

# 大豆磷效率 QTL 定位及互作分析

耿雷跃, 崔士友, 张 丹, 邢 邯, 盖钧镒, 喻德跃

(南京农业大学大豆研究所, 国家大豆改良中心, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095)

**摘要** 磷效率是复杂的数量性状, 有一系列基因参与其中。利用科丰 1 号×南农 1138-2 衍生的重组自交系群体 NJRIKY, 对影响大豆磷效率的加性和上位性 QTL 同时进行定位, 比较在两种磷条件下的大豆磷效率 QTL 的表达差异。采用 5 个指标评估大豆的磷效率, 包括: 茎干重、根干重、根冠比、磷利用效率和磷吸收效率。结果表明: 在高磷和低磷条件下在 8 个连锁群上分别检测到 3 个和 12 个加性的 QTL, 可解释 4.0%~13.8% 的表型变异; 另外, 在高磷和低磷条件下, 分别检测到 12 对和 7 对互作的 QTL, 可解释 3.3%~19.9% 的表型变异。本研究的 QTL 定位结果为进一步了解大豆在不同磷条件下的磷效率遗传机制提供了重要的线索。

**关键词** 大豆; 磷效率; 重组自交系; 数量性状位点

**中图分类号** S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2007)04-0460-07

## QTL MAPPING AND EPISTASIS ANALYSIS FOR P-EFFICIENCY IN SOYBEAN [*GLYCINE MAX* (L.)]

GENG Lei-yue, CUI Shi-you, ZHANG Dan, XING Han, GAI Jun-yi, YU De-yue

(*Soybean Research Institute of Nanjing Agricultural University, National Center for Soybean Improvement, National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095*)

**Abstract** Phosphorus(P)-efficiency is a complicated quantitative trait, and a number of genes take part in it. This study used the RIL (NJRIKY) derived from Kefeng-1×Nannong1138-2, to map the additive and epistatic QTL which affected P-efficiency and to understand the expressive difference of QTLs associated with P-efficiency under two P conditions. Five P-efficiency related traits were analysed, including shoot dry weight (SDW), root dry weight (RDW), root and shoot ratio (R/S), P use efficiency (PUE) and P absorb efficiency (PAE). Three additive QTLs under high P level and twelve additive QTLs under low P level, were mapped respectively, with 4.0%~13.8% phenotypic variations explained. Epistasis analysis detected nineteen significant additive-by-additive QTLs, twelve under high P level, seven under low P level, with 3.3%~19.9% phenotypic variations explained. This QTL mapping result will provide an important cue to understand the genetic mechanism of P-efficiency in soybean.

**Key words** Soybean; P-efficiency; RIL; QTL

收稿日期: 2007-04-12

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 项目 (2004CB117206); 863 项目 (2006AA10Z1C1); 国家自然科学基金重大项目 (30490250); 教育部长江学者和创新团队发展计划项目 (IRT0432)

作者简介: 耿雷跃 (1981-), 男, 硕士研究生, 主要从事分子遗传与作物遗传育种研究。E-mail: 2004101094@njau.edu.cn

通讯作者: 喻德跃教授, 博士。Tel. / Fax: 025-84396410; E-mail: dyu@njau.edu.cn

磷元素是植物必需的大量元素之一,在植物生长发育和新陈代谢中起着重要的作用<sup>[1~3]</sup>。尽管土壤中全磷含量并不低,但有 70%~90% 的磷进入土壤而成为难以被作物吸收状态,导致土壤中有效磷含量较低<sup>[4]</sup>。如何充分利用这些潜在磷素资源,提高土壤磷的生物有效性是需要研究的重要课题。改良作物自身利用磷素的能力,即通过遗传育种的方法,培育能充分吸收利用土壤中磷营养的作物品种,是提高作物磷效率的有效途径。改良作物的磷营养效率需要了解产生磷营养效率差异的原因,特别是要探明只有在磷胁迫下才产生的专性反应。通过专性反应提供的信息,寻找产生这一反应的分子标记,然后通过分子标记追踪控制磷效率的基因,进而才能更有效的对该性状进行遗传学改良。

作物磷效率与大多数农艺性状一样表现连续的表型分布<sup>[5]</sup>,表明该性状是受多基因控制的数量性状。QTL 定位作为一种通过分子标记寻找影响数量性状基因的方法,对研究磷效率这样的复杂数量性状有很大的优势。它能够在统计学上找到影响数量性状变化的基因组区域<sup>[6]</sup>。20 世纪 90 年代以来,QTL 定位在作物磷效率的研究上已有较多报道,如水稻<sup>[7~9]</sup>,玉米<sup>[10,11]</sup>,小麦<sup>[12]</sup>。但是在大豆中,磷效率的 QTL 定位相关研究却很少。只有 Li 等<sup>[13]</sup>,在 F 连锁群上定位了 7 个磷效率相关的 QTL。

本研究以科丰 1 号和南农 1138-2 为亲本构建的重组自交系群体(NJRIKY)为材料<sup>[14]</sup>,运用能够同时进行 QTL 加性和上位性分析的软件 QTL-Mapper1.6<sup>[15,16]</sup>,分别对生长在两种磷条件下的大豆苗期干物重、磷利用效率和磷吸收效率进行了 QTL 定位和比较分析,这将有助于对相关 QTL 进行精细定位以及分子标记辅助育种的开展。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

供试材料为科丰 1 号和南农 1138-2 杂交产生并经过调整的 184 个 RIL 家系(NJRIKY),由国家大豆改良中心通过单粒传法(SSD)培育而成<sup>[14]</sup>。

### 1.2 试验设计

试验采用裂区设计。主区为高磷和低磷处理,副区为 184 个家系及 2 个亲本随机区组排列。3 次重复,每次重复种 3 株。

### 1.3 生长环境

群体和他们的亲本种于两升的塑料盆内。每盆内装大约 1.5 kg 在南京江浦取的干土。为了避免其他元素缺乏对低磷胁迫的表型的影响,在不施磷的盆内加入  $H_2NCONH_2$  和 KCl,使其浓度分别达到 50 mg/kg 和 15 mg/kg。施磷的盆内加入  $H_2NCONH_2$  和  $KH_2PO_4$  使其浓度分别达到 50 mg/kg 和 15 mg/kg。群体于 2005 年 7 月 1 日种植。六周以后,植株开花前取样。

### 1.4 性状测定

测定总茎干重(SDW,g),根干重(RDW,g),根冠比(R/S),磷利用效率(单位磷产生的干物重,PUE,g/mg),磷吸收效率(每株的磷含量,PAE,mg/plant),五个性状。干重测定方法为分别取茎和根,清水冲洗后吸干,放入烘箱内,105℃ 杀青 1 h,65℃ 烘干至恒重,称重。采用钒钼黄比色法测定磷含量<sup>[17]</sup>。

### 1.5 数据分析

所有统计均用 SAS9.0<sup>[18]</sup>。数据描述性统计和相关分析采用 Descriptive 菜单,方差分析采用 GLM 过程。广义遗传率根据方差分析结果按公式  $H_b^2 = (M1 - M2) / (M1 + M2 \times R)$  计算,其中 M1 为家系间均方,M2 为误差均方,R 为重复次数。

利用该 RIL 群体业已构建的包括 221 个分子标记的遗传图谱(所应用的 SSR 标记均来自 [www.soybase.org](http://www.soybase.org))<sup>[19~21]</sup>,QTLMapper1.6 ([www.cab.zju.edu.cn/ics/faculty/zhujun.htm](http://www.cab.zju.edu.cn/ics/faculty/zhujun.htm))<sup>[15,16]</sup> 对上述 5 个性状的加性 QTL 和加加上位性进行混合线性模型的复合区间作图及遗传参数估算,以  $P < 0.005$  和  $LOD > 2.0$  为阈值进行定位分析。根据 McCouch<sup>[22]</sup> 等提出的原则命名各 QTL。

## 2 结果与分析

### 2.1 表型性状及其变化

不同 P 处理条件下性状的表现见表 1。所有性状在 RI 家系间均表现出极显著的差异,在亲本间在多数情形下差异不显著,只有根干重在两种磷水平下差异显著。所研究的 RIL 群体不同性状的家系间变异幅度大,存在明显的超亲分离现象。并且所有性状的分布均近似于正态分布。表明这些性状均为多基因控制的数量性状。各性状的广义遗传力中等偏低,在 16.9%~42.5% 之间,表明磷效率相关的性状较易受环境的影响。

表 1 大豆 RIL 群体及其亲本 6 个性状的统计分析  
Table 1 General statistics for phenotypic traits of the RIL population and their parents

性状 Trait	处理 Treatment	重组自交家系 RILs			亲本 Parents ( $\bar{x}$ )		显著性 Significance			H <sub>0</sub> <sup>a</sup> (%)
		均数 Mean	幅度	偏度	科丰	南农 1138-2	RILs	Reps	Parents	
		$\bar{x}\pm\text{SD}$	Range	Kurtosis	Kefeng	Nannong1138-2				
SDW	—P	2.67±0.60	1.28—4.32	0.26	1.91	3.30	***	**	ns	41.5
	+P	2.70±0.64	1.40—4.81	0.72	2.50	3.67	***	ns	ns	38.4
RDW	—P	0.93±0.16	0.60—1.45	0.54	0.68	1.28	***	ns	**	41.5
	+P	0.97±0.14	0.66—1.37	0.21	0.73	1.38	***	ns	*	22.9
R/S	—P	0.37±0.07	0.22—0.62	0.39	0.37	0.35	***	ns	ns	41.1
	+P	0.38±0.07	0.20—0.64	0.64	0.39	0.37	***	***	ns	34.7
PUE	—P	0.36±0.11	0.13—0.76	1.29	0.25	0.25	***	***	ns	42.5
	+P	0.36±0.10	0.18—0.74	1.16	0.25	0.29	***	*	ns	16.9
PUP	—P	11.08±3.31	4.55—23.53	0.64	9.69	15.80	***	*	ns	35.8
	+P	11.87±4.01	4.87—30.38	1.09	13.34	20.16	***	*	ns	29.6

注:ns 为不显著,\* , \*\* 和 \*\*\* 分别表示在 0.05,0.01 和 0.001 水平上显著,下同。  
Note:ns,no significant;\* , \*\* , \*\*\* indicated P< 0.05,0.01 and 0.001,respectively. The same below.

2.2 相关分析

从相关分析的结果(见表 2)可以看出,各性状在高磷与低磷条件下的自身的相关系数虽然均达到显著水平,但均不高,在 0.15~0.53 之间,说明磷处理对各性状的影响比较显著。

磷利用效率在两种磷水平下与茎干重、根干重

和根冠比的相关系数均不高,只在低磷水平下与茎干重显著相关。而磷吸收效率在两种磷水平下与茎干重、根干重均成极显著正相关,与根冠比成显著负相关。表明磷吸收效率对干物重的影响较大。在两种磷水平下,磷利用效率与磷吸收效率之间,均成极显著负相关。

表 2 在两种磷水平下 5 个性状在 RIL 群体中的相关性

Table 2 Phenotypic correlations among five traits under two P levels in RIL population

性状 Trait	茎干重 SDW	根干重 RDW	根冠比 R/S	磷利用效率 PUE	磷吸收效率 PAE
茎干重 SDW	<b>0.32</b> * *	0.55 * *	-0.77 * *	-0.06 ns	0.67 * *
根干重 RDW	0.54 * *	<b>0.53</b> * *	0.05 ns	0.06 ns	0.36 * *
根冠比 R/S	-0.70 * *	0.17 *	<b>0.31</b> * *	0.07 ns	-0.48 * *
磷利用效率 PUE	0.15 *	0.14ns	-0.07ns	<b>0.15</b> *	-0.65 * *
磷吸收效率 PAE	0.48 * *	0.34 * *	-0.27 *	-0.68 * *	<b>0.28</b> * *

注:\*\* , \* , ns 和表 1 相同。在对角线上的数据(黑体)表示在两种磷水平下 5 个性状自身的相关系数。在对角线上部的数据表示在高磷水平下的 5 个性状相关系数。在对角线下的数据表示在低磷水平下 5 个性状的相关系数。

Note:\*\* , \* , ns,the same to table 1. Data along diagonal (bold) represent the correlation coefficients among five traits under two P conditions. Data above the diagonal correspond to correlations under high P condition;Data below the diagonal correspond to correlation under low P condition.

2.3 加性 QTL 分析

对与大豆磷效率相关的 5 个性状在两种磷水平下分别定位,一共定位到 15 个大于给定阈值的 QTL,贡献率在 3.99%~13.84% 之间。其中大于 10% 的有 3 个,为 *qlsdw*C1.1, *qlrdw*C2.1 和 *qhrdw*C2.1,结果列于表 3。

在低磷水平下,共定位到 12 个 QTL,其中对于茎干重只定位到一个 QTL,位于 C1 连锁群上,贡献率为 11.36%。对于根干重共定位到 4 个 QTL,分布于 B1,C1,C2,I-2 连锁群上,贡献率在 4.27%~12.52% 之间。其中位于 C1 连锁群上的 *qlrdw*C1.1 与影响茎干重的 *qlsdw*C1.1 共位。对于根冠比共定

位到 3 个 QTL,分布于 C2,D2,O 连锁群上,贡献率在 4.96%~7.19%之间。其中位于 C2 连锁群上的 *qlr/sC2.1* 与影响根干重的 *qlrdwC2.1* 共位。对于磷利用效率共定位到 3 个 QTL,分布于 D2,I-1,J-2 连锁群上,贡献率在 3.99%~7.37%之间。对于磷吸收效率只定位到 1 个 QTL,位于 D2 连锁群上,贡献率为 8.78%,与影响磷利用效率的 *qlpueD2.1* 共位。

在高磷水平下共定位到 3 个 QTL,其中对于茎

干重、根干重和根冠比各定位 1 个 QTL,分布于 C2,O 连锁群上,贡献率在 4.92%~13.84%之间。没有定位到影响磷利用效率和磷吸收效率的 QTL。位于 O 连锁群上,影响茎干重的 *qhsdwO.1* 和影响根冠比的 *qhr/sO.1* 共位。

共检测到 2 个在两种磷水平下同时表达的 QTL。其中一个位于 C2 连锁群上,在 *satt365-satt658* 之间,影响根干重。另一个位于 O 连锁群上,在 *sat\_291-sat\_145* 之间,影响根冠比。

表 3 高磷、低磷条件下检测到的磷效率相关性状的加性 QTL

Table 3 Additive QTLs associated with P-efficiency under low and high P condition

处理 Treatment	性状 Trait	位点 QTL	连锁群 Linkage	标记区间 Marker interval	LOD	加性效应 Additivity	贡献率 H <sup>2</sup> (%)
-P	SDW	<i>qlsdwC1.1</i>	C1	<i>satt194-sat_337</i>	2.8	0.191	11.4
	RDW	<i>qlrdwB1.1</i>	B1	<i>sat_151-sat_261</i>	2.9	-0.039	5.8
		<i>qlrdwC1.1</i>	C1	<i>sat_322-satt294</i>	3.8	-0.042	7.0
		<i>qlrdwC2.1</i>	C2	<i>satt365-satt658</i>	5.7	-0.057	12.5
		<i>qlrdwI-2.1</i>	I-2	<i>satt562-sat_174</i>	2.0	0.033	4.3
	R/S	<i>qlr/sC2.1</i>	C2	<i>satt365-satt658</i>	3.1	-0.019	7.2
		<i>qlr/sD2.1</i>	D2	<i>satt514-satt311</i>	2.7	0.016	5.3
		<i>qlr/sO.1</i>	O	<i>sat_291-sat_145</i>	2.5	-0.016	5.0
	PUE	<i>qlpueD2.1</i>	D2	<i>satt669-sat_292</i>	2.8	0.030	6.6
		<i>qlpueI-1.1</i>	I-1	<i>sat_419-satt623</i>	2.0	-0.023	4.0
		<i>qlpueJ-2.1</i>	J-2	<i>sat_394-sat_224</i>	3.0	-0.031	7.4
	PAE	<i>qlpaeD2.1</i>	D2	<i>satt669-sat_292</i>	3.8	-0.925	8.8
+P	SDW	<i>qhsdwO.1</i>	O	<i>sat_291-sat_145</i>	2.0	0.143	4.9
	RDW	<i>qhrdwC2.1</i>	C2	<i>satt365-satt658</i>	5.7	-0.039	13.8
	R/S	<i>qhr/sO.1</i>	O	<i>sat_291-sat_145</i>	3.7	-0.023	9.1

注:1)加性效应,即一个父本等位基因取代母本等位基因的效应 2)加性效应贡献率

Note:1) Additive effect,the genetic effect when a maternal allele is replaced by a paternal allele

2)Variation explained due to additive effect

2.4 上位性 QTL 分析

在两种磷水平下共检测到 19 对互作的 QTL,它们分布于除 H 外的其他所有连锁群上。

在低磷水平下,除茎干重外,四个性状共检测到 7 对互作的 QTL,贡献率在 5.5%~9.6%之间,没有检测到贡献率大于 10%的互作位点。

在高磷水平下,只在根干重和磷利用效率两个性状中检测到互作的 QTL。共检测到 12 个 QTL,其中影响根干重的 8 个,影响磷利用效率的 4 个。贡献率在 3.3%~19.9%之间,其中有三对互作的 QTL 效应值大于 10%,两对影响根干重,一对影响磷利用效率。

3 讨论

在大豆中,磷效率在不同基因型之间的差异普遍存在<sup>[23~25]</sup>。这种差异可表现为磷素吸收量(积累)的差异和磷素代谢特性的差异。因此,磷效率可以划分为磷吸收效率和磷利用效率<sup>[26]</sup>。磷吸收效率,即植物对土壤中磷的吸收能力,用单株的吸磷量表示。磷利用效率,即植物对体内磷的代谢利用能力,用植物利用单位含量的磷所生产的干物重表示。

探讨在两种磷水平下群体的两种磷效率的变化,以及它们对植株茎干重和根干重的影响。从相

关分析的结果可以看出在两种磷水平下,植株的茎干重和根干重主要受磷吸收效率的影响,均达到极显著水平。而磷利用效率对茎干重和根干重的影响较小,未达到显著水平。这与徐青萍等<sup>[24]</sup>的试验结论相同。

表 4 高磷、低磷条件下检测到的磷效率相关性状的互作 QTL  
Table 4 Epistatic QTL associated with P efficiency under low and high P condition

处理	性状	连锁群	区间	连锁群	区间	LOD 值	互作效应	贡献率
Treatment	Trait	Linkage	Interval	Linkage	Interval	LOD score	AiAj	H <sub>AA</sub> %
-P	RDW	C2	satt681—satt227	M	sat_148—sat_258	5.5	-0.045	7.2
		D1a+Q	satt468—sat_160	L-2	sat_245—satt373	3.5	-0.044	7.0
	R/S	J	sct_001—satt215	K	sct_196—satt46	4.7	0.021	9.1
	PUE	F-1	satt335—satt522	K	satt326—sat_363	4.1	-0.037	9.6
	PAE	C2	satt681—satt227	J-1	satt414—satt132	4.8	1.035	9.3
		E	satt210—satt336	J-1	satt414—satt132	3.8	-1.015	8.9
		O	sat_318—satt259	J-2	sat_394—sat_224	2.2	-0.799	5.5
+P	RDW	A1	sat_171—satt648	F-1	satt554—satt651	7.2	-0.053	11.4
		B1	satt251—sat_151	J-1	satt414—satt132	5.7	-0.033	4.3
		B2	satt168—sat_355	F-1	satt269—AW186493	2.9	-0.029	3.3
		C1	sct_191—AI794821	N	satt237—satt312	3.3	0.035	4.8
		C1	AI794821—satt164	M	satt590—satt245	4.9	-0.043	7.5
		D1a+Q	satt267—sat_201	G	sat_223—sat_164	4.8	0.065	16.8
		D1b+w	satt703—satt546	K	satt46—satt727	4.4	-0.039	6.0
	PUE	K	satt710—satt273	O	satt173—satt262	4.8	-0.033	4.4
		A2	satt409—satt228	K	sat_352—sat_293	3.7	-0.024	4.6
		B1	sat_261—sat_156	C2	satt640—satt322	4.0	-0.031	7.2
		B2	satt168—sat_355	D2	sat_292—sat_222	6.5	0.051	19.9
F	satt335—satt522	I-2	sat_174—sat_219	4.7	0.033	8.3		

注:1)上位性效应。正值,亲本型>重组型;负值,亲本型<重组型 2)H<sub>AA</sub>%,分别表示上位性 QTL 贡献率。  
1) Epistatic effects. Positive value, parental type>recombinant type; Negative value, parental type<recombinant type.  
2) H<sub>AA</sub> % is the general contribution from epistatic QTL.

定位的 QTL 效应值在 4.0%~13.8%之间,均小于 15%,属于微效基因。这与其他学者研究的结果相似<sup>[13]</sup>。进一步说明大豆磷效率是由微效多基因控制的数量性状。

对比两种磷水平下的 QTL 定位结果,只定位到两个在两种磷水平下一致表达的 QTL。其中一个位于 C2 连锁群上,影响根干重。另一个位于 O 连锁群上,影响根冠比。作者推测这两个 QTL 可能是影响根干重和根冠比的持家基因。从分析的结果可以看出大多数 QTL 在两种环境下表达是不一致的。为了适应低磷胁迫,生物逐渐进化形成了紧急基因调控系统。此系统与正常磷水平下的基因调控系统有所不同<sup>[27,28]</sup>。这些不同的 QTL 可能属于两个不同的调控系统。这些不一致表达的 QTL 对于了解不同磷水平下,大豆磷效率调控机制的变化将有很大帮助。

共检测到三个共位的 QTL。一个影响低磷条件下的根干重和根冠比,位于 C1 连锁群上。另一个影响高磷条件下的茎干重和根冠比位于 O 连锁群上。最值得探讨的一个是在低磷条件下同时影响磷利用效率和磷吸收效率的 QTL。它位于 D2 连锁群上 satt669—sat\_292 之间。这些共位的 QTL 可能是由紧密连锁或者一因多效引起的。

本研究定位到的 QTL 未发现与 Li 定位到的 QTL 共位<sup>[13]</sup>。作者推测可能是有以下两个原因:一是两个研究所应用评估磷效率的性状不同。二是 Li 等定位所用的数值为磷效率指数,即低磷与高磷的比值。本研究的目的是比较两种磷水平下植

物遗传机制的变化,所以所用数值为性状的绝对值。通过标记定位到的 QTL 大豆公共图谱上的位置<sup>[20,21]</sup>,可以发现在 B1 连锁群上影响低磷条件下根干重的 *qlrdwB1.1* 附近也存在着两个影响在高铝条件下根伸长的 QTL<sup>[29]</sup>。已有研究表明土壤中有效磷偏低是由于土壤中大部分磷与铝形成螯合物<sup>[30]</sup>,作者推断此区域可能存在通过改变根构型来提高磷效率的基因。

上位性在复杂数量性状的遗传中起着重要的作用,但因为技术发展的限制和相关统计分析方法的缺乏,上位性在复杂数量性状遗传中的重要性常常被忽视<sup>[31]</sup>。因此,这样就不能无偏的估计 QTL 的参数。作者使用一个可以同时进行加性 QTL 和上位性 QTL 联合分析的软件<sup>[15,16]</sup>,使得到的 QTL 定位结果更可靠。

QTL 的检测原理是基于双亲在目标性状上的差异,在双亲间表现同等效应的基因位点是检测不到的。并且基因的表达受环境(广义的)的影响较大,在不同条件下表达强度不同。因此,在现有的实验条件和统计学方法下,只能检测那些在本实验条件下表达的基因,一些影响磷效率但在亲本间无差异或受环境影响较大的基因检测不到。这就需要更换不同的群体和重复实验,发现其他的 QTL,并对现有 QTL 进行验证,确保其真实性,为其在分子育种中的应用做准备。

## 参 考 文 献

- [1] Abel S, Ticconi C A, Delatorre D A. Phosphate sensing in higher plants[J]. *Physiol Plant*, 2002, 115: 1—8.
- [2] Duff S M G, Sarath G, Plaxton W C. The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism [J]. *Physiologia Plantarum*, 1994, 90: 791—800.
- [3] Raghothama K G. Phosphate transport and signaling[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 182—187.
- [4] Holford I C R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants[J]. *Aust J Soil Res*, 1997, 35: 227—239.
- [5] Bacbev B. Genetic basis of mineral nutrition in Triticum L: Effect of the cytoplasm on the absorption of nutrient elements. In: Ssrice M R, Loughman B C eds. *Genetics Aspects of Plant Nutrition*[R]. The Hague: Martinus Nijhoff Publishers, 1983: 429—433.
- [6] Zeng Z B. QTL mapping and the genetic basis of adaptation: recent developments [J]. *Genetica*, 2005, 123: 25—37.
- [7] Wissuwa M, Mickelson Suzanne M, Yano M, Ae N. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 105: 890—897.
- [8] Shimizu Akifumi, Seiji Yanagihara, Shinji Kawasaki, Hiroshi Ikehashi. Phosphorus deficiency—induced root elongation and its QTL in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1361—1368.
- [9] Zhu J M, Kaeppler Shawn M, Lynch Jonathan P. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 1—10.
- [10] Ni J J, Wu P, Senadhira D, Huang N. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 1361—1369.
- [11] Reiter R S, Coors J G., Sussman M R, et al. Genetics analysis of tolerance to low phosphorus stress in maize using RFLP [J]. *Theor Appl Genet*, 1991, 82: 561—568.
- [12] Su J Y, Xiao Y M, Li M, et al. Mapping QTLs for phosphorus—deficiency tolerance at wheat seedling stage [J]. *Plant and Soil*, 2006, 281: 25—36.
- [13] Li Y D, Wang Y J, Tong Y P, et al. QTL mapping of phosphorus deficiency tolerance in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. *Euphytica*, 2005, 142: 137—142.
- [14] 王永军, 吴晓雷, 喻德跃, 等. 重组自交系群体的检测调整方法及其在大豆 NJRIKY 群体的应用 [J]. *作物学报*, 2004, 30 (5): 413—418.
- [15] Wang D L, Zhu J, Li Z K, et al. A computer software for mapping quantitative trait loci with main effects, epistatic effects and QTL environment interactions [M]. *User Manual for QTL Mapper Version 1.0*, Texas A&M University, College Station 1999, 1—57.
- [16] Wang D L, Zhu J, Li Z K, Paterson A H. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL environment interactions by mixed linear model approaches [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 255—264.
- [17] Jackson M L. *Soil Chemical Analysis*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall [M]. 1958.
- [18] Littell Ramon C, Milliken George A, Stroup Walter W, et al. *SAS for Mixed Models*. Second Edition [M]. 2006.
- [19] Fu S X, Zhan Y, Zhi H J, et al. Mapping of SMV resistance gene Rsc—7 by SSR markers in soybean [J]. *Genetica*, 2006, 128: 63—69.
- [20] Soybase. A USDA—ARS Plant genome program soybean database. [Online] Available at <http://www.soybase.org>.
- [21] Song Q J, Marek L F, Shoemaker R C, et al. A new integrated genetic linkage map of the soybean [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 122—128.
- [22] McCouch S R, Cho Y G., Yang M, et al. Report on QTL nomenclature [J]. *Rice Genetic Newsletter*, 1997, 14: 11—13.
- [23] 丁玉川, 陈明昌, 程滨, 等. 不同磷水平对大豆植株生长发育的影响 [J]. *山西农业科学* 2006, 34(1): 47—49.
- [24] 徐青萍, 罗超云, 廖红, 等. 大豆不同品种对磷胁迫反应的研究 [J]. *大豆科学*, 2003, 22: 108—114.

- [25] Furlani S Mh, Fudeni P R, Tarmka R T, et al. Variability of soybean germplasm in relation to phosphorus uptake and use efficiency[J]. Science Agric (Piracicaba, Braz), 2002, 59(3): 529—536.
- [26] Shenoy V V, Kalagudi G M. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping [J]. Biotechnology Advances, 2005, 23: 501—513.
- [27] Rao I M, Fredeen A L, Teay N. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet: III. Diurnal changes in carbon partitioning and carbon export[J]. Plant Physiology, 1990, 92(2): 29—36.
- [28] Goldstein Alan H, Baertlein Avihai Danon Dawn A, McDaniel Robert G. Phosphate starvation Inducible metabolism in lycopersicon esculentum[J]. Plant Physiology, 1988, 87: 716—720.
- [29] Bianchi—Hall C M, Carter Thomas E, Bailey M A, et al. Aluminum tolerance associated with quantitative trait Loci derived from soybean PI 416937 in Hydroponics[J]. Crop Science, 2000, 40: 538—545.
- [30] Quartin, V L, Azinheira H G, Nunes M A. Phosphorus deficiency is responsible for biomass reduction of triticale in nutrient solution with aluminum[J]. Journal of Plant Nutrition, 2001, 24(12): 1901—1911.
- [31] Carlborg O, Haley CS. Epistasis: too often neglected in complex trait studies[J]. Nat Rev Genet, 2004, 5(8): 618—625.

## 欢迎订阅 2007 年《大豆科学》

《大豆科学》是由黑龙江省农科院主办的学术性期刊。国内外公开发行, 双月刊, 16 开本, 每期 160 页。国内每期订价: 10.00 元, 全年 60.00 元, 邮发代号: 14—95。国外每期订价: 10.00 美元(包括邮资), 全年 60 美元。国外总发行由中国国际图书贸易总公司, 北京 399 信箱。国外代号: Q5587。

《大豆科学》是中国自然科学核心期刊, 中国科学引文数据库来源期刊及国内外多家权威数据库收入期刊源。主要刊登有关大豆的遗传育种, 品种资源, 生理生态, 耕作栽培、病、虫、杂草防治, 营养施肥, 生物技术、食品加工、药理研究和工业用途等方面的科研报告, 学术论文, 国内、外研究进展评述, 研究简报, 学术活动简讯、新品种介绍等。《大豆科学》主要面向从事大豆科学研究的科技工作者, 大专院校师生、各级农业技术推广部门的技术人员及科技种田的农民。

本刊热忱欢迎广大科研单位及有关企业刊登广告, 广告经营许可证号: 2301004010071。

订阅办法: 全国各地邮局, 如在邮局漏订, 可到编辑部补订。通过邮局汇款至哈尔滨市南岗区学府路 368 号《大豆科学》编辑部。

邮政编码: 150086

联系电话: 0451—86668735

E-mail: ddkexue@126.com

## 欢迎订阅《遗传学报》和《遗传》杂志

《遗传学报》、《遗传》杂志是中国遗传学会和中国科学院遗传与发育生物研究所主办、科学出版社出版的核心期刊, 已被美国化学文摘(CA)、生物学数据库(BIOSIS)、生物学文摘(BA)、医学索引(Medical Index)、俄罗斯文摘杂志(AJ)以及 NCBI、CABI 等 20 多种国内外重要检索系统与数据库收录。刊登内容包括遗传学、发育生物学、基因组学、细胞生物学以及分子进化。读者对象为基础医学、农林牧渔、生命科学领域的科研与教学人员、研究生、大学生、中学生物学教师等。

《遗传学报》(ISSN 1673—8527, CN11—5450/R)为月刊, 全年 12 期, 国内邮发代号 2—819, 国外发行代号: M63。2008 年定价 50 元, 全年 600 元。期刊中文网址: 遗传学报.cn

《遗传》(ISSN 0253—9772, CN11—1913/R)为月刊, 全年 12 期。国内邮发代号 2—810, 国外发行代号: M62。2008 年定价 40 元, 全年 480 元。期刊中文网址: 遗传.cn

联系地址: 北京市安定门外大屯路: 中国科学院遗传与发育生物研究所编辑室

邮政编码: 100101

电话/传真: 010—64889354

http://www.Chinagene.cn; http://jgenetgenomics.org; 中国遗传网.cn