

大豆耐低温出苗的遗传分析与分子标记

胡国玉,赵晋铭,周 斌,左巧美,盖钧镒,喻德跃,邢 邯

(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,江苏 南京 210095)

摘 要:大豆是光温敏性作物,其对低温的敏感性不但制约了大豆在高纬度地区的生产,也严重影响低纬度地区低温大豆的种植产量。以周 9311-3 × 徐 9125 的 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 $F_{2:3}$ 为材料用主基因-多基因混合遗传模型分离分析法,对大豆耐低温出苗性状进行遗传分析,然后采用 BSA 和 t 测验的方法分析筛选与大豆耐低温出苗性状紧密连锁的 SSR 分子标记。结果表明:大豆耐低温出苗性状是受一对主基因控制,其遗传模型的适合性检验表明符合 D-0 模型,即耐低温性状受一对加性-显性主基因 + 加性-显性-上位性多基因控制,主基因呈超显性。大豆耐低温出苗性状和标记 satt157 及 satt562 相关,并根据 R^2 得到两位点的变异解释率分别为 3.4% 和 13.9%。根据已经发表的整合大豆遗传图谱中 satt157、satt562 的位置将大豆耐低温出苗的两个 QTL 初步定位于 D1b 和 I 连锁群。satt562 的效应值较大属于主基因位点,satt157 的效应值较小属于多基因位点。

关键词:大豆;生长初期;耐低温;遗传分析;分子标记

中图分类号:S565.1 文献标识码:A 文章编号:1000-9841(2008)06-0905-06

Inheritance and Molecular Marker of Chilling Tolerance of Soybean in Early Stage

HU Guo-yu,ZHAO Jin-ming,ZHOU Bin,ZUO Qiao-mei,GAI Jun-yi,YU De-yue,XING Han

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

Abstract:Soybean is an important source of human protein and oil,and it is susceptible to temperature and light. Low temperature susceptibility affects soybean yield not only in high latitude area but also in low. Inheritance of soybean chilling tolerance in early stage was analyzed jointly in P_1 and P_2 parents, F_1 , F_2 and $F_{2:3}$ generations derived from the cross Zhou 9311-3 × Xu 9125 by using the joint segregation analysis of the mixed major gene and polygene inheritance model of quantitative traits. And then through t -test analysis and bulked segregate analysis (BSA), SSR markers which linked lightly with chilling tolerance were screened. The results indicated that the inheritance of chilling tolerance in the population was accorded with the D-0 model,namely the inheritance of the chilling tolerance in the population was controlled by one major gene with additive-dominance effect plus polygene with additive-dominance-epistatic effect,and the major gene showed overdominance effect. Two molecular markers satt562 and satt157 were found linked with the chilling tolerance genes in the F_2 population of Zhou 9311-3 × Xu 9125. The individual effect of each marker was reported as R^2 value,and explained 13.9% and 3.4% respectively. And the markers of satt562 and satt157 situated on I and D1b linkage groups,respectively. The satt562 with larger phenotypic effect could be regard as major gene locus,and satt157 with relative smaller effects could be regarded as polygene locus.

Key words:Soybean;Early stage;Chilling tolerance;Inheritance;Molecular marker

作物生长发育是能量由光热形式向生化形式的转化,研究作物的耐低温性状也是为了提高作物的光温利用率,即在自然光温条件下提高作物的生物

量最终提高作物的籽实产量。大豆生长发育与温度关系的研究起步较早,20 世纪 70 年代农业科技工作者已经发现低温对大豆产量的极大影响。前人研

收稿日期:2008-08-24

基金项目:教育部长江学者和创新团队发展计划项目(IRT0432)。

作者简介:胡国玉(1977-),女,硕士研究生,主要从事大豆遗传与作物遗传育种研究。E-mail:gy_hu@126.com。

通讯作者:邢邯,教授。E-mail:hanx@njau.edu.cn。

究认为凡是低温年也是大豆的低产年,一般减产28.2%~34.8%,减产的主要原因是大豆生育期间所需的积温不足。张德荣等报道,大豆各生育期不同的低温处理,都可以使植株生长缓慢,生育期推迟^[1]。潘铁夫研究认为,在10℃~35℃之间大豆的出苗时间和温度呈指数关系,温度越低,出苗时间越长,出苗率降低越大^[2]。大豆出苗期对低温的敏感性不但制约了大豆在高纬度地区的生产,也影响了南方春毛豆的种植^[3-4]。郭泰等发现大豆不同耐冷性亲本组合的杂种F₂,F₃种子萌发期耐冷性有显著的差异,以耐冷亲本×耐冷亲本的组合萌发期耐冷性最好^[5]。张思河等通过研究3个熟期类型大豆萌发时期的耐冷性表现,认为早熟品种的耐冷性较晚熟品种强^[6]。近年来大豆生长初期耐低温的生理及遗传均有进一步的研究^[7-11]。针对大豆耐低温出苗进行遗传分析,为大豆耐低温和分子标记辅助育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

选用耐低温出苗材料徐9125和低温出苗敏感材料周9311-3为亲本配置的正反杂交组合得到F₁、F₂和F_{2:3}世代。

1.2 表型鉴定

试验设计:用人工气候箱模拟低温环境,进行耐低温的表型鉴定。F₂群体采用完全随机设计,F_{2:3}采用随机区组设计,2次重复。

鉴定指标:在人工气候箱10℃,12 h光照的低温条件下,以子叶出土未展开之前,子叶和胚轴垂直即子叶与水平面平行(简称子叶平行)的时间为鉴定指标。

1.3 DNA池的构建

选取10个10℃低温下种子出苗速度快的F₂单株分别提取基因组DNA并测定浓度,等量混合构成耐低温池(CT)。同样选取种子出苗速度慢的10个F₂单株分别提取基因组DNA并测定浓度,等量混合构成低温敏感池(CS)。

1.4 SSR标记分析

随机选用600对SSR引物,引物序列来自Soybase(<http://129.186.26.94/ssr.html>),由上海申友和上海申能博彩合成。SSR扩增,PCR反应总体积20 μL,其中MgCl 21.5 mmol L⁻¹;dNTP(N=A,C,

G,T)(上海申能博彩)160 μmol L⁻¹,2.5 μL10×扩增反应缓冲液(100 mmol L⁻¹Tris-HCl pH8.0;500 mmol L⁻¹KCl;0.1% gelatin;上海申能博彩);1.2 Utaq酶(上海申能博彩);引物各8 pmol;模板DNA50 ng;无菌超纯水加至20 μL。PCR反应在PE热循环仪(2400型或PTC-200型)上进行,温度循环是94℃ 3 min;95℃ 1 min,47℃ 1.5 min,72℃ 1 min,30个循环;接着72℃ 8 min,4℃保温。扩增产物在5%非变性聚丙烯酰胺胶上电泳,1×TBE作为电泳缓冲液,80 V电泳2 h左右。

1.5 统计分析方法

采用SAS统计软件进行方差分析。运用盖钧镒等提出的一对或两对主基因+多基因混合遗传模型,联合多个分离世代分离分析法(joint segregation analysis of multiple generations)进行遗传分析^[12]。采用单标记分析法中常用的*t*测验分析标记与性状间的连锁关系^[13];采用方差分析法估计标记与性状间的重组率;性状与标记回归方程中的决定系数*R*²作为标记能够解释性状变异的比例^[14]。

2 结果与分析

2.1 P₁、P₂、F₁、F₂和F_{2:3}性状表现及其遗传分析

对F₂正反交群体的性状表现进行方差同质性测验,(表1)表明周9311-3×徐9125的F₂群体方差差异不显著,方差同质。正反交群体的平均数分别是41.1和40.8,*t*测验结果差异不显著(表2)。因此,所用组合的大豆耐低温出苗性状不存在细胞质效应。

表1 周9311-3×徐9125组合的F₂正反交方差同质性测验

Table 1 Test for variance homogeneity between reciprocal crosses of Zhou 9311-3 × Xu 9125 with F ₂ populations				
变异来源 Source	DF	MS	F	F _{0.05}
反交 Reciprocal cross	126	25.65	1.187	1.36
正交 Normal cross	109	21.61		

表2 周9311-3×徐9125组合F₂正反交平均数的*t*测验结果

Table 2 Results of <i>t</i> test for mean between reciprocal crosses of Zhou 9311-3 × Xu 9125 with F ₂				
群体 Populations	平均值 Mean	个数(n)	显著性(5%) Difference	
正交 Normal cross	41.1000	110	a	
反交 Reciprocal cross	40.8425	127	a	

通过F_{2:3}家系两次重复的鉴定结果方差分析,发现家系间的差异极显著(*F*=2.14**)(表3)。表

明亲本周 9311-3 和徐 9125 之间存在遗传差异,利用这一组合后代进行大豆耐低温出苗的遗传分析是可行的。

各世代的次数分布及其平均数和标准差见表 4。可以看出,F₁代的平均表现与 P₁ 接近即和大值亲本接近,表明显性效应较大;F₂、F_{2:3} 群体均有明显的波峰,表明大豆耐低温出苗性状存在主基因效应。

表 4 周 9311-3 × 徐 9125 的 P₁、F₁、P₂、F₂ 和 F_{2:3} 的耐低温出苗次数分布
Table 4 Frequency distributions of chilling tolerance at early stage in P₁, P₂, F₁ and F_{2:3} populations in the cross of Zhou 9311-3 × Xu 9125

群体	出苗时间 Germination/d															总株数	均数 ± 标准差
Populations	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56	Total plants	Mean ± SD	
P ₁								8	8	2					18	45.7 ± 1.5	
F ₁						2		4	2	3		2			13	46.5 ± 3.5	
P ₂			10	6	3										19	35.5 ± 1.5	
F ₂	11	6	17	32	24	21	45	42	22	12	5				237	41.0 ± 4.8	
F _{2:3}			4	9	8	13	13	19	5	6	2			1	80	42.2 ± 4.2	

2.2 耐低温出苗性状的遗传分离分析

表 5 中列出了 5 类 24 种模型的极大似然值和 AIC 值,可以看出 24 种模型中 D-2 模型的 AIC 值最小,为 2090.0894,D-0 和 E-1 模型的 AIC 值也相对较小,分别为 2094.0847 和 2093.2920。运用极大似然比检验(*LRT*),对其进行检验的结果是,D-0 和 D-2 模型间差异不显著($X^2 = 1, P > 0.05$);D-2 和 E-1 模型间差异显著($X^2 = 5.4, P < 0.05$)。可见 D-0、D-2 是较为适合的模型。

对 D-0 和 D-2 模型进行适合性检验(表 6),

表 5 周 9311-3 × 徐 9125 组合的用 IECM 算法估计的不同遗传模型的 AIC 值和极大似然值

Table 5 MLV and AIC values of variant genetic models calculated with IECM method in the cross of Zhou 9311-3 × Xu 9125					
模型 Model	极大似然函数值 Max-likelihood- value	AIC 值 AIC	模型 Model	极大似然函数值 Max-likelihood- value	AIC 值 AIC
A-1	-1088.4193	2184.8386	D-0	-1037.0424	2094.0847
A-2	-1089.4353	2184.8706	D-1	-1048.2026	2112.4053
A-3	-1105.0231	2216.0464	D-2	-1038.0447	2090.0894
A-4	-1117.3706	2240.7412	D-3	-1047.1230	2108.2461
B-1	-1066.6312	2153.2625	D-4	-1064.7205	2143.4409
B-2	-1078.8733	2169.7466	E-0	-1047.1119	2126.2239
B-3	-1084.5249	2177.0498	E-1	-1032.6460	2093.2920
B-4			E-2	-1046.1384	2112.2769
B-5	-1096.7283	2201.4565	E-3	-1066.9832	2149.9663
B-6			E-4	-1063.6393	2141.2786
C-0	-1047.1166	2114.2332	E-5	-1044.4591	2104.9182
C-1	-1063.8019	2141.6038	E-6	-1051.5642	2117.1284
			E-1-5	-1044.4592	2104.9185

表 3 F _{2:3} 群体 10℃ 低温下出苗时间的方差分析 Table 3 Variance analysis on emergence time of F _{2:3} population under 10℃					
变异来源 Source	DF	SS	MS	F - value	P > F
区组 Block	1	1.314062	1.314062	0.13	0.7180
家系 Line	79	1691.493438	21.411309	2.14	0.0004
误差 Error	79	790.230937	10.002923		
总计 Total	159	2483.038437			

表6 耐低温出苗性状 D-0 和 D-2 遗传模型的适合性检验
Table 6 Tests for goodness-of- fit of genetic model D-0 and D-2 for chilling tolerance in early stage

模型 Model	群体 Populations	适 合 性 参 数 Parameter for goodness- of- fit				
		U_1^2	U_2^2	U_3^2	${}_nW^2$	D_n
D-0	P1	0.000(0.9937)	0.132(0.7165)	2.022(0.1551)	0.1319	0.2108(0.3400)
	F ₁	0.007(0.9315)	0.231(0.6308)	5.086(0.0241) *	0.1266	0.2139(0.4101)
	P ₂	0.015(0.9024)	0.210(0.6467)	1.845(0.1744)	0.1715	0.2458(0.3298)
	F ₂	0.711(0.3990)	0.465(0.4951)	0.289(0.5906)	0.2716	0.1033(0.0887) *
	F _{2:3}	0.067(0.7951)	0.084(0.7720)	0.023(0.8783)	0.0728	0.0880(0.1540)
D-2	P1	0.356(0.5510)	0.845(0.3581)	1.868(0.1717)	0.1618	0.2074(0.3400)
	F ₁	1.218(0.2697)	0.173(0.6773)	6.813(0.0091) **	0.2657	0.3223(0.4101)
	P ₂	0.474(0.4914)	0.928(0.3353)	1.413(0.2345)	0.2131	0.2108(0.3298)
	F ₂	4.209(0.0402) *	4.141(0.0419) *	0.038(0.8462)	0.6263 *	0.1378(0.0887) *
	F _{2:3}	0.127(0.7212)	0.185(0.6674)	0.113(0.7363)	0.0937	0.0957(0.1540)

括号内为概率值；* 和 ** 分别为 0.05 和 0.01 差异显著性水平。

The value in parenthesis means probability; * and ** significantly indicate different at 0.05 and 0.01probability levels ,respectively.

2.3 耐低温出苗性状的遗传参数的估计

遗传参数估计结果表明,在组合(周 9311-3 × 徐 9125)中控制耐低温性状的主基因数为 1 对,有显性效应。其加性效应值 d = 2,显性效应值 h = 7.6,显性度 h/d = 3.8,加性效应值小于显性效应,显性度大于 1,说明控制耐低温出苗性状的主基因效应呈正向超显性(表 7)。

表 7 杂交组合的周 9311-3 × 徐 9125 遗传参数的估计值
Table 7 The heritability estimates of genetic parameters of chilling tolerance in early stage in the cross Zhou 9311-3 × Xu 9125

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate	世代 Generations	二阶参数 2nd order parameter	估计值 Estimate
m ₁	43.72	F ₂	σ _p ²	23.48
m ₂	38.86		σ _{mg} ²	16.44
m ₃	37.48		σ _{pg} ²	2.45
m ₄	36.91		h _{mg} ² (%)	70.02
m ₅	44.81		h _{pg} ² (%)	10.43
d	2.00	F _{2:3}	σ _p ²	17.85
h	7.60		σ _{mg} ²	7.39
h/d	3.80		σ _{pg} ²	5.87
			h _{mg} ² (%)	41.40
			h _{pg} ² (%)	32.89

σ_p^2 :表型方差, σ_{pg}^2 :多基因方差, σ_{mg}^2 :主基因方差, $h_{mg}^2(\%)$:主基因遗传率, $h_{pg}^2(\%)$:多基因遗传率
 σ_p^2 :phenotypic variance, σ_{pg}^2 :polygene variance, σ_{mg}^2 :major gene variance, $h_{mg}^2(\%)$:major gene heritability, $h_{pg}^2(\%)$:polygene heritability

在组合(周 9311-3 × 徐 9125)中根据 P₁、F₁、P₂、F₂和 F_{2:3}的表型值及一阶参数值,计算二阶遗传参数。在 F₂世代,耐低温出苗性状的主基因遗传率为 70.02%,多基因的遗传率为 10.43%;在 F_{2:3}世代,耐低温出苗性状的主基因遗传率为 41.40%,多基因的遗传率为 32.89%。说明耐低温出苗性状的遗传以主基因作用为主,同时存在较大的环境效应。

2.4 大豆耐低温性状的分子标记

随机选用 600 对 SSR 引物对亲本进行筛选,其中 219 对在亲本间有多态性占所选用引物的 36.5%。将筛选得到的在亲本中表现多态的标记,在构造好的 CT 池和 CS 池里继续进行多态性筛选,共得到有多态性及带型清晰程度较好的标记 11 对。用这 11 对引物进行 F₂群体的 PCR 扩增,将扩增结果分别结合耐低温出苗表型鉴定结果作 t 测验。由结果分析可知,satt157 和 satt562 与耐低温出苗性状存在相关性。根据整合得到的大豆连锁图谱可知 Satt157 位于 D1b 连锁群上 Satt562 在 I 连锁群上^[12],因此控制大豆耐低温出苗的 QTL 位于 I 连锁群上和 D1b 连锁群上。Satt157 标记对性状变异解释率为 3.4%,Satt562 标记对性状的变异解释率为 13.9%,Satt562 的显著程度大于 Satt157(表 8)。

表8 周9311-3 × 徐9125 的 F₂群体的 SSR 标记基因型耐低温出苗性状均值差异分析(*t* 测验)

Table 8 Average analysis of chilling tolerance in early stage of SSR marked genotype in the F₂ population of the cross of Zhou 9311-3 × Xu 9125 (*t* test)

标记	df ₁	u ₁	s ₁₂	df ₂	u ₂	s ₂₂	df ₃	u ₃	s ₃₂	df' _{1,2}	t _{1,2}	df' _{1,3}	t _{1,3}	df' _{2,3}	t _{2,3}
Satt143	21	41.6	2.61	12	42.6	4.65	41	42.3	3.16	15.1	-0.71	47.8	-0.87	14.1	0.27
Satt231	24	42.9	3.93	25	42.1	3.09	30	41.6	2.84	43.7	0.41	40.6	1.41	49.4	0.62
Satt253	36	41.8	3.65	18	42.5	3.45	25	42.4	2.67	35.8	-0.62	58.8	-0.64	30.8	0.11
Satt509	21	41.6	4.20	17	42.6	3.19	41	42.4	2.68	35.9	-0.87	28.6	-0.76	25.9	0.31
Satt562	34	43.2	3.20	20	42.3	2.82	24	40.3	3.15	44	1.09	50.1	3.45**	41.8	2.22*
Satt600	15	42.5	2.52	22	42.5	3.17	40	41.8	3.67	34.1	0.01	36.7	0.82	49	0.79
Satt688	18	42.6	3.84	18	41.2	3.35	43	42.5	2.97	33.4	1.12	26	0.11	28.8	-1.35
Satt157	28	40.9	3.98	16	43.6	2.53	33	42.4	2.67	41.4	-2.78**	45.9	-1.63	31.2	1.65
Satt197	27	42.4	4.11	17	42.6	3.10	36	41.8	2.64	40.5	-0.21	41.6	0.64	27.4	0.93
Satt198	21	42.9	3.35	19	41.8	3.34	39	42.1	3.20	37.6	0.99	39.4	0.94	34.5	-0.23
Satt316	18	41.9	4.44	12	40.8	2.63	48	42.6	2.93	27.7	0.89	22.8	-0.50	18.5	-1.97

* 和** 分别为 0.05 和 0.01 差异显著性水平。

* and ** indicate significantly different at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

3 讨论

通过 P₁、P₂、F₁、F₂ 及 F_{2:3} 世代的联合遗传分析结果表明,大豆耐低温出苗性状由主基因加多基因控制,且主基因遗传效应较大。因此,大豆耐低温出苗适宜在低世代选择。又由于主基因遗传表现为正向超显性,所以在低世代选择耐低温出苗表现优良的单株或家系时,得到纯合的单株或家系的几率比较大。

用 BSA 方法对大豆耐低温性状进行分子标记方面的研究,BSA 方法一般用于质量性状标记分析,但随着检测技术和分析方法的不断改进,一些原本是质量性状遗传的性状,被重新确认为主基因加多基因的数量性状。目前对于数量性状的研究方式主要有基于分子标记信息的 QTL 分析及数量性状主基因-多基因遗传体系分离分析。首先利用组合周 9311-3 × 徐 9125 的 5 个世代进行耐低温出苗遗传分析,结果表明:大豆耐低温出苗是一对主基因加多基因的遗传模式。利用组合周 9311-3 × 徐 9125 的分离世代 F₂ 群体,以 BSA 方法为基础,用在亲本和池中均有多态的 SSR 标记在 F₂ 中进行 PCR 扩增,结合 F₂ 单株种子的耐低温表型鉴定结果进行连锁分析,得到两个与目标性状相关的分子标记。与构建图谱进行 QTL 扫描分析相比较,BAS 方法一般无法对目标性状的 QTL 进行精确定位,但它大大减少了在群体中扩增标记的数目,减轻了

工作量,降低了成本,有利于分子标记辅助选择的应用。

大豆是区域性很强的作物,不同生态型的大豆品种及相同生态类型的品种,在不同生育时期的耐低温是否有不同的遗传模式和 QTL 位点还有待进一步的研究。在试验中共得到两个分子标记,分别是位于 D1b 连锁群上的 satt157 和位于 I 连锁群上的 satt562。位于 I 连锁群上的 satt562 有 13.9% 的变异解释率是和耐低温出苗主基因相关的标记,位于 D1b 连锁群上的 satt157 有 3.4% 的变异解释率是和多基因相关的标记。这个结果可用于大豆育种中的分子标记辅助选择,也将为对大豆耐低温出苗的 QTL 精细定位提供参考。

4 结论

通过 F₂ 正反交群体的表型分析,确定大豆耐低温出苗性状不存在细胞质效应。运用盖钧镒等提出的一对或两对主基因 + 多基因混合遗传模型,联合多个分离世代分离分析法(joint segregation analysis of multiple generations)进行遗传分析,确定大豆耐低温出苗性状是一对主基因加多基因的遗传模式,为大豆耐低温出苗育种提供理论依据。

采用 BSA 方法得到两个与大豆耐低温出苗性状相关的分子标记 satt157、satt562,变异解释率分别为 3.4% 和 13.9%。satt562 的效应值较大是和主效基因相关的分子标记,satt157 效应值较小是和多基

因相关的分子标记。这两个标记可用于育种中的分子标记辅助选择,也将为大豆耐低温出苗的 QTL 精细定位提供参考。

参考文献

[1] 张德荣,张学君,孟祥勋. 大豆低温冷害敏感时期试验研究报告[J]. 吉林农业科学,1987(1):37-38. (Zhang D R,Zhang X J,Meng X X. Study report on chilling sensitive stage of soybean [J]. Jilin Agricultural Science,1987(1):37-38.)

[2] 潘铁夫. 东北地区农作物冷害发生规律的研究[J]. 吉林农业科学,1985(4):9-16. (Pan T F. Law of chilling stress in North-east area[J]. Jilin Agricultural Science,1985(4):9-16.)

[3] 王金陵. 中国东北大豆[M]. 哈尔滨:黑龙江科学技术出版社,1999:11-20. (Wang J L. Soybean of North-east area in China [M]. Harbin:Heilongjiang Science & Tech Press,1999:11-20.)

[4] 杨加银. 菜用大豆育种目标与策略的商榷[J]. 种子,2004,23(12):46-47. (Yang J Y. Discussion on objective and strategy of vegetable soybean breeding[J]. Seed,2004,23(12):46-47.)

[5] 郭泰,齐宁,刘忠堂,等. 大豆品种资源及 F₂ 和 F₃ 种子萌发期耐冷性鉴定[J]. 黑龙江农业科学,1995,1:6-8. (Guo T,Qi N,Liu Z T,et al. The identification on tolerance to cold in the germination of soybean germplasm and progenies in F₂ and F₃[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences,1995,1:6-8)

[6] 张思河,王萍,马淑英,等. 三个熟期类型大豆种子萌发进程中耐冷性的比较[J]. 大豆科学,2000,19(3):218-222. (Zhang S H,Wang P,Ma S Y,et al. Comparative study on the cold tolerance of three maturity type soybean seeds during the course of germination[J]. Soybean Science,2000,19(3):218-222.)

[7] 郝晶,张立军,谢甫锦. 低温对大豆不同耐冷性中萌发期保护酶活性的影响[J]. 大豆科学,2007,26(2):171-175. (Hao J,Zhang L J,Xie F D. Effects of the low temperature on defense enzyme activities of different chilling tolerant soybean cultivars during

the germination[J]. Soybean Science,2007,26(2):171-175.)

[8] 马淑英,尹田夫,宋海星,等. 低温对不同耐冷大豆萌发种子游离脯氨酸变化的影响[J]. 吉林农业科学,1998,4:88-90. (Ma S Y,Yin T F,Song H X,et al. The effect of low temperature on the change of the free proline content in soybean seeds[J]. Jilin Agricultural Science,1998,4:88-90.)

[9] Ga'bor Kocsy,Bala'zs To'th,Tama's Berzy,et al. Glutathione reductase activity and chilling tolerance are induced by a hydroxylamine derivative BRX-156 in maize and soybean[J]. Plant Science,2001,160:943-950.

[10] Van Heerden P D R,Viljoen M M,De Villiers M F,et al. Limitation of photosynthetic carbon metabolism by dark chilling in temperate and tropical soybean genotypes[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2004,42:117-124.

[11] 任丽丽,高辉远. 低温弱光胁迫对野生大豆和大豆栽培种光系统功能的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报,2007,33(4):333-340. (Ren L L,Gao H Y. Effects of chilling stress under weak light on functions of photosystems in leaves of wild soybean and cultivator soybean[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology,2007,33(4):333-340.)

[12] 盖钧镒,张元明,王健康. 植物数量遗传体系[M]. 北京:科学出版社,2003:224-265. (Gai J Y,Zhang Y M,Wang J K. Genetic system of quantitative traits in plants[M]. Beijing:Science Press,2003:224-265.)

[13] 翟虎渠. 应用数量遗传学[M]. 北京:中国农业出版社,2001. (Zhai H Q. Applied genetics of quantitative traits [M]. Beijing:China Agric Press,2001.)

[14] 徐吉臣,邹亮星. 利用相关性分析鉴定与水稻根部性状表达相关的分子标记[J]. 遗传学报,2002,29(3):245-249. (Xu J C,Zhou L X. Identification of molecular markers associated with rice root traits by correlation coefficient analysis[J]. Acta Genetica Sinica,2002,29(3):245-249.)

学术交流的平台 科技致富的帮手

邮发代号 14-150 单月刊 每册定价 6.00 元 全年 72.00 元

欢迎订阅《北方园艺》(月刊)

《北方园艺》是全国自然科学(中文)核心期刊、中国农业核心期刊、全国优秀农业期刊、黑龙江省优秀科技期刊,内容丰富、栏目新颖、技术实用、信息全面。

国内外公开发行,单月刊,每月 15 日出版,全国各地邮局均可订阅,邮发代号 14-150,或直接向编辑部汇款订阅,竭诚欢迎全国各地科研院所人员、大专院校师生,各省、市、县、乡、镇农业技术推广人员、农民科技示范户等踊跃订阅,订阅者请在汇款单附言栏内写清订购份数,收件人姓名及详细地址、邮编。

地址:黑龙江省哈尔滨市南岗区学府路 368 号 黑龙江省农业科学院《北方园艺》编辑部
邮编:150086 电话:0451-86674276 E-mail:bffybjb@163.com