

东农 L-10 对大豆胞囊线虫 3 号生理小种的遗传模型分析

吴德鹏 赵月 盛碧涵 刘兵 韩英鹏 赵雪 李文滨

(东北农业大学 农学院/大豆生物学教育部重点实验室/大豆生物学与遗传育种农业部重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要: 为明确非小种特异性抗病大豆种质东农 L-10 对大豆胞囊线虫 3 号生理小种的抗性遗传模式, 以东农 L-10 为共同父本, 分别以感病品种黑农 37、绥农 10 号和绥农 14 为母本, 构建了 3 个 $F_{2:10}$ 重组自交系群体, 利用酸性品红染色法对 3 个群体进行 SCN 3 号生理小种的抗性鉴定, 结果表明: 亲本间雌虫指数均存在较大差异, 群体雌虫指数符合连续正态分布, 后代中抗病株系不存在显著的超亲效应。利用主基因 + 多基因混合遗传模型对抗性鉴定数据进行遗传模型解析, 发现东农 L-10 对抗大豆胞囊线虫 3 号生理小种的抗性符合主基因 + 多基因遗传模型, 在不同遗传背景条件下, 均存在 2~3 个主基因控制 3 号生理小种的抗性, 以上研究结果为挖掘东农 L-10 的主效抗病位点和分子辅助选育高抗 SCN 3 号生理小种的大豆品种提供理论依据。

关键词: 大豆胞囊线虫; 遗传分析; 遗传模型

中图分类号: S565.1 文献标识码: A DOI: 10.11861/j.issn.1000-9841.2016.03.0367

Genetic Model Analysis on Resistance of cv. Dongnong L-10 to Race 3 of Soybean Cyst Nematode

WU De-peng ZHAO Yue SHENG Bi-han LIU Bing, HAN Ying-peng ZHAO Xue LI Wen-bin

(Key Laboratory of Soybean Biology in Chinese Ministry of Education/Key Laboratory of Soybean Biology and Breeding (Genetics) of Chinese Agriculture Ministry/Agronomy College of Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Soybean cultivar Dongnong L-10 was resistant to many soybean cyst nematode (SCN) races such as the race 1, 3, 4 and 14. In order to mine the resistance loci of soybean Dongnong L-10, three recombinant inbred line (RIL) population were constructed by using Dongnong L-10 as common male parent and using the susceptible varieties (cultivars) Heinnong 37, Suinong 10 and Suinong 14 as the female parents and were advanced by single-seed-descent. Resistance identification of SCN resistance to three populations was carried out by acid magenta dyeing method and the analysis of the genetic model of the SCN resistance were conducted by using main gene and multi gene mixed genetic model methods. This study provide a theoretical foundation for the cultivation of high resistant of SCN race 3 soybean varieties to choose the right breeding methods.

Keywords: Soybean Cyst Nematode; Genetic analysis; Genetic model

大豆胞囊线虫病 (soybean cyst nematode, SCN) 是由大豆胞囊线虫 (*Heterodera glycines* Ichinohe) 感染引起的一种对大豆生产危害极其严重的病害, 在发病地块可产生 30%~50% 的减产, 严重时可能造成绝产^[1]。大豆胞囊线虫是一种内寄生线虫, 土壤传播, 二龄幼虫是侵染虫态, 从根尖部侵入, 造成根组织代谢失调和组织损伤, 致使大豆根系发育受阻, 侧根少且细根增多, 植株矮小, 叶片失绿变黄, 因其具有寄主范围广、传播途径多、繁殖能力强、存活时间长等特点, 一经感染, 极难防治^[2]。大豆胞囊线虫的侵染也会降低根瘤菌的固氮能力, 且易造成次生侵染, 引起其它大豆病害, 给大豆生产带来极大损失。

尽管应用生防菌和轮作等方式能对胞囊线虫

病起到一定的防控作用, 但是抗病品种选育和利用是多种防治措施中最经济、有效和环境友好的方法^[3]。对于大豆胞囊线虫抗性遗传模型的解析有助于培育抗病性品种^[4]。构建双亲分离遗传群体进行 QTL 定位研究大豆胞囊线虫抗性遗传位点取得一定的进展^[5-11], 但很少有利用分离世代的抗性评价数据进行遗传分析的研究。分析大豆胞囊线虫抗源的抗性遗传模式, 既可以检验 QTL 定位所揭示大豆胞囊线虫抗性的遗传组成, 也可以对大豆胞囊线虫抗性的遗传组成进行初步评价, 以便为后续分子设计育种奠定基础^[12]。若该性状是受少数主基因控制, 则可通过杂交和回交的方式来转移主基因, 达到育种目标; 若受多基因控制, 要达到育种目标可以通过轮回选择或聚合回交方式聚集微效多基

收稿日期: 2015-12-29

基金项目: 国家自然科学基金 (31201227, 31301339); 国家“十二五”科技支撑计划 (2011BAD35B06-4); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-04-PS04); 中国博士后项目 (20110491024); 黑龙江省教育厅科学技术研究项目 (12541049)。

第一作者简介: 吴德鹏 (1990-), 男, 硕士, 主要从事大豆抗病育种研究。E-mail: wdp90125@126.com。

通讯作者: 李文滨 (1958-), 男, 教授, 博导, 主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: wenbinli@neau.edu.cn。

因;若同时受主基因和多基因控制,为方便选择合适的育种方法则先要明确主基因和多基因的效应,因此,剖析大豆胞囊线虫抗性的遗传体系对作物遗传和育种工作意义重大^[13-44]。尽管利用分子标记解析数量性状的遗传基础已被广泛利用,但解析大豆目标性状的遗传模式仍然是一种重要的辅助手段。

本文应用3号生理小种优秀抗原东农L40分别与东北地区主栽品种黑农37、绥农10号、绥农14构建3个重组自交系群体,根据3号生理小种抗性评价数据,应用主基因加多基因混合遗传模型分别对3份群体后代抗病性鉴定数据进行遗传模型分析,确定不同亲本组合的最适遗传模型,为后续的主效抗病基因的定位及挖掘奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 植物材料 选用抗大豆胞囊线虫3号生理小种品种东农L40与感病品种黑农37、绥农10号、绥农14分别配制杂交组合,以亲本及所构建的重组自交系群体为试验材料。其中,父本东农L40是非小种特异性抗大豆胞囊线虫材料,对9个胞囊线虫小种均具抗病性^[15];母本黑农37是黑龙江省主栽大豆高产品种;绥农10号具有高产、稳产、高抗灰斑病的特性;绥农14号具有高产、稳产、高油的特性;三者均对大豆胞囊线虫病敏感,以Lee 68为感病对照品种,以上材料均由东北农业大学大豆生物学教育部重点实验室保存。

1.1.2 病土材料 大豆胞囊线虫3号生理小种采集自伊春大豆连作地块,由东北农业大学大豆生物学教育部重点实验室分离、纯化并保存。

1.2 方法

1.2.1 大豆胞囊线虫病土扩繁及密度调查 分别在单一小种大豆胞囊线虫繁殖池中种植感病品种Lee 68,35 d后将植株地上部去除,去除表层土2 cm,均匀搅拌池中剩余0~20 cm的病土,随机选取5个以上取样点,每点取100 g病土。用胞囊漂浮器检测土样中的胞囊密度,将大豆胞囊漂浮器装好,上面放置20目的滤筛,过滤土壤中的大颗粒和植物残体,下面用80目的滤筛将胞囊阻拦在80目筛子中。将称好的100 g胞囊土样放在20目的滤筛上,用稍急的水流冲刷土样,胞囊会顺水流流到80目的滤筛上,当20目的滤筛上土样不再减少,即可停止。

将80目滤筛上收集的胞囊及杂质用63%的蔗糖溶液冲入50 mL离心管中,低速离心5 min,倾倒

离心管中的上清液或悬浊液在滤纸上,经滤纸过滤后,20×显微镜下计数胞囊数目,重复3次,取平均值,选取胞囊密度为每100 g土样40头以上的病土池进行抗病性鉴定^[16]。

1.2.2 接种方法 采用盆栽接种,将种子在蛭石中萌发6~10 d后当第一片三出复叶的叶子完全展开时,连根取出,冲净根上的蛭石,移栽到装有消毒的壤土与细砂混匀(比例3:1)直径8 cm的盆中,移栽过程中,将胞囊挤碎,用过筛得到的卵和幼虫配制成溶液进行接种,使接种物悬浮至溶液中。每毫升液体含400个卵,将接种物接种在根系周围,每盆至少接种4 000~6 000个卵可得到最大胞囊量^[17]。

1.2.3 酸性品红染色鉴定法 将所有供试材料在一个塑料盒子里间距5 cm种植,每个株系播种5粒,并在每盒种植对照品种Lee 68。待出苗后挂牌,保留生长状态一致的3棵植株。播种后15 d左右将植株整株取出,注意对根的保护。

将根部的残土冲洗干净,用浓度为3%的安替福民(NaClO)水溶液浸泡4 min,期间搅拌2次。

先用流水冲洗根部30~45 s,并在蒸馏水中浸泡15 min,然后将根浸泡于酸性品红染色液中(3.5 g品红,250 mL冰乙酸,750 mL蒸馏水),将漂白后的根系煮沸45~60 s,冷却至室温。

将根组织压片,在20×的光学显微镜下计数根上附着的胞囊数^[18]。

1.2.4 大豆胞囊线虫抗性分级标准 采用Schmitt和Shannon提出鉴定大豆抗病性的寄生指数IP(Index of parasitism)标准^[19],寄生指数也称雌成虫指数,即测试植株根系上着生的胞囊量占感病对照根系胞囊量的百分比。(寄生指数=测试植株的胞囊平均数/Lee 68胞囊平均数)×100,IP标准将抗性级别分为4级:高抗,0~9%(VR);中抗,10%~30%(MR);中感,31%~60%(MS);大于60%为感病(VS)。

1.3 数据分析

使用Excel 2003、SPSS 18.0进行数理统计分析。利用单个世代数量性状分离分析法,包括0个主基因、1个主基因、2个主基因+多基因、3个主基因+多基因、4个主基因+多基因共20个模型(表1)^[20]利用基于IECM算法的极大似然分析方法估算各个混合遗传模型中的分布参数,根据最小二乘法估计遗传参数,根据最小AIC值原则和一组适合性测验结果选取最适遗传模型,分析软件由南京农业大学章元明博士提供。

表 1 RIL 群体主基因 + 多基因混合遗传模型
Table 1 Mixed inheritance models of major gene plus polygene for RIL population

序号 Serial	主基因对数 Number of major gene locus	模型 Model	模型代号 Model code
1	0	无主基因	0MG
2	1	加性主基因	1MG-A
3	2	加性-上位性	2MG-AI
4	2	加性	2MG-A
5	2	等加性	2MG-EA
6	2	显性上位	2MG-Dominance I
7	2	隐形上位	2MG-Recessive I
8	2	累加作用	2MG-Additive
9	2	互补作用	2MG-Complementary
10	2	重叠作用	2MG-Duplicate
11	2	抑制作用	2MG-Inhibiting
12	3	加性-上位性	3MG-AI
13	3	加性	3MG-A
14	3	完全等加性	3MG-CEA
15	3	部分等加性	3MG-PEA
16	4	加性-上位性	4MG-AI
17	4	加性	4MG-A
18	4	完全等加性	4MG-CEA
19	4	2个主基因等加性	4MG-EEA
20	4	3个主基因等加性	4MG-EEEA

I = Interaction; E = Equal; C = Completely; P = Partly.

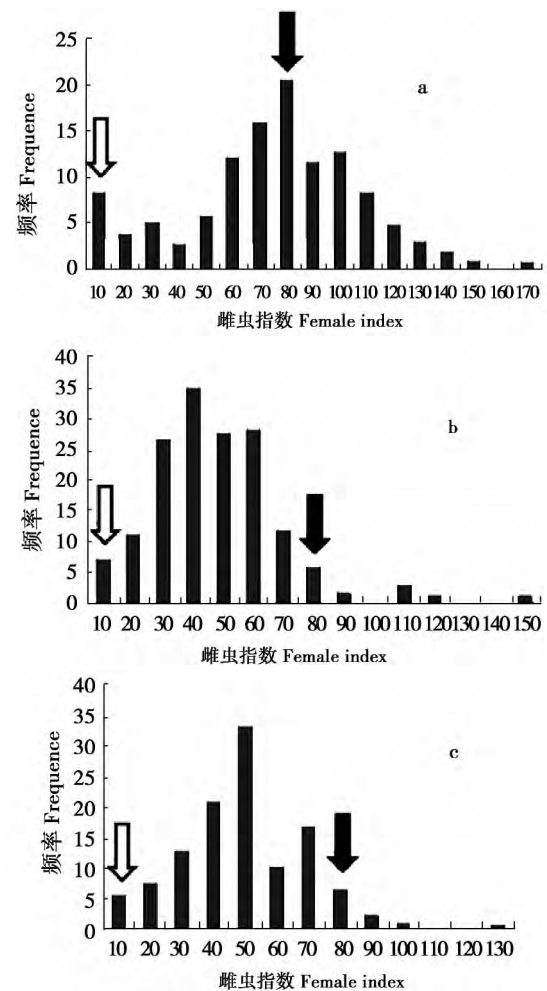
2 结果与分析

2.1 重组自交系群体对 SCN 3 号生理小种的抗感性分布

抗病性鉴定结果表明: 双亲雌虫指数均存在较大差异。黑农 37 × 东农 L-10 群体中, 黑农 37 和东农 L-10 雌虫指数分别为 79.3 和 0.5。根据寄生指数 (IP) 标准, 父本东农 L-10 达到高抗级别, 母本黑农 37 达到感病级别。以东农 L-10 为抗病遗传背景的后代群体在 SCN 3 号生理小种的抗感性方面, 感病株系超亲效应明显, 抗病株系的雌虫指数仅与抗病亲本 L-10 持平或略低于抗病亲本, 表明抗病后代株系不存在显著的超亲效应; 绥农 10 号 × 东农 L-10 群体中, 绥农 10 号和东农 L-10 雌虫指数分别为 70.07 和 1.56, 父本东农 L-10 达到高抗级别, 母本绥农 10 号达到感病级别。重组自交系群体雌虫指数平均值为 45.63, 变幅为 0 ~ 155.61; 绥农 14 × 东农 L-10 群体中, 绥农 14 和东农 L-10 雌虫指数分别为 72.55 和 1.46, 父本东农 L-10 达到高抗级别, 母本绥农 14 达到感病级别。重组自交系群体雌虫指数平均值为 47.02, 变幅为 0 ~ 147.53。

描述统计结果显示, 对 SCN 3 号小种的抗性, 黑农 37 × 东农 L-10 群体 (峰度 = 0.08, 偏度 = -0.09); 绥农 10 号 × 东农 L-10 群体 (峰度 = 0.95, 偏度 = -0.11); 绥农 14 × 东农 L-10 群体 (峰度 = 0.98, 偏度 = -0.13); 绥农 14 × 东农 L-10 群体 (峰

度 = 0.98, 偏度 = -0.13) 的雌虫指数均呈现连续正态分布 (图 1)。



a: 黑农 37 × 东农 L-10 重组自交系; b: 绥农 10 号 × 东农 L-10 群体重组自交系; c: 绥农 14 × 东农 L-10 重组自交系群体; a、b、c 中白色箭头代表东农 L-10, 黑色箭头分别代表黑农 37、绥农 10 号、绥农 14。

a: RIL derived from the cross of HeiNong 37 and DongNong L-10; b: RIL derived from the cross of SuiNong 10 and DongNong L-10; c: RIL derived from the cross of SuiNong 14 and DongNong L-10; The white arrow denoted the DongNong L-10 and black arrow denoted HeiNong 37, SuiNong 10 and SuiNong 14 in a, b and c, respectively.

图 1 3 个群体的雌虫分布指数

Fig. 1 The distribution of Female index among the three RILs

2.2 黑农 37 × 东农 L-10 RIL 群体大豆胞囊线虫 3 号生理小种抗性遗传分析

依照盖钧镒等^[20]提出的单个世代数量性状分离分析方法, 对 3 个重组自交系群体的 3 号生理小种抗性遗传模型进行分析, 依据 AIC 值最小的原则^[21], 即具有最小 AIC 值的遗传模型为相对最适的遗传模型。用最小二乘法估计 3 号生理小种抗性的遗传参数 (表 5)。

对于黑农 37 × 东农 L-10 RIL 群体, 分析计算得到各假设模型的 AIC 值和最大似然函数值如表 2 所

示 黑农 37 × 东农 L-10 群体抗性最适遗传模型为 2MG-Complementary 即 2 对主基因 + 多基因遗传。2 对主基因表现为互补作用 ,只检测到 2 对主基因间的上位性效应 (iab) 为 45.111 1 ,没有检测到多基因效应 ,主基因遗传率为 0.570 5。

表 2 黑农 37 × 东农 L-10 群体对 SCN 3 号生理小种抗性的最适遗传模型分析

Table 2 Optimum inheritance models of resistance to SCN race 3 for the population derived from the cross of Heinong 37 and Dongnong L-10

遗传模型 Genetic model	黑农 37 × 东农 L-10 Heinong 37 × Dongnong L-10	
	极大似然数值 Log_Max_Likelihood_Value	AIC 值 AIC value
	0MG	-372.803
1MG-A	-372.801	751.6018
2MG-AI	-366.661	743.3226
2MG-A	-372.801	753.6029
2MG-EA	-372.801	751.6028
2MG-DominanceI	-372.801	753.6019
2MG-RecessiveI	-366.661	741.3226
2MG-Additive	-366.661	741.3225
2MG-Complementary	-366.661	739.3225
2MG-Duplicate	-372.800	751.6001
2MG-Inhibiting	-372.800	751.6001
3MG-AI	-363.752	745.5035
3MG-A	-372.802	755.6033
3MG-CEA	-372.801	751.6023
3MG-PEA	-372.802	753.6035
4MG-A	-372.799	757.5983
4MG-CEA	-372.802	751.6040
4MG-EEA	-372.802	753.6036
4MG-EEEE	-371.752	751.5033

2.3 绥农 10 号 × 东农 L-10 RIL 群体大豆胞囊线虫 3 号生理小种抗性遗传分析

表 5 为用最小二乘法估计 3 个群体 3 号生理小种抗性的遗传参数。

对于绥农 10 号 × 东农 L-10 RIL 群体 ,分析计算得到各假设模型的 AIC 值和最大似然函数值如表 3 所示:对于绥农 10 号 × 东农 L-10 群体抗性最适遗传模型为 3MG-CEA ,即 3 对主基因 + 多基因遗传。3 对主基因表现为完全等加性效应 ,其加性效应分别为: 11.718 1 ,11.718 1 ,11.718 1 ,未检测到主基因间的上位性效应 ,主基因遗传率为 0.838 3 (表 5)。

2.4 绥农 14 × 东农 L-10 RIL 群体大豆胞囊线虫 3 号生理小种抗性遗传分析

对于绥农 14 × 东农 L-10 RIL 群体 ,分析计算得到各假设模型的 AIC 值和最大似然函数值如表 4 所示:对于绥农 14 × 东农 L-10 群体抗性最适遗传模型为 2MG-Complementary 即 2 对主基因 + 多基因模型。2 对主基因表现为互补作用 ,只检测到 2 对主

基因间的上位性效应 (iab) 为 14.370 4 ,没有检测到多基因效应 ,主基因遗传率为 0.375 7。

表 3 绥农 10 号 × 东农 L-10 群体对 SCN 3 号生理小种抗性的最适遗传模型分析

Table 3 Optimum inheritance models of resistance to SCN race 3 for the population derived from the cross of Suinong 10 and Dongnong L-10

遗传模型 Genetic model	绥农 10 号 × 东农 L-10 Suinong 10 × Dongnong L-10	
	极大似然数值 Log_Max_Likelihood_Value	AIC 值 AIC value
	0MG	-666.234
1MG-A	-663.415	1332.831
2MG-AI	-663.454	1336.908
2MG-A	-663.416	1334.832
2MG-EA	-662.065	1330.130
2MG-DominanceI	-663.434	1334.868
2MG-RecessiveI	-663.402	1334.804
2MG-Additive	-659.146	1326.293
2MG-Complementary	-666.149	1338.298
2MG-Duplicate	-666.238	1338.476
2MG-Inhibiting	-666.238	1338.476
3MG-AI	-657.851	1333.701
3MG-A	-663.421	1336.842
3MG-CEA	-655.011	1316.022
3MG-PEA	-662.044	1332.089
4MG-A	-663.415	1338.829
4MG-CEA	-655.301	1316.601
4MG-EEA	-662.053	1332.107
4MG-EEEE	-665.036	1338.072

表 4 绥农 14 × 东农 L-10 群体对 SCN 3 号生理小种抗性的最适遗传模型分析

Table 4 Optimum inheritance models of resistance to SCN race 3 for the population Suinong 14 × Dongnong L-10

遗传模型 Genetic model	绥农 14 × 东农 L-10 Suinong 14 × Dongnong L-10	
	极大似然数值 Log_Max_Likelihood_Value	AIC 值 AIC value
	0MG	-545.647
1MG-A	-545.649	1097.298
2MG-AI	-543.117	1096.234
2MG-A	-545.650	1099.300
2MG-EA	-545.650	1097.300
2MG-DominanceI	-545.649	1099.298
2MG-RecessiveI	-543.118	1094.237
2MG-Additive	-543.117	1094.234
2MG-Complementary	-543.118	1092.236
2MG-Duplicate	-545.647	1097.294
2MG-Inhibiting	-545.647	1097.294
3MG-AI	-542.634	1103.267
3MG-A	-545.650	1101.301
3MG-CEA	-545.651	1097.302
3MG-PEA	-545.651	1099.302
4MG-A	-545.645	1103.291
4MG-CEA	-545.652	1097.303
4MG-EEA	-545.651	1099.301
4MG-EEEE	-545.108	1098.216

表 5 3 个群体最适遗传模型及遗传参数估计结果
Table 5 Analysis of the best models and genetic parameters for the three populations

群体 Populations		黑农 37 × 东农 L-10 Heinong 37 × Dongnong L-10	绥农 10 号 × 东农 L-10 Suinong 10 × Dongnong L-10	绥农 14 × 东农 L-10 Suinong 14 × Dongnong L-10
遗传模型	Genetic model	2MG-Complementary	3MG-CEA	2MG-Complementary
一阶参数	M	80. 6130	45. 1627	57. 0978
1st order	d(da)	-	11. 7178	-
parameter	db	-	11. 7178	-
	dc	-	11. 7178	-
	dd	-	-	-
	iab(i*)	45. 1111	-	14. 3704
	iac	-	-	-
	iad	-	-	-
	ibe	-	-	-
	ibd	-	-	-
	icd	-	-	-
	iabc	-	-	-
二阶参数	Major-Gene Var	1035. 825	329. 2599	152. 2715
2nd order parameter	Heritability(Major-Gene)	0. 5705	0. 8383	0. 3757

3 结论与讨论

大豆胞囊线虫病是受多基因控制的数量性状^[22-23],其抗性由 1~5 个主基因控制,目前已经完成定位的有 *rhg1*、*rhg2*、*rhg3*、*rhg4*、*Cqscn003* 等,其中与 3 号生理小种抗性相关的主效位点主要是 *rhg1*、*rhg4*^[24-25]。刘波等^[26]在利用在中品 03-5373 定位到一个与 3 号生理小种抗性相关的位点 SCN3-18。所有定位研究中均是应用不同的抗、感病亲本,不同品种对于同一个生理小种的抗性基因的数目与种类不同,同一抗病品种在不同感病亲本背景下,抗性基因的组合也不尽相同。因此利用优异抗大豆胞囊线虫种质东农 L-10 分别与不同感病遗传背景的黑农 37、绥农 10 号、绥农 14 构建重组自交系群体,旨在不同遗传背景条件下挖掘 3 号生理小种的抗病基因。

黑农 37 和绥农 14 与东农 L-10 构建的重组自交系群体对大豆胞囊线虫 3 号生理小种抗性最适遗传模型均为 2MG-Complementary,存在 2 个主效基因完全互补作用,没有检测到多基因效应,与之前常玮等^[27]利用黑农 37 与东农 L-10 构建的 RIL 群体对 SCN 3 定位的结果不符,推测可能是由于主基因效应的掩盖,致使本试验未检测到多基因效应。课

题组尝试在自交系群体后代中筛选不含有主效抗病位点的株系,利用不含有主效抗病位点的株系构成的选择性重组自交系群体进行 QTL 定位,微效位点的表型贡献率明显提高,表明该方法对于微效位点的定位及挖掘是可行的(结果未发表)。

绥农 10 号与东农 L-10 构建的重组自交系群体对大豆胞囊线虫 3 号生理小种抗性最适遗传模型为 3MG-CEA,3 对主基因之间表现为完全等加性。与另外两个遗传背景下抗性最适遗传模型结果不符。绥农 10 号雌虫指数为 70.07,低于黑农 37(79.3)和绥农 14(72.55),表明较黑农 37 和绥农 14,绥农 10 号对 3 号生理小种的抗性更强,可能存在抗性位点,这也为后续利用该群体进行抗 SCN 病基因的 QTL 定位奠定理论基础。

大豆种质东农 L-10 抗大豆胞囊线虫病符合主基因+多基因遗传模型,至少包含 2 个与 3 号生理小种抗性相关的位点,且在不同遗传背景条件下较为稳定,将东农 L-10 作为抗原,将其对 3 号小种的抗性基因导入到其它品种中,对于培育高抗 3 号生理小种的种质或品种具有十分重要的意义。且其抗性基因在不同遗传背景条件下遗传力较高,也可用于开发分子标记,来辅助进行抗大豆胞囊线虫 3 号生理小种种质或品种的筛选,加速抗病品种的育

种进程。

参考文献

- [1] 靳学慧,辛惠普,郑雯,等.长期轮作和连作对土壤中大豆胞囊线虫数量的影响[J].中国油料作物学报,2006,28(2):189-193.(Jin X H,Xin H P,Zheng W,et al. The influence of soil on the long-term rotation and continuous cultivation on soybean cyst nematode[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2006,28(2):189-193.)
- [2] Natarajan S,Tavakolan M,Alkharouf N,et al. SCNProDB: A database for the identification of soybean cyst nematode proteins[J]. Bioinformatics,2014,10(6):387-389.
- [3] 盖钧镒.植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究[J].遗传,2005,27(1):133-139.(Gai J Y. Segregation analysis of genetic system of quantitative traits in plants[J]. Hereditas,2005,27(1):133-139.)
- [4] Zheng J W,Chen S Y. Estimation of virulence type and level of soybean cyst nematode field populations in response to resistant cultivars[J]. Journal of Nematology and Entomology,2013:1(6):111-116.
- [5] Concibido V C,Diers B W,Arelli P R. A decade of QTL mapping for cyst nematode resistance in soybean[J]. Crop Science,2004,44(4):1121-1131.
- [6] Wu X,Blake S,Sleper D,et al. QTL, additive and epistatic effects for SCN resistance in PI 437654[J]. Theoretical and Applied Genetics,2009,118(6):1093-1105.
- [7] Wang D,Graef G L,Procopiuk A M,et al. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations[J]. Theoretical Applied Genetics,2004,108(3):458-467.
- [8] Kabelka E A,Carlson S R,Diers B W. Localization of two loci that confer resistance to soybean cyst nematode from *Glycine soja* PI 468916[J]. Crop Science,2005,45(6):2473-2481.
- [9] Winter S J,Shelp B,Anderson T,et al. QTL associated with horizontal resistance to soybean cyst nematode in *Glycine soja* PI464925B[J]. Theoretical Applied Genetics,2007,114(3):461-472.
- [10] Vuong T,Sleper D,Shannon J,et al. Novel quantitative trait loci for broad-based resistance to soybean cyst nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe) in soybean PI 567516C[J]. Theoretical Applied Genetics,2010,121(7):1253-1266.
- [11] Kazi S,Shultz J,Afzal J,et al. Isolines and inbred-lines confirmed loci that underlie resistance from cultivar 'Hartwig' to three soybean cyst nematode populations[J]. Theoretical Applied Genetics,2010,120(3):633-644.
- [12] 王金社,赵团结,盖钧镒.回交自交系(BIL)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,2013,39(2):198-206.(Wang J S,Zhao T J,Gai J Y. Establishment of segregation analysis of mixed inheritance model with four major genes plus polygenes in backcross inbred lines (BIL) populations[J]. Acta Agronomica Sinica,2013,39(2):198-206.)
- [13] 许艳丽,刁琢,李春杰,等.品种混种方式对大豆胞囊线虫控制作用[J].土壤与作物,2012,1(2):70-78.(Xu Y L,Diao Z,Li C J,et al. Soybean cultivar mixtures for managing soybean cyst nematode[J]. Soil and Crop,2013,39(2):198-206.)
- [14] 章元明.植物数量遗传学的建立、发展与展望[J].南京农业大学学报,2012,35(5):19-24.(Zhang Y M. Establishment, development and prospects of quantitative genetics in plant[J]. Journal of Nanjing Agricultural University,2012,35(5):19-24.)
- [15] 王梓贞,韩英鹏,滕卫丽,等.大豆胞囊线虫非小种特异性抗性品种的抗性评价与农艺性状相关分析[J].大豆科学,2009,28(4):647-650.(Wang Z Z,Hang Y P,Teng W L,et al. Multiple SCN races resistance in soybean related to several agronomic traits[J]. Soybean Science,2009,28(4):647-650.)
- [16] 颜清上,王连铮.大豆抗胞囊线虫病鉴定方法研究进展[J].大豆科学,1995,14(2):151-159.(Yan S Q,Wang L Z. Advances in the methods of identification for resistance to *Heterodera glycines* in soybean[J]. Soybean Science,1995,14(2):151-159.)
- [17] Riggs R D,Rakes L,Elkins R. Soybean cultivar resistant and susceptible to *Heterodera glycines*[J]. Supplement to Journal of Nematode,1991,23(45):154-159.
- [18] Byrd D W,Kirkpatrick T,Barker K R. An improved technique for clearing and staining plant tissues for the detection of nematodes[J]. Journal of Nematology,1983,15(1):142-143.
- [19] Schmitt D R,Shannon G. Differentiating soybean responses to *Heterodera* soybean cyst nematode race[J]. Crop Science,1992,32(1):275-277.)
- [20] 盖钧镒.植物数量性状遗传体系的分离分析方法研究[J].遗传,2005,27(1):133-139.(Gai J Y. Segregation analysis of genetic system of quantitative traits in plants[J]. Hereditas,2005,27(1):133-139.)
- [21] Akaike H. On entropy maximum principle[M]//Krishnaiah P R. Applications of statistics, Amsterdam: North Holland Publishing,1977:27-41.
- [22] Arelli P R,Young L D,Concibido V C. Inheritance of resistance in soybean PI567516C to LY1 nematode population infecting cv. Hartwig[J]. Euphytica,2009,165:1-4.
- [23] Guo B,Sleper D A,Arelli P R,et al. Identification of QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode races 2,3 and 5 in soybean PI 90763[J]. Theoretical Applied Genetics,2005,111:965-971.
- [24] Cook D E, Lee T G, Guo X L, et al. Copy number variation of multiple genes at Rhg1 mediates nematode resistance in soybean[J]. Science,2012,338:1206-1209.
- [25] Liu S, Kandath P K, Warren S D, et al. A soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens[J]. Nature,2012,492:256-260.
- [26] 刘波,李英惠,于佰双,等.中品03-5373对大豆胞囊线虫3号生理小种免疫抗性的遗传解析[J].作物学报,2015,41(1):15-21.(Liu B,Li Y H,Yu B S,et al. Genetic analysis of immunity to soybean cyst nematode race 3 in elite line Zhongpin 03-5373[J]. Acta Agronomica Sinica,2015,41(1):15-21.)
- [27] Wei C,Dong L,Wang Z,et al. QTL underlying resistance to two HG types of *Heterodera glycines* found in soybean cultivar 'L-10'[J]. BMC Genomics,2011,12(1):1-10.