Group	随机群体 random population		选择群体 Selected population		选择/随机 Selected/random
		Frequency	χ^2	Frequency	χ^2	
Satt338	C1	0.20	2.13	0.65	104.08	50.20
Sat_192	D1b	0.24	5.04	0.50	51.91	14.54
Satt041*	D1b	0.40	29.76	0.20	1.68	6.42
Satt271	D1b	0.31	12.84	0.51	57.86	7.73
Satt669	D2	0.15	0.14	0.32	13.07	7.93
Satt651	E	0.23	4.43	0.38	24.03	4.36
Satt663	F	0.28	9.61	0.00	5.34	16.14
Satt142	H	0.18	0.93	0.37	21.87	9.40
Satt440	I	0.43	35.12	0.21	2.31	8.06
Sat_020	K	0.40	27.48	0.16	0.21	9.49
Sat_244	M	0.50	50.63	0.33	15.01	4.45
Satt336	M	0.58	79.01	0.18	0.83	26.95
Satt540	M	0.43	37.58	0.07	0.83	22.59

注: * : χ^2 测验与方差分析共同检测到的位点(P<0.05)

Note: *: The QTLs both detected by chi-square test and ANOVA (P<0.05)

表3 方差分析检测苗期耐低温 QTLs

Table3 QTLs of low-temperature tolerance by ANOVA analysis at seedling stage

性状 Trait	连锁群 Linkage group	标记 Marker	位置 Location	F 值 F value	加性效应 ¹⁾ Additive effect	贡献率 Contribution(%)
低温反应指数 Low-temperature Response Index	D1b	Satt041*	84.04	4.13	0.03	8.58

注: * : χ^2 测验与方差分析共同检测到的位点(P<0.05); 1): 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: *: The QTLs both detected by chi-square test and ANOVA (P<0.05); 1): Additive effect was associated with Hong-feng11 alleles replaced by the alleles of Harosoy

能直接受供体等位基因导入频率高低的影响。尽管基因型可以对选择起作用(Jannink and Walsh, 2002), 但定向选择对等位基因导入频率也有重要的影响, 具体体现在两个方向极值的增加和整体导入

频率的提高/降低, 极大值可达到随机群体的几倍或几分之一, 原始群体的背景效应无法完全解释这种现象; 一些标记本身往往不与性状相关, 但根据遗传搭车(Genetic Hitch-hiking) (Smith and Haigh,

1974; Barton, 2000)原理, 可通过检测相关标记的供体等位基因导入频率的偏离, 初步筛选选择群体中进行目标性状位点, 因目标性状的选择不同, 检测效果也会有不同, 这说明选择的效果同目标性状的复杂程度相关, 即简单性状对等位基因导入频率偏离的程度效果更直接。为此, 我们选取了均匀分布于各连锁群的引物进行 SSR 扩增, 尽可能地减小这些偏差。

2.2 利用两种遗传分析方法进行 QTL 分析

由于导入系群体经过选择后, 会导致等位基因偏离、群体规模小, 无法进行传统作图分析。因此本研究利用2种分析遗传方法, 对耐低温苗期导入系进行了QTL分析。

基于遗传搭车的等位基因导入频率偏离检测, 可以在回交群体的当代检测有利等位基因的导入情况, 对材料选择的的目的性和准确性更强, 能有效地获得优良材料并初步定位选择响应相关的位点。其检测效果也因选择的目标性状而有所不同, 这表明选择效果与性状复杂程度有关, 即简单性状对等位基因导入频率偏离的程度更加准确、直接。

运用表型与基因型相结合的方差分析, 一方面能发现一些对选择没有直接响应、导入频率变化不显著从而被卡方检测所漏检的位点, 另一方可以再次验证卡方检测的结果, 排除由于遗传基因漂变或个别标记偏分离而偶然形成的偏离位点; 此外, 要使方差分析的检测达到较高的显著水平, 群体中需存在大量的表型变异。

从理论上说, 由于选择群体规模通常较小, 完全解不能通过基因型-表型线性方程而求解, 本研究中相关位点的表型效应的不完全解主要基于单位点模型的方差分析而获得, 属有偏估计, 仅仅适用于 QTL 初步分析; 同时, 高代回交选择的株系中存在少部分的杂合子(小于 1.5%)。因此更加适用的解析方法和遗传模型是后续研究的重点。

2.3 QTL 定位结果的一致性

本研究所用的两种分析方法定位到的与大豆苗期耐低温相关的 13 个 QTL, 与以往的研究相比, 它们具有更好的一致性。本研究定位到的与耐低温苗期相关的标记 Satt540, 与蒋洪蔚等(2009)的研究中

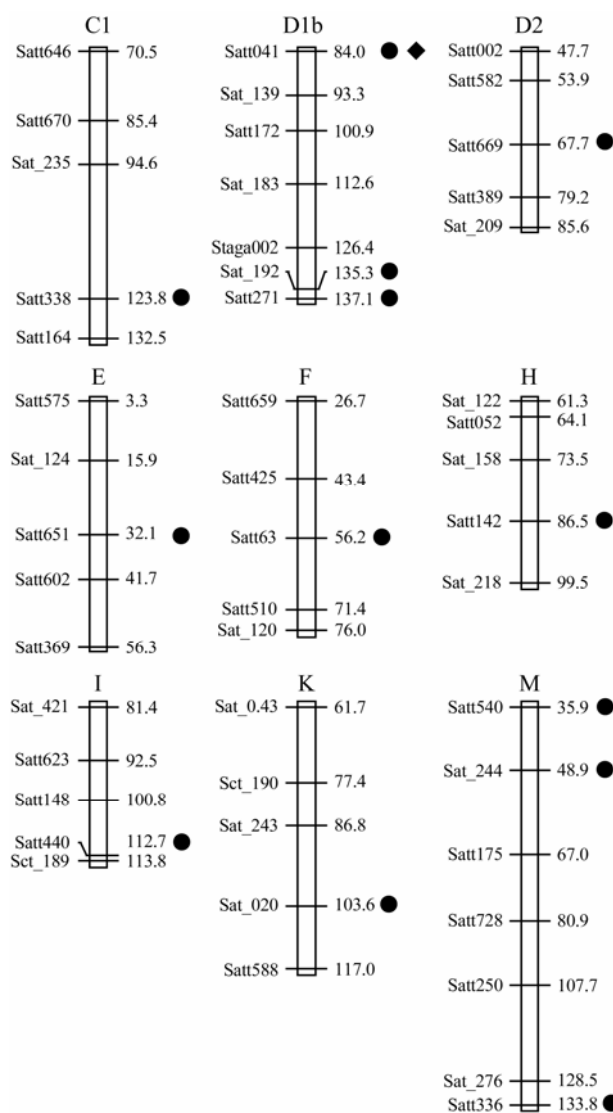


图 1 大豆苗期耐低温 QTLs 位点在连锁群上的分布
注: 圆形表示卡方检测定位到的苗期耐低温 QTLs; 菱形表示方差分析定位到的苗期耐低温 QTLs
Figure 1 Distribution of QTLs related with low-temperature tolerance at seedling stage in different linkage groups
Note: The circle represented the QTLs located by Chi-square test under low-temperature tolerance at seedling stage; rhombus represented the QTLs located by ANOVA under low-temperature tolerance at seedling stage

被定位到的一致。C1 连锁群上的 Satt338 是在耐盐条件下定位到的与发芽指数相关的位点(邱鹏程等, 2011); D1b 连锁群上的 Satt271 是在耐盐条件下定位到与发芽率相关的位点, 而在本研究中, 其与大豆苗期耐低温密切相关。本研究不但得到以往与耐低温相关的一致性位点, 还得到了与耐盐条件下相

同的位点, 这将为进一步研究大豆各性状间的遗传重叠打下基础。本研究中, 两种方法定位到的位点重叠程度较小, 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(郑天清等, 2007); 也有可能是重叠基因座的基因效应方向不一致造成表型效应的相互抵消。

本研究结合两种遗传分析方法, 在高代回交选择育种群体中进行 QTL 定位分析, 与传统方法相比, 既减小了分子标记的工作量, 又很好地将遗传与育种研究结合起来, 初步形成了分子辅助育种的检测平台。本文初步报道了高代回交导入系应用在耐低温苗期的研究, 后续的实验仍在进行之中; 这些在耐低温苗期检测到的相关位点, 将为耐低温苗期的分子机理研究打下基础, 同时也为耐低温各个时期 QTL 的累加提供优良的标记信息。

3 材料与方 法

3.1 大豆导入系材料构建

本研究以中国农业科学院作物科学研究所提供的美国品种 Harosoy (供体)和黑龙江省农垦科研育种中心提供的红丰 11(受体)为亲本, 构建了红丰 11×Harosoy 回交导入系。以红丰 11 为母本受体与供体杂交获得杂种 F₁ 代种子, F₁ 代植株再与红丰 11 回交获得 BC₁F₁ 代种子, 然后将其进行自交获得 BC₂F₃ 世代材料。分别随机选取 BC₂F₃ 世代两个群体的种子 500 粒, 经芽期耐低温鉴定筛选后, 得到的 BC₂F₄ 世代材料, 然后进行苗期耐低温的鉴定; 从 BC₂ 世代的群体中, 分别随机选取 50 粒种子组成随机对照群体。本实验所用的群体构建于 2004~2010 年。

3.2 苗期耐低温材料的鉴定筛选

分别选取 2 亲本(Harosoy 和红丰 11)种子 20 粒种于育秧盘中, 25℃光照培养, 待两片真叶完全展开后, 对第 1 组进行 8~10℃低温处理, 第 2 组继续在正常条件下生长。7 d 后, 将幼苗恢复正常生长, 量取低温胁迫前后 2 组幼苗的株高, 并计算低温反应指数(Low-temperature Response Index, LRI) (Han et al., 2004; 郑天清等, 2007), 以红丰 11 为对照。其中, 将这 2 个指标均优于对照组的材料视为超亲材料, 将超亲材料移入盆栽, 进行繁殖后, 收获种子。

$$LRI = \frac{\text{胁迫下株高差值}}{\text{对照下株高差值}} \times 100\%$$

3.3 等位基因导入频率分析

利用 SSR 标记分别对选择群体及 BC₂ 随机群体的供体导入频率进行分析, 公式如下(与轮回亲本一致的基因型记 A, 与供体亲本一致的基因型记 B, 杂合基因型记 H, 缺失或模糊记 C):

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

3.4 卡方检测

卡方分析基于“遗传搭车”(genetic hitch-hiking)效应(Harr et al., 2002), 即根据群体遗传学原理, 当群体中与选择相关的等位基因被替代, 由于选择压力的作用, 有利基因及其连锁位点频率上升, 而不利基因及其连锁位点下降的现象。利用获得的基因型数据对供体导入频率与随机群体的偏离情况进行差异显著性检测, 以卡方测验作显著性检测, 显著水平为 0.05, 自由度为 1, 卡方值计算应用卡方校正公式, 如下:

$$\chi^2 = \sum \frac{(|A - T| - 0.5)^2}{T}$$

将本实验中的数据带入后, 公式如下(a: 选择群体供体导入频率; b: 选择群体受体导入频率; c: 随机群体供体导入频率; d: 随机群体受体导入频率):

$$\chi^2 = \sum \frac{(|ad - bc| - n/2)^2 * n}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)}$$

3.5 方差分析

方差分析基于表型和基因型相结合, 利用耐低温选择群体的基因型数据, 结合相关性状的调查数据, 采用 SAS PROC GLM 的单向方差分析(ANOVA), 检测 QTL 及其贡献率, 以 P < 0.05 显著水平作为临界值。

$$\text{贡献率的计算公式为 } \alpha_i = \lambda_i / \sum_{i=1}^p \lambda_i, (\alpha_i: \text{单位向量};$$

λ_i : 原指标相关系数矩阵相应的特征值)。

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, 加性效应是指受体等位基因被供体等位基因替代后的效应。某一抗逆位点在抗逆指标上的加性效应计算公式为(供体组均值-受体组均值)/2。

作者贡献

张闻博、邱鹏程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; 张振宇参与实验研究; 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

本研究由黑龙江省高校青年学术骨干支持计划项目(1152G007)资助。

参考文献

- Barton N.H., 2000, Genetic hitchhiking, *Phil. Trans. R. Soc.*, 355(1403): 1553-1562 doi:10.1098/rstb.2000.0716 PMID: 11127900
- Funatsuki H., Kawaguchi K., Matsuba S., Sato Y., and Ishimoto M., 2005, Mapping of QTL associated with chilling tolerance during reproductive growth in soybean, *Theor. Appl. Genet.*, 111(5): 851-861 doi:10.1007/s00122-005-0007-2 PMID:16059730
- Han L.Z., Yuan D.L., Xuan Y.S., Piao Z.Z., and Kon H.J., 2004, Genetic analysis of cold water response on several agronomic traits of rice, *Chinese J. rice Sci.*, 18: 23-28
- Harr B., Kauer M., and Schlotterer C., 2002, Hitchhiking mapping: A population-based finemapping strategy for adaptive mutations in *Drosophila melanogaster*, *PNAS*, 99(20): 12949-12954 doi:10.1073/pnas.202336899 PMID: 12351680 PMID:130566
- Hu G.Y., Zhao J.M., Zhou B., Zuo Q.M., Gai J.Y., Yu D.Y., and Xing H., 2008, Inheritance and molecular marker of chilling tolerance of soybean in early stage, *Dadou Kexue (Soybean Science)*, 27(6): 905-910 (胡国玉, 赵晋铭, 周斌, 左巧美, 盖钧镒, 喻德跃, 邢邯, 2008, 大豆耐低温出苗的遗传分析与分子标记, *大豆科学*, 27(6): 905-910)
- Ikeda T., Ohnishi S., Senda M., Miyoshi T., Ishimoto M., Kitamura K., and Funatsuki H., 2009, A novel major quantitative trait locus controlling seed development at low temperature in soybean (*Glycine max*), *Theor. Appl. Genet.*, 118(8): 1477-1488 doi:10.1007/s00122-009-0996-3 PMID: 19255739

- Jannink J.L., and Walsh B., 2002, Association mapping in plant populations, In: Kang M.S. (ed.), *Quantitative Genetics, Genomics and Plant Breeding*, C.A.B.I., New York, U.S.A., pp.59-68
- 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 Agronomica Sinica)*, 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)
- Lin J., Zhu W.Y., Zhang Y.D., Zhu Z., Zhao L., Chen T., Zhao Q.Y., Zhou L.M., Fang X.W., Wang Y.P., and Wang C.L., 2010, Detection of quantitative trait loci for cold tolerance at the bud bursting stage by using chromosome segment substitution lines in rice (*Oryza sativa*), *Zhongguo Shuidao Kexue (Chin. J. Rice Sci.)*, 24(3): 233-236 (林静, 朱文银, 张亚东, 朱镇, 赵凌, 陈涛, 赵庆勇, 周丽慧, 方先文, 王艳平, 王才林, 2010, 利用染色体片段置换系定位水稻芽期耐冷性 QTL, *中国水稻科学*, 24(3): 233-236)
- Liu B., Du Y.C., Wang X.X., Guo Y.M., Gao J.C., Zhu D.W., and Dai S.S., 2010, QTL analysis of cold tolerance from *Solanum pimpinellifolium* during seed germination and seedling stages using advanced backcross population, *Yuanyi Xuebao (Acta Horticulturae Sinica)*, 37(7): 1093-1101 (刘冰, 杜永臣, 王孝宣, 国艳梅, 高建昌, 朱德蔚, 戴善书, 2010, 利用高代回交群体定位醋栗番茄发芽期与幼苗期耐冷 QTL, *园艺学报*, 37(7): 1093-1101)
- Nie Y.Y., Cai Y.H., Yan M.L., Li Y.H., Mao L.H., Yan L.A., and Yang X.L., 2011, Research advances in chilling injury to rice, *Jiangxi Nongye Xuebao (Acta Agriculturae Jiangxi)*, 23(3): 63-66 (聂元元, 蔡耀辉, 颜满莲, 李永辉, 毛凌华, 颜龙安, 杨晓莉, 2011, 水稻低温冷害分析研究进展, *江西农业学报*, 23(3): 63-66)
- Qiu P.C., Zhang W.B., Liu C.Y., Jiang H.W., Li C.D., Fan D.M., Zeng Q.L., Hu G.H., and Chen Q.S., 2011, QTL Identification of Salt Tolerance in Germination Stage of Soybean, *Douke Jiyinzuxue Yu Yichuanxue (online)*, 2(3): 20-27 (邱鹏程, 张闻博, 刘春燕, 蒋洪蔚, 李灿东, 范冬梅, 曾庆力, 胡国华, 陈庆山, 2011, 大豆芽期耐盐性 QTL 定位, *豆科基因组学与遗传学(网络版)*, 2(3): 20-27)
- Shan Y.J., 2010, Construction of genetic map by SSR markers and QTLs analysis of some agronomic traits in diploid potatoes, Thesis for M.S., Chinese academy of agricultural

- sciences master dissertation, Supervisor: Jin L.P., pp.15-16
(单友蛟, 2010, 二倍体马铃薯 SSR 遗传图谱的构建及若干农艺性状的 QTLs 定位分析, 硕士学位论文, 中国农业科学院, 导师: 金黎平, pp.15-16)
- Smith J.M., and Haigh J., 1974, The hitch-hiking effect of a favourable gene, *Genetical Research*, 23: 23-35 doi: 10.1017/S0016672300014634
- Tanksley S.D., and Nelson J.C., 1996, Advanced backcross QTL analysis: A method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines, *Theor. Appl. Genet.*, 92(2): 191-203 doi:10.1007/BF00223376
- Zang J.P., Sun Y., Wang Y., Yang J., Li F., Zhou Y.L., Zhu L.H., Jessica R., Mohammadhosein F., Xu J.L., and Li Z.K., 2008, Dissection of genetic overlap of salt tolerance QTLs at the seedling and tillering stages using backcross introgression lines in rice, *Science in China Series C: Life Science*, 51(7): 583-591 doi:10.1007/s11427-008-0081-1 PMID:18622741
- Zheng T.Q., Xu J.L., Fu B.Y., Gao Y.M., Veruka S., Lafitte R., Zhai H.Q., Wan J.M., 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 Agronomica Sinica)*, 33(5): 799-804 (郑天清, 徐建龙, 傅彬英, 高用明, Satish Veruka, Renee Lafitte, 翟虎渠, 万建民, 朱苓华, 黎志康, 2007, 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)
- Zhou X.D., 2010, Analysis of bolting inheritance character and related gene molecular markers in mustard (*Brassica juncea* Coss.), Thesis for M.S., Southwestern University, Supervisor: Song M., pp.21 (周贤达, 2010, 芥菜(*Brassica juncea* Coss.)抽薹性状遗传规律分析及相关基因分子标记研究, 硕士学位论文, 西南大学, 导师: 宋明, pp.21)



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的评审
- ※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>