

大豆对 SMV SC-3 株系的抗性遗传和 QTL 分析

郭丹丹^{1,2}, 陈海峰¹, 杨中路¹, 单志慧¹, 朱晓玲¹, 陈水莲¹, 周新安¹, 周 蓉¹

(1. 中国农业科学院 油料作物研究所, 农业部油料作物生物学与遗传育种重点开放实验室, 湖北 武汉 430062; 2. 中国农业科学院 研究生院, 北京 100081)

摘要:为研究大豆对 SMV 抗扩展的遗传机制, 以中豆 29 × 中豆 32 构建的重组自交系群体(RIL)为材料, 人工接种 SC-3 株系。以病情指数为抗性指标, 应用主基因 + 多基因混合遗传模型进行遗传分析, 利用复合区间作图法进行 QTL 定位。结果表明: 该 RIL 群体对 SC-3 株系的抗性遗传符合 B-2-3 遗传模型, 即抗性由 2 对等加性主基因控制, 加性效应为 -9.78, 主基因遗传率为 97.65%。在 3 个染色体上检测到 3 个抗性相关 QTL, 表型贡献率为 10.80% ~ 13.41%。

关键词:大豆; SMV; 遗传分析; QTL

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2012)04-0511-06

Analysis of Resistance Inheritance to Soybean Mosaic Virus (SMV) Strain SC-3 and Mapping Related QTL in Soybean

GUO Dan-dan^{1,2}, CHEN Hai-feng¹, YANG Zhong-lu¹, SHAN Zhi-hui¹, ZHU Xiao-ling¹, CHEN Shui-lian¹, ZHOU Xin-an¹, ZHOU Rong¹

(1. Oil Crop Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Oil Crop Biology and Genetic Improvement of the Ministry of Agriculture, Wuhan 430062, Hubei; 2. Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: In order to study the genetic mechanism of resistance in development to Soybean Mosaic Virus (SMV) in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.], a recombinant inbred line (RIL) population consisting of 144 lines derived from Zhongdou No. 29 × Zhongdou No. 32 was inoculated with the SMV strain SC-3. Genetic analysis was conducted by the major gene plus polygene mixed inheritance model, and QTLs were detected by composite interval mapping (CIM) based on the resistance reaction indicated by disease index. The results showed that the inheritance of resistance to strain SC-3 was controlled by two equality-additive major gene with an additive effect of -9.78 and a heritability of 97.65% for the major genes. Three QTLs were detected on chromosome 6, 10 and 13 respectively, explaining 10.80%-13.41% of phenotypic variation.

Key words: Soybean; Soybean Mosaic Virus; Genetic analysis; QTL

大豆花叶病毒 (Soybean Mosaic Virus, SMV) 在世界各地的大豆产区都有报道, 是导致大豆产量和品质下降的重要病害之一^[1]。智海剑等^[2]研究表明, 大豆对 SMV 存在抗侵染和抗扩展两类不同的抗性机制。质量抗性即抗侵染, 寄主与病原物之间不能建立寄生关系; 而数量抗性则表现为抗扩展, 病原物与寄主能建立寄生关系, 完成对寄主的侵染, 但在寄主中潜育时间长、病程发展缓慢, 最终危害较轻, 产量损失小^[3]。以往对大豆花叶病毒的抗性遗传研究着重于质量抗性^[4], 质量抗性具有株系专化性, 且抗性基因单一, 当株系与寄主、环境在长期共同进化过程中发生变化时, 具有质量抗性的品种很容易丧失抗性, 因此深入研究非株系专化或弱专化性的数量抗性, 培育数量抗性品种, 对于提高品

种抗性的持久性和稳定性, 有效控制大豆花叶病毒病的流行具有重要意义。

盖钧镒等^[5]根据育种实践认为数量性状遗传模式受效应大小不等的主基因、多基因或主基因 + 多基因控制, 并称之为“主基因 + 多基因混合遗传模型”。迄今为止, 该方法在大田作物、园艺作物等遗传分析中得到了广泛应用。应用适于数量性状遗传分析的分离分析法研究大豆对 SMV 的数量抗性, 有助于阐明数量抗性的遗传规律。智海剑等^[6]利用中抗 × 高感组合诱变 30 × 南农 1138-2 接种 Sa 株系后, 5 个世代联合分离分析表明大豆对 SMV 抗扩展的遗传符合 1 对主基因 + 多基因遗传模型, 与东方阳^[7]报道的抗扩展符合 1 对主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制的结果相对一致。

收稿日期: 2012-04-25

基金项目: 国家自然科学基金 (30871554, 30900906); 现代农业产业技术体系建设专项资金。

第一作者简介: 郭丹丹 (1983-), 女, 在读硕士, 研究方向为作物种质鉴定与评价。E-mail: gddxsh@126.com。

通讯作者: 周蓉 (1957-), 女, 博士, 研究员, 主要从事大豆种质资源研究。E-mail: zhourong@oilcrops.cn。

目前,国内外有关大豆 SMV 抗性基因的分子标记及定位研究较多^[7-11],但主要集中于抗侵染基因的 QTL 定位,关于数量抗性的 QTL 定位报道较少,利用 RIL 群体研究数量抗性的遗传机制及 QTL 定位鲜见报道。程利国^[12]利用溧水中子黄豆×南农 493-1 组合的 F₂ 群体,在接种 Sa 株系条件下,对大豆数量抗性进行了 QTL 定位;杨中路^[13]利用圣豆 1 号×汾豆 72 组合的 F₂ 群体,在接种 SC-7 株系条件下,对 F₂ 和 F_{2:3} 2 个世代的数量抗性进行了 QTL 定位,获得一些与数量抗性有关的 QTL。本研究以南方春大豆中豆 29 和中豆 32 构建的重组自交系群体为材料,在接种 SC-3 株系条件下,采用 RIL 群体主基因+多基因联合分离分析方法探讨大豆对 SC-3 株系的抗性遗传规律,并进行 QTL 检测,为分子标记辅助选育抗 SMV 大豆品种提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

以中豆 29×中豆 32 为亲本构建了一套重组自交系群体,命名为 Soy01,该群体以单粒传法培育而成,包括 406 个家系^[14]。从 Soy01 群体中随机抽取 144 个 F₁₂ 家系及其亲本作为研究材料。

供试大豆花叶病毒株系为 SC-3 株系,由南京农业大学智海剑老师提供。SC-3 为黄淮和长江流域大豆产区的主要流行株系,在山东、河南、江苏、湖北等省份都有不同程度分布。

1.2 试验方法

1.2.1 病毒的扩繁与接种 供试 SC-3 株系在感病品种南农 1138-2 上繁殖保存。将 RIL 群体及亲本进行盆栽,每家系种 4 株(1 盆),3 次重复,于温室(25℃~27℃)培养架上随机排列。当供试材料第 1 对真叶完全展开时,取南农 1138-2 上具有典型症状的病叶加 0.1 mol·L⁻¹、pH 7.5 的磷酸缓冲液(约 1 g 新鲜叶片加 5 mL 缓冲液)和适量 600 目金刚砂,在研钵中研磨成匀浆,用毛刷蘸匀浆均匀摩擦接种于供试材料真叶上,接种后立即用清水冲洗叶片上多余的汁液。第 1 对复叶展开时重复接种 1 次。接种后 7 d 开始观察症状,接种后 30 d 症状稳定时调查发病情况。以感病品种南农 1138-2 为对照,检测接种操作和环境条件能否使感病品种充分发病。

1.2.2 大豆对 SMV 抗感划分标准 各家系的病情调查包括症状类型、病级、病情指数等。

病级是植株上显示症状的严重度分级。参照 Zhi 等^[15]的方法调查单株病级,将症状按花叶、坏死 2 种类型分别考虑,各分为 5 级,如在同一植株上

出现花叶、坏死 2 种症状,病级取级别高者。

病情指数(DI) = $\Sigma(\text{病级} \times \text{发病株数}) / (\text{最高病级} \times \text{总株数}) \times 100$

亲本及各家系的抗性分类参照智海剑等^[16]的标准。将病情指数作为表型值,将原始数据经反正弦转换后 3 次重复的平均值作为分析数据。

1.2.3 遗传分析方法 利用南京农业大学盖钧镒教授提供的 RIL 群体分离分析软件及其分析方法(该软件是基于 MATLAB7.1 平台开发的),对中豆 29×中豆 32 组合的 P₁、P₂ 和 RIL 群体进行遗传分析。假定数量性状分别受 1 对主基因(A)、2 对主基因(B)、3 对主基因(C)、多基因(D)、1 对主基因+多基因(E)、2 对主基因+多基因(F)、3 对主基因+多基因(G)和 4 对主基因(H)、4 对主基因+多基因控制(I)^[17]。利用极大似然估计(Maximum Likelihood Estimation, MLE)对不同模型的各个遗传参数进行估计,根据最大熵信息(Akaike's information criterion, AIC)准则选取 1 个或几个最佳模型,并且对初步选定的模型进行一组适合性检验,找出最适合遗传模型。

成分分布方差和一阶遗传参数由软件算出,二阶遗传参数按章元明等^[18]文献的方法进行估计,计算公式为:

$$\sigma_{mg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma^2, h_{mg}^2(\%) = (\sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2) \times 100$$

其中 σ_p^2 为群体的表型方差; σ^2 为成分分布方差; σ_{mg}^2 为主基因遗传方差; h_{mg}^2 为主基因遗传率。

1.2.4 遗传图谱和 QTL 分析 RIL 的分子遗传图谱由本实验室采用 Joinmap 3.0 软件构建^[19],通过进一步的加密和补充,包含 264 个 SSR 标记,全长 1 260 cM,共有 31 个染色体片段,经整合可与公共图谱染色体相对应,但是缺少与公共图谱中第 5 染色体相对应的染色体^[20]。

QTL 分析采用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件(<http://statgen. ncsu. edu/qtlcart/WQTLCart.htm>),分析方法为复合区间作图法(Composite Interval Mapping, CIM)。以 Permutation 确定每个性状的 LOD 值,重复抽样 1 000 次,显著水平为 0.05。QTL 置信区间由 LOD 值曲线与 LOD 值峰值降低 1 个 LOD 值的 2 个交点构成。

2 结果与分析

2.1 RIL 及亲本对 SC-3 株系的抗性表现

大豆重组自交系群体及亲本病情指数表现见图 1。2 个亲本对 SC-3 株系的抗性表现存在显著差异($P=0.001 < 0.01$),母本中豆 29 的平均病情指数为 81.67,属于高感;父本中豆 32 的平均病情指

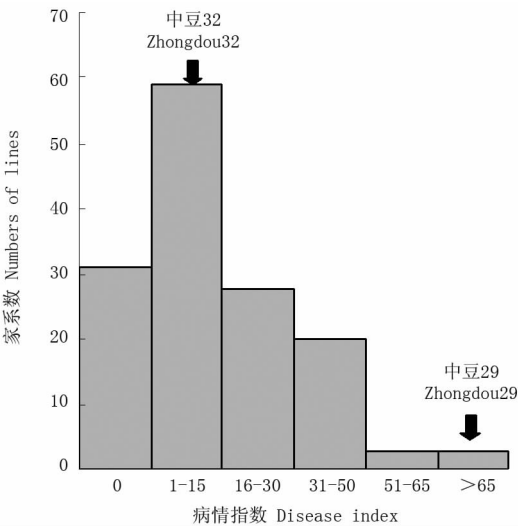


图 1 RIL 群体病情指数的频数分布
Fig.1 Frequency distribution of disease index in RIL population

数为 6.25,属于高抗。病情指数指标在 RIL 各家系间表现差异显著($P=0.000 < 0.01$),重复间没有

差异($P=0.617 > 0.05$),RIL 家系的平均病情指数为 15.58。144 个家系的病情指数呈连续性分布,变异范围为 0~100,变幅较大,超出了双亲值范围。因此,可以进行遗传模型分析及抗性 QTL 定位。

2.2 大豆对 SC-3 株系的抗性遗传模型分析

通过对中豆 29 × 中豆 32 组合 3 个世代(P_1 、 P_2 和 RIL)的病情指数数据进行联合分离分析,获得 9 类 49 种(F-1、F-2 和 G-1 的值无法算出)遗传模型的极大似然函数值和 AIC 值(表 1)。分析软件无法正常对 H 和 I 两类遗传模型进行估算,H、I 两类模型中只得到 H-3 和 I-5 的极大似然函数值和 AIC 值,说明这两类遗传模型可能不适合,即大豆对 SC-3 株系的抗性遗传模型可能不为 4 对主基因 + 多基因的混合遗传模型。根据 AIC 准则,B-1-6、B-2-2、B-2-3 和 F-3 这 4 个模型的 AIC 值较小,可作为备选模型。A、B、C、D、E、F 和 G 这 7 类遗传模型的代号和名称参照王永军^[21]的方法,H 和 I 这两类遗传模型的代号和名称参照王金设等^[17]的标准。

表 1 主基因 + 多基因混合遗传模型的极大似然值和 AIC 值
Table 1 Maximum likelihood value (MLV) and AIC value of different genetic model

模型 Model	极大似然值 MLV	AIC 值 AIC value	模型 Model	极大似然值 MLV	AIC 值 AIC value	模型 Model	极大似然值 MLV	AIC 值 AIC value
A-1	-1215.0617	2438.1235	B-2-8	-3802.2821	7612.5642	E-2-4	-8207.8338	16429.6677
A-2	-3802.2821	7614.5642	B-2-9	-3802.2821	7612.5642	E-2-5	-7318.6435	14651.287
B-1-1	-869.6759	1753.3518	C-1	-1215.0652	2440.1304	E-2-6	-9186.6478	18387.2957
B-1-2	-875.4839	1762.9678	C-2	-1215.0652	2438.1304	E-2-7	-4352.0684	8716.1369
B-1-3	-867.2333	1743.4666	D-1	-3757.9539	7527.9078	E-2-8	-4352.2921	8716.5841
B-1-4	-5051.6423	10111.2847	D-2	-3802.2821	7614.5642	E-2-9	-4352.2921	8716.5841
B-1-5	-6601.1244	13210.2488	E-1-1	-1600.9084	3215.8167	F-1	-	-
B-1-6	-841.1599	1690.3198	E-1-2	-2434.8447	4881.6894	F-2	-	-
B-1-7	-3757.9539	7521.9078	E-1-3	-4925.6206	9861.2411	F-3	-867.613	1739.226
B-1-8	-3802.2821	7610.5642	E-1-4	-1646.5768	3301.1537	F-4	-897.7047	1800.4094
B-1-9	-3802.2821	7612.5642	E-1-5	-2448.6084	4909.2168	G-1	-	-
B-2-1	-928.7981	1869.5961	E-1-6	-2372.6538	4757.3077	G-2	-2202.9025	4411.805
B-2-2	-849.7659	1709.5319	E-1-7	-2198.8357	4407.6714	G-3	-3039.4115	6084.8229
B-2-3	-841.1599	1690.3198	E-1-8	-1957.5533	3925.1066	G-4	-3228.4951	6463.9902
B-2-4	-5051.6423	10113.2847	E-1-9	-2198.8357	4407.6714	H-3	-894.5337	1773.0674
B-2-5	-878.254	1766.5079	E-2-1	-10297.5916	20611.1832	I-5	-888.4588	1804.9175
B-2-6	-867.2333	1744.4666	E-2-2	-10297.5916	20609.1832			
B-2-7	-3802.2821	7612.5642	E-2-3	-6966.9399	13945.8798			

进一步对初步选定的 4 个遗传模型进行一组适合性检验(U_{12} 、 U_{22} 、 U_{32} 、 nW^2 和 Dn),结果表明(表 2),在 15 个统计量中,B-1-6 模型中有 7 个统计量达到显著性水平,首先要排除该模型;B-2-2 和 F-3 模型中分别都有 6 个统计量达到显著性水平;而

B-2-3 模型只有 5 个统计量达显著性水平,且其 AIC 值最低,说明 RIL 群体病情指数数据类型与 B-2-3 模型的理论分布最接近。因此认为大豆对花叶病毒 SC-3 株系的抗性遗传符合 B-2-3 模型,即抗性由 2 对等加性主基因控制。

表 2 部分模型的适合性检验
Table 2 Tests for goodness-of-fit in some models

模型 Model	世代 Generation	统计量 Statistic				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	Dn
B-1-6	P ₁	6.5209(0.0107)	9.2729(0.0023)	5.2464(0.0220)	0.0569(0.05,0.4610)	0.6118(0.05,1.3600)
	P ₂	5.6652(0.0173)	3.3965(0.0653)	3.4095(0.0648)	0.0569(0.05,0.4610)	0.9869(0.05,1.3600)
	RIL	124.8621(0.0000)	76.0050(0.0000)	70.6445(0.0000)	0.8161(0.05,0.4610)	0.9592(0.05,1.3600)
B-2-3	P ₁	8.1211(0.0044)	12.8665(0.0003)	10.9622(0.0009)	0.0401(0.05,0.4610)	0.6523(0.05,1.3600)
	P ₂	1.8488(0.1739)	1.8470(0.1741)	0.0289(0.8649)	0.0401(0.05,0.4610)	0.9454(0.05,1.3600)
	RIL	31.8907(0.0000)	33.9982(0.0000)	2.1075(0.1466)	1.2036(0.05,0.4610)	0.9177(0.05,1.3600)
B-2-2	P ₁	4.1948(0.0405)	4.7495(0.0293)	0.6163(0.4324)	0.0604(0.05,0.4610)	0.5253(0.05,1.3600)
	P ₂	5.4546(0.0195)	3.2162(0.0729)	3.5038(0.0612)	0.0604(0.05,0.4610)	0.9954(0.05,1.3600)
	RIL	121.9088(0.0000)	70.0087(0.0000)	86.3791(0.0000)	0.7294(0.05,0.4610)	0.9777(0.05,1.3600)
F-3	P ₁	6.6552(0.0099)	9.5499(0.0020)	5.6159(0.0178)	0.0563(0.05,0.4610)	0.6116(0.05,1.3600)
	P ₂	3.8332(0.0502)	2.7539(0.0970)	0.8926(0.3448)	0.0563(0.05,0.4610)	0.9877(0.05,1.3600)
	RIL	84.7958(0.0000)	53.0770(0.0000)	42.5448(0.0000)	0.9758(0.05,0.4610)	0.9599(0.05,1.3600)

P₁、P₂代表亲本;RIL代表重组自交系。
P₁、P₂:Parents;RIL;Recombinant inbred lines.

在 B-2-3 模型中,由软件分析得到 RIL 群体 3 个成分分布平均数的极大似然估计值分别为 4.5372、22.8764 和 43.6517,其方差均为 7.4589,各成分分布所占比例分别为 0.3403、0.1736 和 0.4861。一阶遗传参数和二阶遗传参数的估计值见表 3。

遗传模型分析表明,RIL 群体对 SMV SC-3 株系的数量抗性遗传符合 2 对主基因控制的遗传模型,主基因间表现为等加性作用,加性效应值为 -9.78,说明抗性主基因主要由抗病亲本中豆 32 提供。

表 3 RIL 群体对 SMV 抗性的遗传参数估计值
Table 3 Estimates of genetic parameters of disease indexes to SMV in RIL population

一阶参数 First order parameter		二阶参数 Second order parameter			
平均数 m	加性效应 d	表型方差 σ_p^2	误差方差 σ_e^2	主基因遗传方差 σ_{mg}^2	主基因遗传率/% h_{mg}^2
38.62	-9.78	316.83	7.46	309.37	97.65

2.3 病情指数的 QTL 分析

利用 CIM 法对病情指数进行 QTL 分析,共检测到 3 个 QTL,*qDI-6*、*qDI-10* 和 *qDI-13*(表 4 和图 2)。*qDI-6* 位于第 6 染色体的 Satt643 ~ Sat_402 标记区间,对表型变异的贡献率为 10.80%,增效基因来源

于中豆 29;*qDI-10* 位于第 10 染色体的 Satt576 ~ Sat_242 标记区间,对表型变异的贡献率为 10.89%,增效基因来自中豆 32;*qDI-13* 位于第 13 染色体的 Sat_197 ~ Satt554 标记区间,对表型变异的贡献率为 13.41%,增效基因来源于中豆 29。

表 4 以病情指数为指标的 QTL 定位
Table 4 Mapping QTLs associated with disease index to SMV

QTL	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	距两侧标记距离 Distance		置信区间 Confidence interval	LOD	贡献率 R ² /%	加性效应 Additive effect
<i>qDI-6</i>	6	Satt643 - Sat_402	0.1	2.2	5.96-14.10	3.47	10.80	7.61
<i>qDI-10</i>	10	Satt576 - Sat_242	16.5	0.8	56.90-74.40	3.68	10.89	-7.50
<i>qDI-13</i>	13	Sat_197 - Satt554	2.4	4.7	19.51-25.76	4.65	13.41	10.72

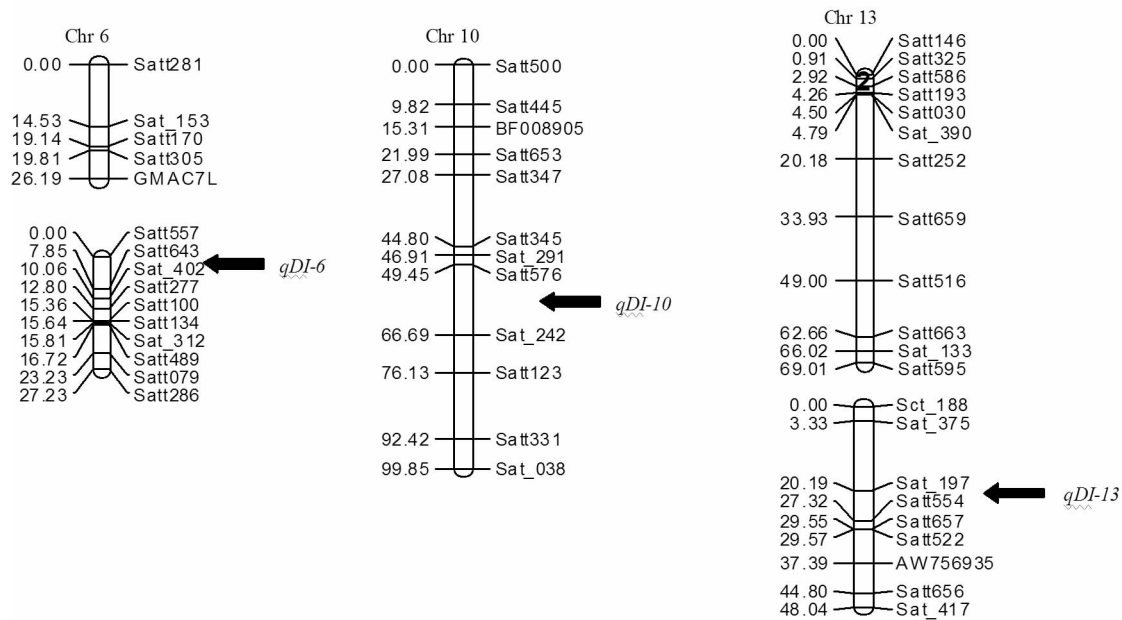


图2 大豆对 SC-3 株系抗性相关 QTL 的位置

Fig.2 The positions of resistance QTL to strain SC-3 in soybean

3 讨论

以 RIL 群体为试验材料进行遗传模型分析,可以较方便、准确地研究 2 个主基因座位上基因的作用方式和估算基因效应的大小,与杂交后产生的早期分离世代 F_2 、 B_1 、 B_2 乃至 F_3 代群体相比, RIL 群体中不存在显性效应,所需估算的遗传参数也比较少,进行统计分析的数据为群体家系间的平均值,这样大大减少了外界环境条件对群体的影响^[5]。相关学者利用数量性状主基因 + 多基因混合遗传模型联合分离分析法研究了大豆对 SMV 扩展抗性的遗传,表明大豆对 SMV 抗扩展的遗传符合 1 对主基因 + 多基因模型^[6-7,13]。本研究采用与以往研究不同的大豆材料和 SMV 株系,应用主基因 + 多基因混合遗传模型对 3 个世代(P_1 、 P_2 、RIL)的病情指数进行遗传分析,结果表明大豆抗大豆花叶病毒 SC-3 株系的抗性遗传符合 B-2-3 模型,即 2 对等加性主基因遗传模型,这与前人研究的结果不一致。其原因可能是,第一,使用的组合群体和针对的病毒株系不同,即便是相同的组合群体,对不同的 SMV 株系的抗扩展,也可能会有不同的遗传方式;第二,数量性状遗传体系可能仅由主基因组成,或仅由多基因组成,也可能由主基因和多基因共同组成,主基因与多基因是相对的^[5],多个多基因的累积效应可能增加并升为主基因,从而掩饰了多基因效应。

程利国^[12]将抗 SMV Sa 株系的 QTL 定位到第 6 染色体的 Satt422 ~ Satt640 标记区间,区间大小为 30.6 cM;杨中路^[13]将抗 SMV SC-7 株系的 QTL 定

位到第 6 染色体的 Satt640 ~ Sat_246 标记区间,区间大小为 59.4 cM;本文定位的抗性 QTL *qDI-6* 位于第 6 染色体的 Satt643 ~ Sat_402 标记区间,区间大小为 2.2 cM。在公共图谱上述 5 个标记的顺序为 Satt640 - Satt422 - Sat_246 - Satt643 - Sat_402,标记 Satt643 与 Sat_246 的位置很靠近,仅 2.8 cM,说明在 Sat_246 位点附近可能存在 1 个紧密连锁的 QTL,同时,也可认为大豆对 SMV 的抗性 QTL 在第 6 染色体上可能存在集中分布的现象。

数量性状的 QTL 定位确定了基因在染色体上的相应位置,但无法估计基因的上位性效应;数量性状的混合分离分析法虽然可以估算到主基因的加性、显性和上位性效应,但却无法获知基因在染色体上相应的具体位置,所以将这两种方法结合起来进行遗传分析,既可以估算主基因的效应值又可以获知其在染色体上的存在位置。本研究的遗传分析结果表明大豆对 SC-3 株系的抗性由 2 对等加性主基因控制,而 QTL 定位检测到 3 个抗性相关 QTL,即分离分析模型中获得的主基因数目少于实际 QTL 定位分析中检测到的主基因数目,可能因分离分析方法受已探明方法模型的限制,所以实际定位的 QTL 数目常常比模型中发现的主基因数目要多。此外,分离分析结果的准确性,与供试群体是否具有代表性和试验的准确性有关,而 QTL 定位的结果除了受这 2 个因素影响之外,还可能和遗传连锁图谱的密度和精确性有关。由于遗传信息和标记数目有限,遗传图谱的密度和精确度还有待提高,因此对定位结果真实性仍需做进一步的研究。

参考文献

- [1] Hill J H. Compendium of soybean disease, 4th edition [M]. St. Paul: American Phytopathology Society Press, 1999, 70-71.
- [2] 智海剑, 盖钧镒. 大豆对 SMV 数量抗性的育种 [J]. 大豆科学, 2004, 23(1): 1-5. (Zhi H J, Gai J Y. A study on the utilization of soybean quantitative resistance to Soybean Mosaic Virus [J]. Soybean Science, 2004, 23(1): 1-5.)
- [3] 智海剑, 盖钧镒. 大豆对 SMV 数量抗性的表现形式与种质鉴定 [J]. 中国农业科学, 2004, 37(10): 1422-1427. (Zhi H J, Gai J Y. Performances and germplasm evaluation of quantitative resistance to Soybean Mosaic Virus in soybeans [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(10): 1422-1427.)
- [4] 盖钧镒, 胡蕴珠, 崔章林, 等. 大豆资源对 SMV 株系的抗性鉴定 [J]. 大豆科学, 1989, 8(4): 323-330. (Gai J Y, Hu Y Z, Cui Z L, et al. An evaluation of resistance of soybean germplasm to Soybean Mosaic Virus [J]. Soybean Science, 1989, 8(4): 323-330.)
- [5] 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. (Gai J Y, Zhang Y M, Wang J K. Genetic system of quantitative traits in plants [M]. Beijing: Science Press, 2003.)
- [6] 智海剑, 盖钧镒, 何小红. 大豆对 SMV 抗侵染与抗扩展的遗传分析 [J]. 作物学报, 2005, 31(10): 1260-1264. (Zhi H J, Gai J Y, He X H. Inheritance of resistance in infection and resistance in development to Soybean Mosaic Virus in soybeans [J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(10): 1260-1264.)
- [7] 东方阳. 大豆对 SMV 株系抗性遗传分析和 RAPD 标记研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 1999. (Dong F Y. Genetic analysis and RAPD markers of genes resistance to SMV strain in the soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 1999.)
- [8] 白丽, 李海潮, 马莹, 等. 大豆对大豆花叶病毒 SC-11 株系抗性的遗传及基因定位 [J]. 大豆科学, 2009, 28(1): 1-4. (Bai L, Li H C, Ma Y, et al. Inheritance and gene mapping of resistance to Soybean Mosaic Virus strain SC-11 in soybean [J]. Soybean Science, 2009, 28(1): 1-4.)
- [9] 郭东全, 王延伟, 智海剑, 等. 大豆对 SMV SC-13 株系群的抗性遗传及基因定位的研究 [J]. 大豆科学, 2007, 26(1): 21-23. (Guo D Q, Wang Y W, Zhi H J, et al. Inheritance and gene mapping of resistance to SMV strain group SC-13 in soybean [J]. Soybean Science, 2007, 26(1): 21-23.)
- [10] 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.
- [11] Wang D G, Ma Y, Yang Y Q, et al. Fine mapping and analyses of Rsc8 resistance candidate genes to Soybean Mosaic Virus in soybean [J]. Theoretical Applied Genetics, 2011, 122: 555-565.
- [12] 程利国. 大豆遗传图谱构建和重要性状的 QTL 定位 [D]. 南京: 南京农业大学, 2008. (Cheng L G. Construction of genetic linkage map and QTL mapping of important traits in soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008.)
- [13] 杨中路. 大豆对大豆花叶病毒 (SMV) 的数量抗性研究及 QTL 定位 [D]. 南京: 南京农业大学, 2009. (Yang Z L. Study on quantitative resistance to Soybean Mosaic Virus (SMV) and QTL mapping in soybean [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008.)
- [14] 王贤智. 大豆产量相关性状的遗传与稳定性分析及 QTL 定位研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2008. (Wang X Z. Inheritance stability analysis and QTL mapping of yield related traits in soybean [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Science, 2008.)
- [15] Zhi H J, Gai J Y. Performances and germplasm evaluation of quantitative resistance to Soybean Mosaic Virus in soybeans [J]. Agricultural Science in China, 2004, 3(4): 247-253.
- [16] 智海剑, 盖钧镒, 陈应志, 等. 2002-2004 年国家大豆区试品种对大豆花叶病毒抗性的评价 [J]. 大豆科学, 2005, 24(3): 190-193. (Zhi H J, Gai J Y, Chen Y Z, et al. Evaluation of resistance to SMV of the entries in the national uniform soybean tests (2002-2004) [J]. Soybean Science, 2005, 24(3): 190-193.)
- [17] 王金社, 李海旺, 赵团结, 等. 重组自交系群体 4 对主基因加多基因混合遗传模型分离分析方法的建立 [J]. 作物学报, 2010, 36(2): 191-201. (Wang J S, Li H W, Zhao T J, et al. Establishment of segregation analysis of mixed inheritance model with four major genes plus polygene in recombinant inbred lines population [J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(2): 191-201.)
- [18] 章元明, 盖钧镒, 王永军. 利用 P_1 、 P_2 和 DH 或 RIL 群体联合分离分析的拓展 [J]. 遗传, 2001, 23(5): 467-470. (Zhang Y M, Gai J Y, Wang Y J. An expansion of joint segregation analysis of quantitative trait for using P_1 , P_2 and DH or RIL populations [J]. Hereditas, 2001, 23(5): 467-470.)
- [19] 周蓉, 王贤智, 陈海峰, 等. 大豆倒伏性及其相关性状的 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2009, 35(1): 57-65. (Zhou R, Wang X Z, Chen H F, et al. QTL analysis of lodging and related traits in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(1): 57-65.)
- [20] 周蓉, 陈海峰, 王贤智, 等. 大豆幼苗根系性状的 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2011, 37(7): 1151-1158. (Zhou R, Chen H F, Wang X Z, et al. QTL analysis of root traits of soybean at seedling stage [J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(7): 1151-1158.)
- [21] 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 QTL 分析中的应用 [D]. 南京: 南京农业大学, 2001. (Wang Y J. Establishment and adjustment of RIL population and its application to map construction, mapping resistant to SMV and QTL analysis of agronomic & quality traits in soybeans [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2001.)