

## 大豆耐旱选择群体基因型分析与株高 QTL 定位

李灿东<sup>1,2</sup>, 蒋洪蔚<sup>1</sup>, 郭泰<sup>2</sup>, 王志新<sup>2</sup>, 吴秀红<sup>2</sup>, 郑伟<sup>2</sup>, 陈庆山<sup>3</sup>, 胡国华<sup>1,4</sup>

(1. 黑龙江省农垦科研育种中心, 黑龙江 哈尔滨 150090; 2. 黑龙江省农业科学院 佳木斯分院, 黑龙江 佳木斯 154007; 3. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 4. 国家大豆工程技术研究中心, 黑龙江 哈尔滨 150050)

**摘 要:**以红丰 11 为轮回亲本、Clark 为供体亲本构建回交群体进行耐旱性鉴定, 并对获得的选择群体进行全基因组 SSR 标记扫描, 计算供体基因型导入频率, 同时利用卡方测验检测偏分离 SSR 位点, 对株高进行 QTL 定位。结果表明: 卡方测验检测到 11 个 SSR 偏分离位点(超导入)分布于 8 条连锁群; 株高共定位 8 个 QTL 位点分布于 A<sub>1</sub>、C<sub>2</sub>、E、F、L、M 和 O 连锁群。在 C<sub>2</sub> 连锁群的 Satt305 位点, 耐旱供体等位基因显著性检测和株高 QTL 位点具有一致性; 在 E 连锁群的 Sat\_136 位点, F 连锁群的 Satt586 和 GMRUBP 位点, L 连锁群的 Satt156 位点, M 连锁群的 GMSL514 位点均与有一致性, 这些位点可能是控制大豆耐旱性的重要位点。

**关键词:**大豆; 耐旱性; 株高; QTL 分析

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-9841(2011)01-0015-05

## QTL Identification of Plant Height and Analysis of Genotype to Soybean in Selection Population

LI Can-dong<sup>1,2</sup>, JIANG Hong-wei<sup>1</sup>, GUO Tai<sup>2</sup>, WANG Zhi-xin<sup>2</sup>, WU Xiu-hong<sup>2</sup>, ZHENG Wei<sup>2</sup>, CHEN Qing-shan<sup>3</sup>, HU Guo-hua<sup>1,4</sup>

(1. Land Reclamation Research & Breeding Centre of Heilongjiang, Harbin 150090; 2. Jiamusi Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154007; 3. College of Agriculture Northeast Agricultural University, Harbin 150030; 4. The National Research Center of Soybean Engineering and Technology, Harbin 150050, Heilongjiang, China)

**Abstract:** A primary backcross introgression soybean population was constructed by using Hongfeng 11 as recurrent parent and Clark as donor parent. After screened by drought stress, the genotype of selective population were obtained with the whole genome SSR markers, and the frequency of donor genes segments had been analyzed. QTLs of plant height was mapped by Chi-test analysis. In total, 11 SSR excessive introgression on 8 chromosomes were detected with  $\chi^2$  test. The QTL identification was conducted by one-way ANOVA (for single marker analysis,  $P < 0.01$ ). Eight QTLs of RPH were found in A<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, E, F, L, M and O linkage groups. The QTL at Satt305 in C<sub>2</sub> linkage group was coincident with excessive introgression of  $\chi^2$  test. The same with Sat\_136 in E linkage group, Satt586 and GMRUBP in F linkage group, Satt156 in L linkage group, GMSL514 in M linkage group. So these QTL were the essential loci for drought tolerance, and the foundation in fine mapping, cloning and molecular breeding of favorable genes related with drought tolerance.

**Key words:** Soybean; Drought tolerance; Plant height; QTL identification

近年来由于气候不断恶化, 干旱对农业生产的威胁日益严重, 已成为世界上干旱半干旱地区农业生产的主要问题<sup>[1]</sup>。干旱对作物产量的影响在诸多逆境中占首位, 其危害相当于其它自然灾害之和<sup>[2]</sup>。选育耐旱作物品种是解决干旱胁迫问题的主要途径, 耐旱品种推广不仅可以大幅度提高干旱半干旱地区的粮食产量, 而且可以节约日益短缺的水资源, 降低成本, 具有显著的经济和社会效应。近年来, 关于大豆耐旱相关性状 QTL 定位的报道逐步增多<sup>[3-7]</sup>。与大豆水分利用率相关的 5 个 QTL 标

记已经明确<sup>[8-9]</sup>; 刘莹等<sup>[10-11]</sup>利用科丰 1 号 × 南农 11382-2(1 级 × 4 级) 衍生的 RIL 群体为材料, 对根系性状进行 QTL 定位, 检测到 5、3、5 个 QTL 分别控制比根重、比根总长、比根体积, 位于 N6-C<sub>2</sub>、N8-D<sub>1</sub>b + W、N11-E、N18-K 连锁群上; 中国科学院遗传所大豆课题组近几年构建了多个有利用价值的耐旱性差异显著的大豆遗传群体(F<sub>2</sub>-F<sub>6</sub>-F<sub>9</sub> 代), 从同一杂交群体组合中已经鉴定出一批耐旱性强和旱敏感的株系及单株, 并通过组建“耐旱基因池”和“旱敏感基因池”进行分子标记和图谱定位研究<sup>[12]</sup>。

收稿日期: 2010-11-11

基金项目: 农业重大专项资助项目(2009ZX08009-13B); 农业公益性行业科研专项资助项目(200903003)。

第一作者简介: 李灿东(1984-), 男, 硕士, 研究方向为大豆遗传育种及生物技术。E-mail: licandong@126.com。

通讯作者: 胡国华(1969-), 男, 研究员, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: Hugh757@vip.163.com。

Specht 等<sup>[13]</sup>利用“Minsoy × Noir1”构建了 236 个株系的 RIL 群体,分别在 2 a 进行 6 种不同程度水分胁迫条件的试验,定位了干旱相关的产量性状及碳同位素缺失性状;Main 等<sup>[14-15]</sup>先后用 2 个大豆作图群体,分别发现 4 和 6 个独立的 RFLP 标记与水分利用效率相关的 QTL 连锁,能解释各自性状表型变异的 38.0% 和 53.0%。前人研究主要围绕具体形态及相关生理性状,关于耐旱性基因型鉴定、选择性群体基因型分析等方面的研究还未见报道。研究利用回交群体进行株系间芽期、苗期及田间连续性耐旱鉴定,获得稳定可靠的耐旱定向选择群体,并分析其基因型结构,为大豆品种改良及分子标记辅助育种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供体亲本 Clark 引自美国,受体(轮回亲本)红丰 11 为黑龙江省主栽品种,2004 ~ 2008 年以红丰 11 为母本与 Clark 杂交获得 72 个  $F_1$ ,  $F_1$  回交获得 72 个  $BC_1F_1$ ,连续自交 3 代得到  $BC_1F_4$  共 72 个株系。

### 1.2 耐旱性鉴定

室内鉴定:参照杨剑平等<sup>[16-18]</sup>的方法,从 72 个  $BC_1F_4$  株系中随机挑选 20 粒整齐一致的种子,放到直径 9 cm 灭菌培养皿中,上下各铺 1 层灭菌滤纸,加入 25 mL 浓度为 35% (W/V) 的 PEG-6000 溶液,以红丰 11 为对照,3 次重复。当红丰 11 芽长达种脐一半时(芽长超过种脐一半视为发芽),计算各株系的相对发芽率(Relative germination rate, RGR),其中共有 18 个株系具有超亲表现(相对发芽率 > 25%),将株系中 56 个超亲个体移栽至花盆中,同时播种红丰 11 为对照,待幼苗 V2 时期,控制花盆土壤含水量在 7% ~ 11% 之间,模拟干旱胁迫环境,以红丰 11 死亡作为标准,最终存活 38 株超亲个体。

田间鉴定:于 2008 年春播种于黑龙江省大庆市林甸乡黎明村(该村常年干旱,且 2008 年干旱),按株系分组,每组随机选取 21 粒种子,设红丰 11 为对照,行长 2 m,3 次重复,随机区组设计,管理同一般大田。针对不同时期,从每个株系中随机挑选 10 株进行株高性状调查,最后确定 22 个耐旱相关性状表现超亲的个体。

### 1.3 性状调查

相对发芽率(RGR):在芽期鉴定阶段,以芽长超过种脐一半视为发芽,对超亲株系进行相对发芽率的调查,公式如下:

$$RGR(\%) = \frac{\text{株系发芽种子粒数}}{\text{株系种子总粒数}} \times 100\%$$

相对株高(RPH):大豆的株高不仅由品种自身所决定,还受到栽培条件等因素的影响,但当针对同一回交群体相同栽培密度情况下,则会受到干旱胁迫的影响相应矮化,因此,株高可以作为大豆耐旱性评价依据。收获超亲个体后,测量子叶节到植株顶端的长度。公式如下:其中处理值为超亲个体的测量值,对照值为亲本的测量值。

$$RPH(\%) = \frac{\text{对照值} - \text{处理值}}{\text{对照值}} \times 100\%$$

### 1.4 基因型分析

结合  $BC_1F_2$  世代构建的大豆遗传图谱<sup>[19]</sup>,均匀选 143 个 SSR 标记,对最终获得的 60 个超亲个体进行 DNA 提取及 SSR 检测,发现 67 对引物在群体间具有多态性。利用获得的基因型数据对供体等位基因导入频率与  $BC_1$  代预期值(0.25)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 0.01<sup>[20]</sup>。

### 1.5 QTL 定位

利用上述 67 个 SSR 标记分别对随机对照群体及耐旱选择群体进行标记分析,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):

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

以随机对照群体各个位点供体等位基因实际导入频率为预期值对耐旱选择群体进行卡方检测。由于耐旱定向选择结果,导致与耐旱相关的 SSR 标记位点具有一致性。

经过芽期、苗期及田间耐旱鉴定获得 60 个超亲个体,结合株高调查数据和对应株系的基因型数据进行方差分析,由于是定向选择群体,可采用 SAS PROC GLM<sup>[27]</sup>软件中的单向方差分析(ANOVA)检测 QTL,以  $P < 0.01$  显著水平作为取舍主效 QTL 的临界值。当某个 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<sup>[20]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 耐旱供体等位基因显著性检测

在耐旱定向选择群体中,部分 SSR 标记位点供体等位基因导入频率偏大,最大值 0.9833,最小值 0.8000,较随机群体供体等位基因实际导入频率均达到极显著水平,呈现明显的偏分离。

根据供体等位基因导入频率较高位点在多个耐旱定向选择群体中总体表现一致性以及模拟随机抽样的结果<sup>[21]</sup>,利用卡方测验作近似检测,设置检测域值为  $P < 0.01$ 。同时在室内和田间共检测到

分布于 8 条染色体连锁群 11 个区域的供体等位基因导入频率呈现显著变化(表 1)。由于同时受选择群体结构及基因型定向选择的共同影响,所检测到的位点均表现为供体超导入(excessive introgression)位点<sup>[22]</sup>。其中田间耐旱群体中有 3 个 SSR 标

记位点达到 0.9833,分别为 Satt457、Satt586 和 Satt440 位点,卡方值达 215.1;而室内耐旱超亲导入系仅 Satt156 1 个位点达到 0.9833。从总体水平上看,表 1 中所有标记位点均达到极显著水平,这些位点可能与耐旱性密切相关。

表 1 耐旱选择群体及随机对照群体 SSR 位点供体等位基因导入频率及卡方测验

Table 1 Probability and  $\chi^2$  test for donor SSR markers between random population and drought-tolerant population

QTL		随机对照群体(n=60) Random population for CK					室内耐旱超亲导入系(n=38) Super ILs in lab for drought					田间耐旱超亲群体(n=22) Super ILs in field for drought				
标记 Marker	染色体 Chr.	A	H	B	频率 Prob.		A	H	B	频率 Prob.	$\chi^2$	A	H	B	频率 Prob.	$\chi^2$
Satt305	C <sub>2</sub>	37	6	11	0.2593		2	1	27	0.9167	182.1	3	0	27	0.9000	179.3
Satt457	C <sub>2</sub>	36	9	9	0.2500		2	0	28	0.9333	193.5	0	1	29	0.9833	215.1
Sat_136	E	38	5	11	0.2500		2	0	28	0.9333	193.5	6	0	24	0.8000	146.6
Satt586	F	36	8	10	0.2593		2	0	28	0.9333	193.5	0	1	29	0.9833	215.1
GMRUBP	F	36	10	8	0.2407		2	1	27	0.9167	182.1	2	0	28	0.9333	193.5
Satt440	I	37	7	10	0.2500		1	2	27	0.9333	193.5	0	1	29	0.9833	215.1
Sat_044	K	36	9	9	0.2500		1	1	28	0.9500	201.5	1	1	28	0.9500	201.5
Satt156	L	39	5	10	0.2315		0	1	29	0.9833	215.1	0	2	28	0.9667	203.8
Satt694	L	35	9	10	0.2685		3	0	27	0.9000	179.3	3	0	27	0.9000	179.3
GMSL514	M	38	7	9	0.2315		1	2	27	0.9333	193.5	1	0	29	0.9667	203.8
Satt262	O	40	4	10	0.2222		2	0	28	0.9333	193.5	1	0	29	0.9667	203.8

## 2.2 相对株高 QTL 定位

对 60 个耐旱超亲个体进行相对株高性状调查,并进行单向方差分析,共检测到 8 个相关 QTL 位点,分布于 A<sub>1</sub>、C<sub>2</sub>、E、F、L、M 和 O 7 条染色体连锁群上,其中位于 F 染色体的 Satt586 和 GMRUBP 2 个位点贡献率分别为 13.2% 和 12.2%,加性效应分别为 -3.08 和 -13.39,显性效应分别为 6.64 和 4.30,可能是 2 个主效 QTL;位于 L 染色体的 Satt156 位点贡献率高达 10.80%,加性效应为

-23.3,显性效应为 7.43,可能是 1 个主效 QTL。

除 Satt591、Satt305 和 Satt581 外,其余位点均表现为供体片段的正效应,说明这些 QTL 位点的等位基因均来自供体亲本 Clark 基因组并具有增效作用。其中 Sat\_136 和 Satt518 表现为负的显性效应,显性度分别为 -1.45 和 -0.11,表现出负向超显性或部分显性作用;其余位点表现为正向部分显性效应或超显性效应。

表 2 大豆相对株高 QTL 位点单向方差分析

Table 2 ANOVA of QTLs associated with soybean RPH

QTL	标记 Marker	染色体 Chrom.	位置 Distance	F-值 F-value	概率 Prob.	加性效应 Add.	显性效应 Dom.	显性度 D/ A	贡献率 Contribution/%
RPH1	Satt591	A <sub>1</sub>	27.6	20.60	0.000 4	2.68	5.74	2.14	1.32
RPH2	Satt305	C <sub>2</sub>	38.9	18.44	0.000 4	0.72	1.38	1.92	1.71
RPH3	Sat_136	E	4.8	18.56	0.000 4	-3.37	-4.89	-1.45	3.21
RPH4	Satt586	F	3.6	11.12	0.000 8	-3.08	6.64	-2.16	13.20
RPH5	GMRUBP	F	0.0	12.50	0.000 8	-13.39	4.30	-0.32	12.20
RPH6	Satt156	L	56.1	8.54	0.001 2	-23.30	7.43	0.32	10.80
RPH7	GMSL514	M	3.1	7.54	0.004 8	-2.43	4.74	-1.95	6.35
RPH8	Satt581	O	106.0	8.65	0.004 8	3.48	-0.37	-0.11	2.24

如图 1 所示,在 C<sub>2</sub> 连锁群的 Satt305 位点,耐旱供体等位基因显著性检测和株高 QTL 位点具有一致性;在 E 连锁群的 Sat\_136 位点, F 连锁群的 Satt586 和 GMRUBP 位点, L 连锁群的 Satt156 位点, M 连锁群的 GMSL514 位点均与相对株高 QTL 位点

有一致性。说明在耐旱定向选择群体中控制株高 QTL 相关位点与耐旱位点联系密切,在干旱的胁迫下,株高相应变矮。同时也说明上述位点是控制大豆耐旱性的重要位点。

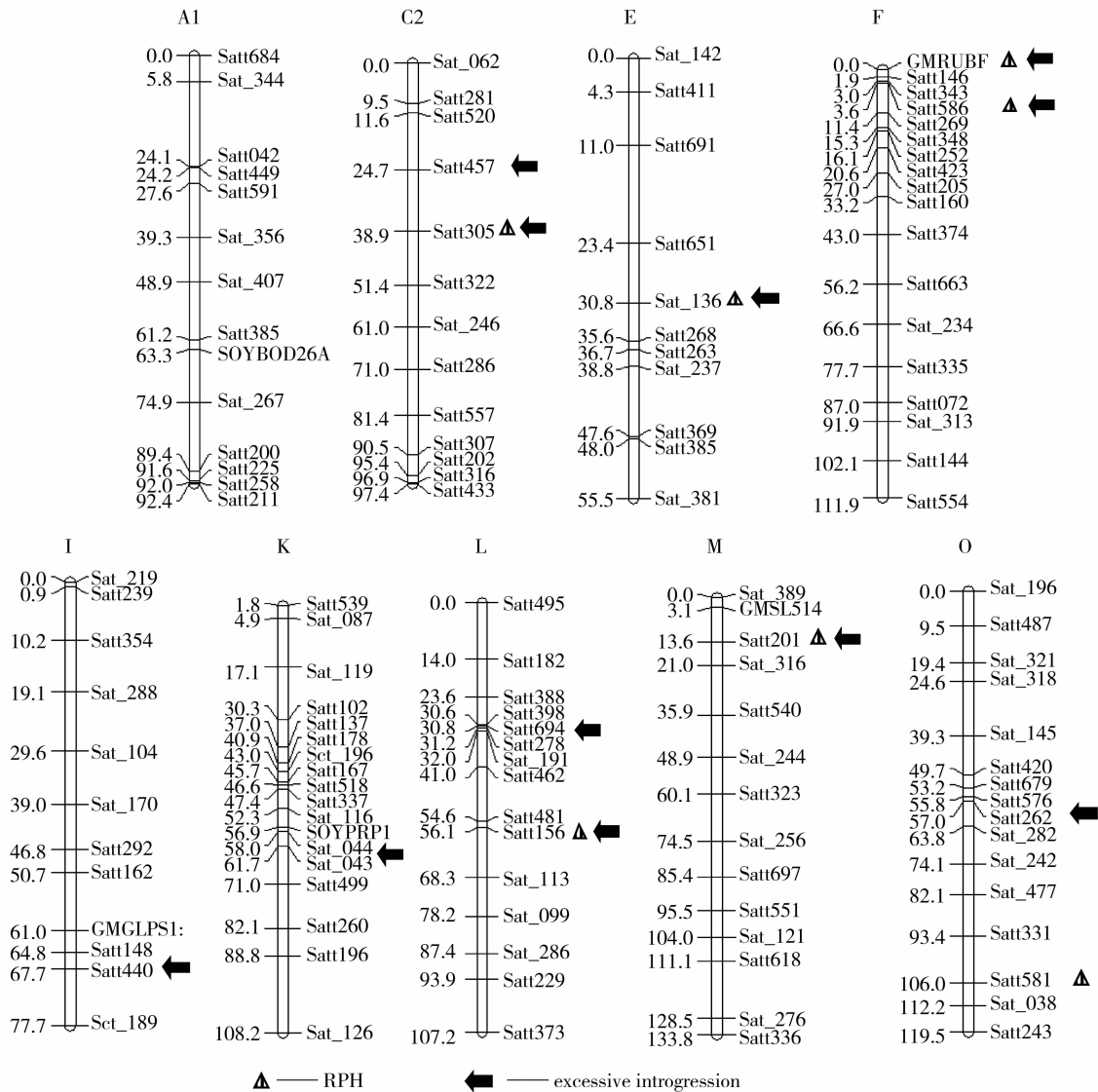


图 1 大豆耐旱相关“超导入”位点和株高 QTL 位点在连锁群上的分布

Fig. 1 Loci of drought tolerance excessive introgression for soybean and RPH QTL in linkage group

### 3 讨论

#### 3.1 统计分析方法的选择

经过对回交群体严格的耐旱定向选择,最终获得的选择群体规模较小,部分耐旱等位基因也因选择作用而产生偏分离,不能作为随机群体使用,因此无法实现传统的连锁作图分析。但理论上那些与耐旱性无关的基因位点不会受耐旱定向选择的影响,在分离群体中仍符合孟德尔分离规律<sup>[22]</sup>,因此,基于遗传搭车 (genetic hitch-hiking) 原理对耐旱供体等位基因进行检测是可行的<sup>[23-24]</sup>。同时利用单向方差分析法对大豆株高进行 QTL 定位,也能反映在耐旱选择群体中控制株高 QTL 位点与耐旱相关位点的关系。

#### 3.2 耐旱相关位点与株高 QTL 位点的联系

大豆的株高不仅由品种自身决定,外在环境条件对其影响也很大。该研究在其它环境条件均不变的情况下对回交群体进行耐旱性筛选,并对株高

进行 QTL 检测。理论上,干旱条件下大豆的株高会相应变矮,反之,针对耐旱选择群体进行株高 QTL 定位所获得的位点应该是大豆耐旱相关 QTL 位点。研究表明,大豆耐旱相关位点与耐旱选择群体株高 QTL 位点具有一定的一致性,验证了上述观点。但是有些位点并没有对应关系,可能是因为耐旱选择压力不够,造成耐旱等位基因具有假阳性,也可能是回交群体中株高 QTL 位点发生分离所致。

### 4 结论

对 72 份 BC<sub>1</sub>F<sub>4</sub> 回交群体进行芽期、苗期及田间耐旱性鉴定,共筛选出 60 个耐旱超亲个体。通过对供体等位基因导入频率进行卡方检测,得出 11 个 SSR 偏分离位点;对株高进行单项方差分析,检测到 8 个 QTL 位点,其中 Satt305, Sat\_136, Satt586, GMRUBP, Satt156 和 GMSL514 位点与耐旱等位基因卡方检测到的“超导入”位点具有一致性,可能是控制大豆耐旱性的重要位点。

## 参考文献

- [1] 李原园, 李英能, 苏人琼, 等. 中国农业水危机及其对策[J]. 农业现代化研究, 1997 (3): 52-54. (Li Y Y, Li Y N, Su R Q, et al. Water crisis in agricultural sustainable development and its countermeasures in China[J]. Research of Agricultural Modernization, 1997(3): 52-54.)
- [2] 山仑, 陈国良. 黄土高原旱地农业的理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 1993: 125-129. (Shan L, Chen G L. Theory and practice for droughty region agriculture of Loess Plateau[M]. Beijing: Science Press, 1993: 125-129.)
- [3] 刘学义. 大豆抗旱性评定方法探讨[J]. 油料作物学报, 1986 (4): 23-26. (Liu X Y. Discuss on evaluating method to drought-resistance of soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1986(4): 23-26.)
- [4] Sloane R J, Patterson R P, Carter T E. Field drought tolerance of soybean plant introduction[J]. Crop Science, 1990, 30: 118-123.
- [5] Liu F L, Andersen M N, Jacobsen S E. Stomatal control and water use efficiency of soybean (*Glycine max* Merrill) during progressive soil drying[J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 54: 1-8.
- [6] Hudak C M, Patterson R P. Vegetative growth analysis of a drought resistant soybean plant introduction[J]. Crop Science, 1995, 35: 464-471.
- [7] Garcia A, Gonzalez M C. Morphological markers for the early selection of drought tolerant rice varieties[J]. Cultivate Tropical, 1997, 18: 47-50.
- [8] 黄培堂译. 分子克隆三[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 363-365. (Huang P T, trans. Molecular Cloning 3<sup>rd</sup> [M]. Beijing: Science Press, 2002: 363-365.)
- [9] 贺超英. 大豆微卫星遗传图谱构建及抗病相关基因的克隆与研究[D]. 北京: 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 2001:35-38. (He C Y. Construction of soybean genetic map by SSR and its application in cloning of disease-resistance genes [D]. Beijing: Institute of Genetics and Developmental Biology of Chinese Academy of Sciences, 2001:35-38.)
- [10] 刘莹, 蔡祈明. 大豆根系形态及苗期耐旱根系性状的研究[J]. 河北工程大学学报, 2009, 26(4): 59-61. (Liu Y, Cai Q M. Root morphology and root traits related to drought tolerance at vegetation stage in soybean[J]. Journal of Hebei University of Engineering, 2009, 26(4): 59-61.)
- [11] 刘莹, 张孟臣. 夏大豆产量相关根系性状及 QTL 定位[J]. 河北工程大学学报, 2010, 27(1): 65-69. (Liu Y, Zhang M C. Study on root trait related yield in soybean growing in summer and QTL mapping[J]. Journal of Hebei University of Engineering, 2010, 27(1): 65-69.)
- [12] 刘莹, 盖钧镒, 吕慧能, 等. 大豆耐旱种质鉴定和相关根系性状的遗传与 QTL 定位[J]. 遗传学报, 2005, 32(8): 855-863. (Liu Y, Gai J Y, Lv H N, et al. Identification of drought tolerant germplasm at seeding stage and QTL mapping of related root traits in soybean[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2005, 32(8): 855-863.)
- [13] Specht J E, Chase K, Macrander M, et al. Soybean response to water: A QTL analysis of drought tolerance[J]. Crop Science, 2001, 41(2): 493-509.
- [14] Mian M A R, Ashley D A, Boerma H R. An additional QTL for water use efficiency in soybean[J]. Crop Science, 1998, 38: 390-393.
- [15] Mian M A R, Bailey M A, Ashley D A. Molecular markers associated with water use efficiency and leaf ash in soybean[J]. Crop Science, 1996, 36: 1252-1257.
- [16] 杨剑平, 陈学珍, 王文平, 等. 大豆实验室 PEG6000 模拟干旱体系的建立[J]. 中国农学通报, 2003, 19(3): 65-68. (Yang J P, Chen X Z, Wang W P, et al. The establishment of the simulated system of drought for soybean in laboratory[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2003, 19(3): 65-68.)
- [17] 李甜, 朱延姝, 张晓萍, 等. 不同抗旱类型大豆品种生理特征的探讨[J]. 东北师范大学学报, 1999(2): 122-124. (Li T, Zhu Y S, Zhang X P, et al. The discussion for physiological in different drought-resistance of soybean[J]. Journal of Northeast Normal University, 1999(2): 122-124.)
- [18] 李贵全, 杜维俊, 孔照胜, 等. 不同大豆品种抗旱生理生态的研究[J]. 山西农业大学学报, 2000, 20(3): 197-200. (Li G Q, Du W J, Kong Z S, et al. Study on the relationships between drought-resistance and physiological and ecological indicators in different soybean varieties[J]. Journal of Shanxi Agricultural University, 2000, 20(3): 197-200.)
- [19] 李灿东, 蒋洪蔚, 张闻博, 等. 大豆荚粒性状 QTL 定位[J]. 分子植物育种, 2008, 6(6): 1-10. (Li C D, Jiang H W, Zhang W B, et al. QTL analysis of seed and pod traits in soybean[J]. Molecular Plant Breeding, 2008, 6(6): 1-10.)
- [20] Xu J L, Lafitte H R, Gao Y M, et al. QTLs for drought escape and tolerance identified in a set of random introgression lines of rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111: 1642-1650.
- [21] 郑天清, 徐建龙, 傅彬英, 等. 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[J]. 作物学报, 2007, 33(5): 799-804. (Zheng T Q, Xu J L, Fu B Y, et al. Application of genetic hitch-hiking and ANOVA in identification of loci for drought tolerance in populations of rice from directional selection[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(5): 799-804.)
- [22] 蒋洪蔚, 李灿东, 刘春燕, 等. 大豆导入系群体芽期耐低温位点的基因型分析及 QTL 定位[J]. 作物学报, 2009, 35(7): 1268-1273. (Jiang H W, Li C D, Liu C Y, et al. Genotype analysis and QTL mapping for tolerance to low temperature in germination by introgression lines in soybean[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(7): 1268-1273.)
- [23] Li Z K, Fu B Y, Gao Y M, et al. Genome-wide introgression lines and their use in genetic and molecular dissection of complex phenotypes in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Molecular Biology, 2005, 59: 33-52.
- [24] 李灿东, 蒋洪蔚, 张闻博, 等. 大豆定向选择群体耐旱性位点基因型分析及 QTL 定位[J]. 中国农学通报, 2009, 25(3): 285-292. (Li C D, Jiang H W, Zhang W B, et al. Genotype and QTL analysis of drought tolerance loci for directional population in soybean[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(3): 285-292.)