

水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量的 QTL 定位分析

田玲^{1,2}, 王康恺^{1,2}, 王迎超^{1,2}, 杨治伟^{1,2}, 马嘉欣^{1,2}, 赵娜^{1,2},
田普江², 田蕾^{1,2}, 张银霞^{1,2}, 杨淑琴^{1,2}, 李培富^{1,2}
(¹宁夏优势特色作物现代分子育种重点实验室, 银川 750021, ²宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘要: 本研究以低含量 γ -氨基丁酸的宁农黑粳为母本, 高含量 γ -氨基丁酸的高粱稻-1 为父本, 构建 F_2 群体, 获得了 216 个 F_2 单株。利用 130 个 SSR 标记构建了一张 F_2 群体的 SSR 标记连锁图谱, 覆盖基因组长度为 2406.9 cM, 连锁群长度在 129.5~360.7 cM 之间, 标记间的平均距离为 18.5 cM, 并进一步开展控制水稻 γ -氨基丁酸含量的 QTL 定位研究。结果表明: 共检测到 7 个 QTL 位点, 分别位于第 8 号和第 9 号染色体上, 其中 *qGABA8-2*、*qGABA8-3*、*qGABA9-1* 的贡献率依次为 10%、11% 和 9%。对 3 个贡献率大的 QTL 位点进行复合区间作图, 当 LRS 为 25.6 时, 在 RM342~RM515 处可能存在较为可靠的 QTL, 初步将 *qGABA8* 定位在标记 RM342 与 RM515 之间的 326 kb 区间内。利用 InDel 标记对目标区间加密, 将该区间进一步缩小到 183 kb 区间内, 位于标记 RM342 和 G121 之间。本研究结果可进一步通过构建次级群体对该基因进行精细定位及图位克隆, 同时, 研究中筛选出的 SSR 标记和设计的 InDel 标记可快速筛选水稻育种材料中富 γ -氨基丁酸的基因型, 加快育种进程。

关键词: 水稻; γ -氨基丁酸; SSR 标记; QTL 定位

QTL Mapping for the Genetic Components Determining the Rice Grain γ -Aminobutyric Acid Content

TIAN Ling^{1,2}, WANG Kang-kai^{1,2}, WANG Ying-chao^{1,2}, YANG Zhi-wei^{1,2}, MA Jia-xin^{1,2}, ZHAO Na^{1,2},
TIAN Pu-jiang², TIAN Lei^{1,2}, ZHANG Yin-xia^{1,2}, YANG Shu-qin^{1,2}, LI Pei-fu^{1,2}
(¹Key Laboratory of Modern Molecular Breeding of Advantageous Crops of Ningxia, Yinchuan 750021;
²College of Agronomy, Ningxia University, Yinchuan 750021)

Abstract: The rice cultivars Ningnong black carp and high indica rice exhibited low and high content on γ -aminobutyric acid, respectively. Both genotypes were deployed for generating a F_2 population that comprises of 216 individual plants. By taking use of 130 polymorphic SSR markers, a linkage map was produced with an length of 2406.9 cM. Each linkage group expands from 129.5 cM to 360.7 cM, and a mean distance between markers was 18.5 cM. The QTL mapping positioning study showed that seven QTL loci controlling the γ -aminobutyric acid content were found on chromosomes 8 and 9, respectively. The contribution rate of *qGABA8-2*, *qGABA8-3*, *qGABA9-1* was 10%, 11% and 9%, respectively. The composite interval mapping was performed on three QTL sites with large contribution rate. When LRS was 25.6, a QTL *qGABA8* was initially found at RM342-RM515 in an interval of 326 kb. The confidence interval was further delimited to 180 kb by using the InDel marker G121. Therefore, the accumulated results of this study might be useful in further gene isolation and marker-assisted screening for the genotypes with the enriched amino butyric acid.

Key words: rice; gamma-aminobutyric acid; SSR marker; QTL mapping

收稿日期: 2019-02-17 修回日期: 2019-03-18 网络出版日期: 2019-04-09

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190217003>

第一作者主要研究方向为水稻遗传育种, E-mail: 54656947@qq.com

通信作者: 李培富, 主要从事水稻遗传育种研究, E-mail: peifuli@163.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31360324, 31760374, 31401361); 宁夏农业育种专项课题 (2018NYYZ0302)

Foundation project: National Natural Science Foundation of China (31360324, 31760374, 31401361), Major Science and Technology Project of Ningxia (2018NYYZ0302)

γ -氨基丁酸(GABA)又名氨络酸,是一种存在于动植物体内具有调节和平衡作用的非蛋白组成性氨基酸^[1],广泛存在于动植物、细菌、真菌、藻类中。植物中的 γ -氨基丁酸具有很高的生理活性,主要参与多种代谢活动。 γ -氨基丁酸还具有诸多有益于人体健康的生理功能,例如有降血压,治疗癫痫和帕金森病,调节激素分泌^[2],抗焦虑、疲劳^[3],抗衰老,免疫调节等作用。因此,富 γ -氨基丁酸的品种选育尤为重要,国内外在水稻富 γ -氨基丁酸的品种(系)资源筛选中发现,籽粒中 γ -氨基丁酸含量主要集中在6~8 mg/100 g^[4],目前高含量的品种(系)有吉粳88、圣稻14、高粱稻-1、巨胚稻、垦糯2和龙粳31^[5]等。由于人们生活水平的提高,对于稻米不仅仅局限于追求口感,更致力于稻米的功能性,但高含量品种较少,因而培育富 γ -氨基丁酸品种势在必行。

近年来,国内外对作物中 γ -氨基丁酸含量还进行了遗传效应分析和零星的QTL位点的研究。杨晓梦等^[6]在大麦籽粒 γ -氨基丁酸含量的遗传效应分析中发现, γ -氨基丁酸含量受两对加性-显性-上位性主基因和加性-显性-上位性多基因控制遗传(E-0模型),主基因遗传率为56.49%。而对控制作物中 γ -氨基丁酸含量的QTL位点的报道较少;Zeng等^[7]在大麦籽粒中检测到4个控制 γ -氨基丁酸的QTL位点,1个位于3H染色体上,3个位于4H染色体上;郭蕾蕾^[8]在大麦染色体1H上检测到1个控制 γ -氨基丁酸含量的QTL;罗小娇等^[9]在大麦染色体3HL上检测到一个控制籽粒 γ -氨基丁酸含量的QTL位点 $qGABA-3H$;孙晓雪^[10]在水稻籽粒中检测到了4个控制 γ -氨基丁酸含量的QTL位点,分别位于第1、2、3、10号染色体上。因此,研究稻米中控制 γ -氨基丁酸含量的QTL位点具有很大的创新性,该研究结果不仅可以为水稻富 γ -氨基丁酸品种的培育提供具有高 γ -氨基丁酸含量的供体亲本,而且能为富 γ -氨基丁酸的育种过程中,中间材料的筛选提供可靠的分子标记,加快育种进程。本研究定位到的一些贡献率较高的QTL可以进一步精细定位得到 γ -氨基丁酸相关基因,为揭示水稻 γ -氨基丁酸的分子机制奠定基础。

本研究在实验室前期研究工作的基础上,从108份水稻种质资源中挑选出 γ -氨基丁酸含量差异较大的粳稻高粱稻-1和宁农黑粳,分别作为父、母本,构建了 F_2 群体,在原有SSR标记遗传图谱的基础上对关键位点加密,构建了包含130个SSR标记和2个InDel标记的遗传图谱,进一步利用复合

区间作图法对控制水稻 γ -氨基丁酸含量的QTL进行定位研究,为控制水稻 γ -氨基丁酸含量基因的精细定位及图位克隆提供了一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为低含量的宁农黑粳和高含量的高粱稻-1及其构建的216个 F_2 群体,由本实验室前期研究人员王迎超^[11]筛选种质资源获得,现保存于宁夏大学农学院作物遗传育种实验室。

1.2 方法

1.2.1 田间试验 供试材料于2017年4月种植于宁夏大学水稻育种基地。4月中旬大棚育秧,5月中旬插秧,亲本及 F_2 群体单株播种,每行10株,行长1.2 m,行距0.3 m,株距0.1 m,按常规进行大田管理。

1.2.2 水稻糙米中 γ -氨基丁酸含量的提取与测定 水稻糙米中 γ -氨基丁酸含量的提取参照王迎超^[11]、房克敏等^[12]、程威威^[13]的提取方法,每份材料3次重复,提取液于4℃冰箱保存,按照要求利用高效液相色谱法(HPLC, high performance liquid chromatography,)进行柱前衍生,使用安捷伦-1220高效液相色谱仪测定标准品及样品,绘制标准曲线,计算水稻糙米中 γ -氨基丁酸含量。

1.3 引物合成

本研究共使用2种分子遗传标记用于检测基因型及构建遗传连锁图谱。第1种为SSR标记,选自宁夏大学作物遗传育种实验室现有合成引物,第2种为InDel标记,所有引物均由上海生工生物股份有限公司合成。

1.4 基因组总DNA提取及扩增

采用SDS法提取亲本、 F_1 及 F_2 群体的基因组DNA,并用1%琼脂糖电泳检测DNA质量浓度。利用本实验室现有的1536对SSR引物,在亲本宁农黑粳/高粱稻-1间进行多态性筛选,利用筛选到的多态性引物进一步对群体进行基因型分析。PCR扩增产物用8%聚丙烯酰胺凝胶电泳检测,银染显色。根据电泳结果,读取 F_2 群体带型,与宁农黑粳带型一致的记作A,与高粱稻-1带型一致的记作B,杂合记作H,缺失记作“—”。

1.5 遗传连锁图谱构建及QTL定位分析

将读取的基因型及测定的表型数据,根据MapManager QTXb20软件的要求,制作成txt文本格式的数据文件,再利用MapManager QTXb20分析数据,划分可能的连锁群,检测 γ -氨基丁酸的QTL位

点,计算各位点的贡献率、加性效应和显性效应,统计每条染色体上分子标记的遗传位置,标记间的遗传距离采用 Kosambi 函数将重组率转化为遗传距离(cM)进行估算,以 $P < 0.01$ 作为判断 QTL 存在的阈值,利用 Mapchart 2.2 软件绘制宁农黑梗和高粱稻 -1 杂交 F_2 群体的 SSR 标记连锁图谱。利用复合区间作图法缩小 QTL 定位区间,获得与目标基因紧密连锁的上下游标记,QTL 命名原则遵循 McCouch 等^[14]的方法。

1.6 设计 InDel 引物缩小 $qGABA8$ 区间

利用 NCBI 数据库和 Primer3 Input 软件在 8 号染色体的 RM342 与 RM515 之间设计 InDel 标记,设计好的引物均在 Gramene 网站进行在线比对,验证其所在染色体位置,确保设计引物的准确性。用两亲本进行引物多态性筛选,构建新的遗传图谱及交换株筛选。其中,位点区间是参考水稻基因组物理全图得出的物理距离^[15]。

2 结果与分析

2.1 水稻 γ -氨基丁酸含量测定

经过高效液相色谱法对亲本、 F_1 及 F_2 群体单株籽粒进行 γ -氨基丁酸含量测定,其中宁农黑梗的含量为 5.57 mg/100 g,高粱稻 -1 的含量为 10.47 mg/100 g,结果表明双亲间差异较大,有助于优良品种的选育。测定结果中, F_1 水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量介于双亲之间为 8.39 ± 0.11 mg/100 g,说明该杂交种为真杂种,为本研究构建群体的可靠性提供理论依据。 F_2 群体单株籽粒 γ -氨基丁酸含量均值为 8.09 ± 2.06 mg/100 g,变异范围为 4.18~17.17 mg/100 g,变异系数为 25.93%,广义遗传力为 98.12%,说明水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量具有较强的传递能力。由于 F_2 群体单株籽粒 γ -氨基丁酸含量均值高于中亲值,且通过对 F_2 群体单株籽粒的 γ -氨基丁酸含量进行正态分布检验(图 1),结果表明, F_2 群体呈偏正态分布(偏向父本),超亲现象显著,说明水稻籽粒中 γ -氨基丁酸含量是由多基因控制的数量性状遗传。

2.2 SSR 标记连锁图谱构建

本研究利用实验室现有的 1536 对 SSR 标记,选择宁农黑梗/高粱稻 -1 间有差异的引物,筛选到的多态性标记有 198 对,多态率为 12.89%。选择带型清晰、多态性好的 130 对引物构建了 F_2 群体中 SSR 标记连锁图谱(图 2)。第 4 号染色体上有 8 对,第 7 号染色体上有 9 对,第 8 号染色体上有 14 对,其余染色体上的标记分布较均匀。图谱覆盖全基因组染色体,图谱总长 2406.9 cM,相邻标记平均

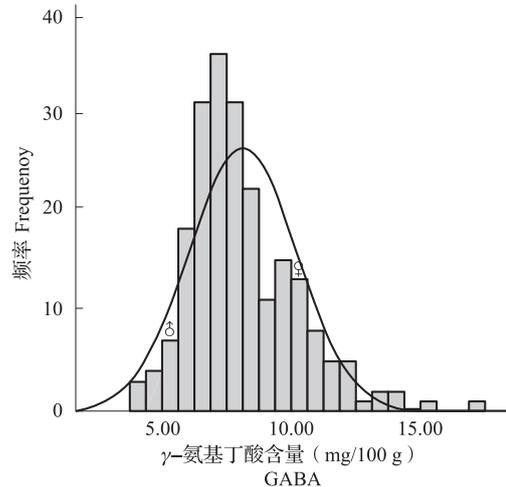


图 1 F_2 单株籽粒 γ -氨基丁酸含量的频率分布
Fig.1 The frequent distribution of γ -aminobutyric acid content in F_2 individual plant derived

遗传距离为 18.5 cM。其中,7 号染色体的距离最短,为 129.5 cM;而 12 号染色体的距离最长,为 360.7 cM。位于第 2 号染色体上的标记 RM12675 和 RM12943 间的距离为 0.5 cM,为整个连锁图谱最短距离。位于第 12 号染色体上的标记 RM8216 和 RM270 之间的距离最大,达到 66.9 cM。

2.3 水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量的 QTL 定位分析

利用构建的 F_2 群体中 SSR 标记连锁图谱,采用复合区间作图法对 F_2 群体进行水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量的 QTL 检测和基因效应分析。共检测到 7 个 QTL,分布于第 8 号和第 9 号染色体上,贡献率为 3%~11%(表 1)。其中,有 3 个贡献率高的 QTL 位点: $qGABA8-2$ 、 $qGABA8-3$ 、 $qGABA9-1$,其贡献率分别为 10%、11% 和 9%。基因作用方式以加性效应为主,在 3 个贡献率高的 QTL 中,加性效应有正有负,说明两亲本中同时存在微效控制水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量的基因,且第 8 号染色体上的 2 个等位基因 $qGABA8-2$ 、 $qGABA8-3$ 的增效基因主要来自于父本高粱稻 -1(高 γ -氨基丁酸含量),第 9 号染色体 $qGABA-9$ 的增效基因来自于母本宁农黑梗(低 γ -氨基丁酸含量)。对 3 个贡献率大的 QTL 位点进行复合区间作图(图 3),获得与目标基因紧密连锁的上下游侧翼标记。由图 3 可以看出,当 LRS 为 25.6 时,在 RM342~RM515 处存在较为可靠的 QTL。

2.4 水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量 $qGABA8$ 基因的次级定位

将第 8 号染色体上检测到的 2 个贡献率大于 10% 的 QTL 视为主效 QTL,初步将 $qGABA8$ 定位在标记 RM342 与 RM515 之间大约 326 kb 的区间

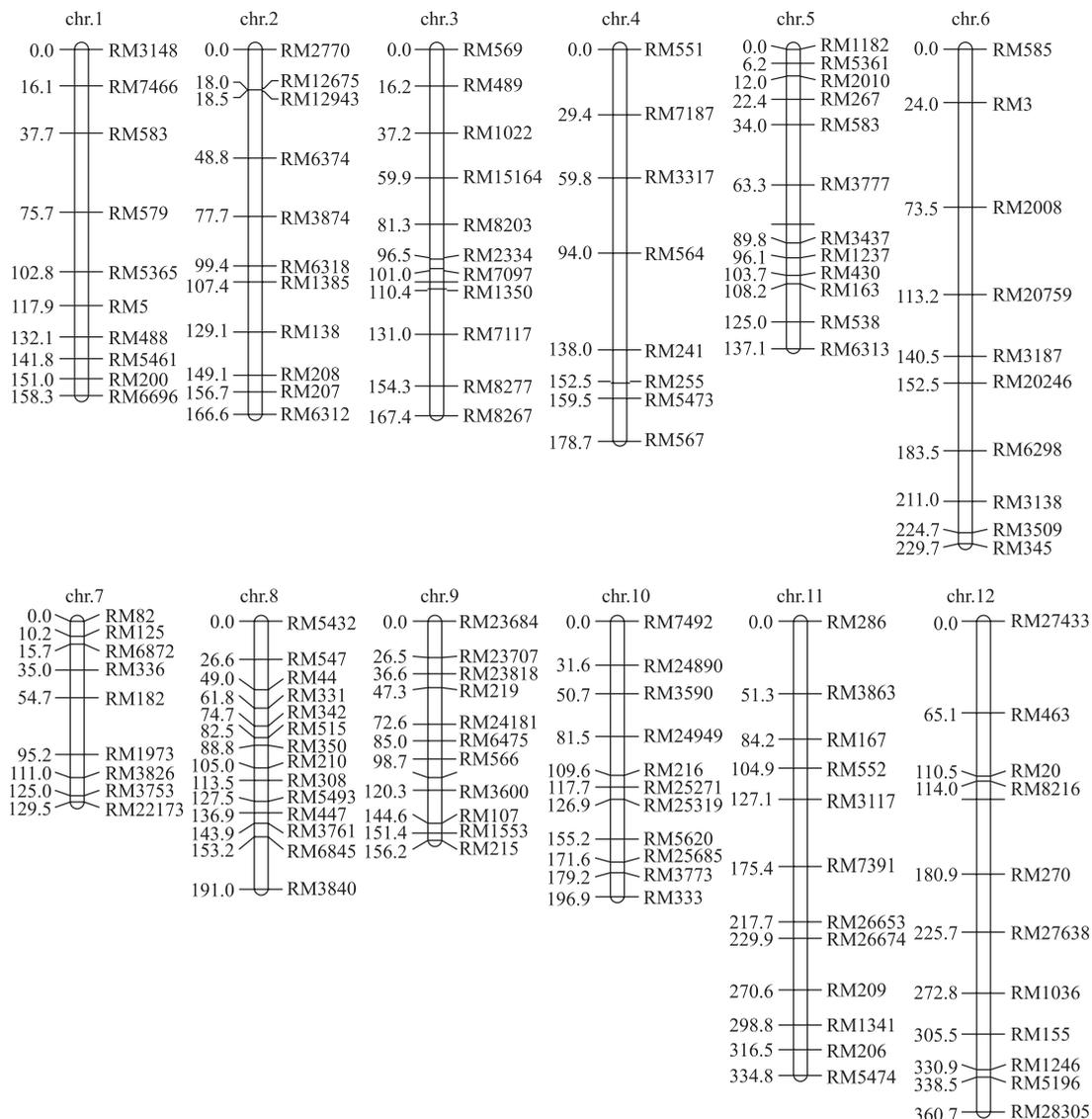


图 2 宁农黑粳 / 高粱稻 -1 F₂ 群体中 SSR 标记连锁图谱

Fig.2 SSR marker linkage map in F₂ populations of Ningnongheijing/Gaoliangdao-1

表 1 宁农黑粳 / 高粱稻 -1 F₂ 群体 γ -氨基丁酸含量 QTL 定位结果

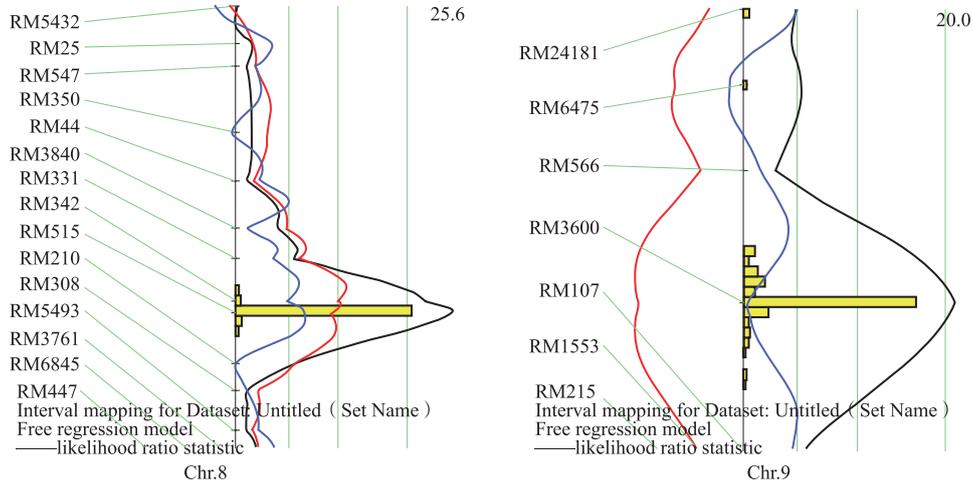
Table 1 The QTL location result of γ -aminobutyric acid content in F₂ group of Ningnongheijing/Gaoliangdao-1

染色体	位点	标记区间	似然比	贡献率 (%)	无效性状率	加性效应	显性效应
Chr.	QTL	Marking interval	LRS	PV	P	Add	Dom
8	<i>qGABA8-1</i>	RM331	6.90	3.00	0.03097	0.58	0.35
8	<i>qGABA8-2</i>	RM342	22.90	10.00	0.00001	0.93	0.49
8	<i>qGABA8-3</i>	RM515	25.60	11.00	0.00000	0.87	0.65
8	<i>qGABA8-4</i>	RM210	7.10	3.00	0.02932	0.54	0.01
9	<i>qGABA9-1</i>	RM3600	20.00	9.00	0.00005	-0.86	0.04
9	<i>qGABA9-2</i>	RM1553	6.70	3.00	0.03512	-0.43	0.33
9	<i>qGABA9-3</i>	RM23707	6.30	3.00	0.04302	-0.36	-0.42

LRS: Likelihood ratio statistic, PV: Phenotypic variation, P: The probability that a marker genotype is ineffective for a trait, Add: Additive effect, Dom: Dominant effect

内。为将 *qGABA8* 定位区间进一步缩小,对其邻近标记 RM342 和 RM515 位点附近设计并在亲本间具有多态性的 InDel 标记,在 130 对 InDel 标记中筛选到 12 对亲本间具有多态性的引物,可用于

加密的多态性引物 2 对 (G56、G121)。利用 F₂ 群体进行连锁分析,重新构建 8 号染色体的连锁图谱 (图 4)。结果将 *qGABA8* 的定位区间缩小到标记 RM342 和 G121 之间 183 kb 区间内。



黑色线是似然比统计量 Stat, 表示 QTL 存在的可能性, 越大, 该处存在 QTL 越可靠; 红色线表示加性效应; 蓝色线表示显性效应
 The black line indicate the likelihood ratio statistic Stat, respects the possibility of the existence of QTL, more bigger more reliable. red line indicates the additive effect. blue line shows the dominant effect

图 3 γ -氨基丁酸含量相关的主效 QTLs 区间作图 (chr.8, chr.9)

Fig.3 Interval mapping QTLs associated with γ -aminobutyric acid content (chr.8, chr.9)

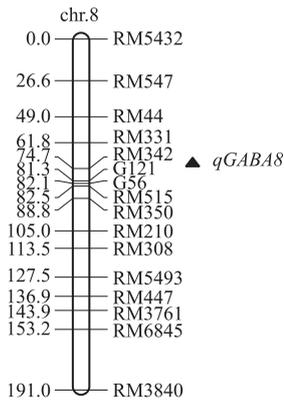


图 4 水稻 8 号染色体上控制 γ -氨基丁酸的 QTL 位点
 Fig.4 QTL site controlling γ -aminobutyric acid on chromosome 8 of rice

3 讨论

近年来, γ -氨基丁酸作为一种功能性营养成分越来越受到人们的关注, 房克敏等^[12]和梁恒宇等^[16]对 γ -氨基丁酸的测定方法和生理特性进行了研究, 表明高效液相色谱法测定稻米 γ -氨基丁酸含量时具有易操作、稳定、灵敏、准确的特点; 且 γ -氨基丁酸有健脑益智、降血压、治疗癫痫等多种与人体健康密切相关的生物学功能。有关作物中控制 γ -氨基丁酸含量的遗传基础研究较少, 仅有零星报道。Zeng 等^[7]在大麦 3H、4H 染色体上检测到了 4 个控制 γ -氨基丁酸的 QTL 位点, 贡献率为 8.02%~24.50%; 罗小娇等^[9]将控制大麦 γ -氨基丁酸含量的 QTL 定位在大麦染色体 3HL 上的 M5E4a 与 M3E18 区间内, 贡献率为 8.33%; Zeng 等^[7]和罗小娇等^[9]在大麦 3H 染

色体上检测到的控制 γ -氨基丁酸含量的位点相似。而在水稻中, 孙晓雪^[10]检测到 12 个控制水稻 γ -氨基丁酸含量的 QTL 位点, 贡献率为 2.1%~18.76%, 加性效应为 2.6563~7.2553, 12 个加性效应 QTL 均表现为遗传正效应, 说明增效基因均来自于高含量亲本东农 425; 本研究中检测到 7 个控制水稻 γ -氨基丁酸含量的 QTL 位点, 贡献率为 3%~11%, 加性效应为 -0.86~0.93, 第 8 号染色体上检测到的 4 个 QTL 位点加性效应均为正值, 其增效均来自于高含量亲本高粱稻 -1, 第 9 号染色体上检测到的 3 个 QTL 位点加性效应均为负值, 其增效均来自于低含量亲本宁农黑粳。

已有研究表明, 适当的标记数目可优化研究群体的作图, 两标记为 5 cM 和 21 cM 时, 对估计 QTL 的位置和效应结果没有显著差异; 标记密度过高反而不利于数量性状的 QTL 检测^[17-18]。染色体连锁遗传图谱要求标记间的平均距离不大于 20 cM^[19]。本研究利用宁农黑粳和高粱稻 -1 构建 F₂ 群体, 该 F₂ 群体的 SSR 标记连锁图谱包含 130 对 SSR 引物, 总长度 2046.9 cM, 平均距离 18.5 cM, 符合 QTL 定位要求。

QTL 定位的作图方法有很多, 孙晓雪^[10]利用 ICIM 法, 在第 1、2、3 和 10 号染色体上检测到了 5 个贡献率在 10% 以上的位点, 但有 4 个 QTL 位点均与环境存在互作, 互作贡献率为 3.04%~14.65%, 说明环境对 γ -氨基丁酸含量有着较大的影响。其中位于水稻第 10 号染色体上有一个环境互作小、贡献率为 18.76% 的基因 *qGABA-10-1*, 可能是一个控制水稻 γ -氨基丁酸含量的未知基因, 可构建群体对该基因进行

精细定位。李杰勤等^[20]对4种不同QTL的作图方法进行了比较研究,认为复合区间作图法(CIM)不存在上位效应和基因型与环境的互作效应,这一特点消除了QTL间的连锁和互作的干扰,作图的精度和效率较高。本研究也采用CIM作图法获得了较为理想的结果,将控制水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量的基因定位在第8号染色体上,并将 $qGABA8$ 基因缩小到了183 kb区间内,这为后续精细定位及候选基因的筛选研究提供了可靠的区间。研究表明:由于水稻 γ -氨基丁酸含量是由微效多基因控制的数量性状,所以检测结果与试验材料、QTL作图方法和环境互作有密切联系。在今后研究中,建议使用多种作图法共同作图,并优先标出共同发现的QTL,为本实验结果的可靠性和后续精细定位的精确性提供理论依据,为揭示水稻籽粒 γ -氨基丁酸含量的分子机制奠定基础。

参考文献

- [1] 王辉,项丽丽. γ -氨基丁酸(GABA)的功能性及在食品中的应用.食品工业,2013,6(34):186-189
Wang H, Xiang L L. Functionality of γ -aminobutyric acid (GABA) and its application in food. Food Industry, 2013, 6(34): 186-189
- [2] 陈恩成,张名位,彭超英,池建伟. γ -氨基丁酸的功能特性及其在食品原料中的富集技术研究进展.湖北农学院学报,2004,24(4):37-39
Chen E C, Zhang M W, Peng C Y, Chi J W. Research progress on the functional properties of γ -aminobutyric acid and its enrichment technology in food materials. Journal of Hubei Agricultural College, 2004, 24(4): 37-39
- [3] 杨藻宸.药理学和药物治疗学(上册).北京:人民卫生出版社,2000
Yang Z C. Pharmacology and pharmacotherapy (Volume 1). Beijing: People's Medical Publishing House, 2000
- [4] 王迎超,王全兴,王浩,孙刘臣,张银霞,田蕾,杨淑琴,李培富.富 γ -氨基丁酸水稻种质筛选及与子粒性状的相关性分析.植物遗传资源学报,2016,17(6):1116-1122
Wang Y C, Wang Q X, Wang H, Sun L C, Zhang Y X, Tian L, Yang S Q, Li P F. Screening of γ -aminobutyric acid-rich rice germplasm and its correlation with grain traits. Journal of Plant Genetic Resources, 2016, 17(6): 1116-1122
- [5] 刘玮,李佳梅,孙丽华,李兰红.北方寒地高 γ -氨基丁酸粳稻品种的筛选研究.粮油食品科技,2013(3):22-24
Liu W, Li J M, Sun L H, Li L H. Screening of high- γ -aminobutyric acid indica rice varieties in Northern cold region. Agri-Food Science and Technology, 2013(3): 22-24
- [6] 杨晓梦,曾亚文,普晓英,杨涛,杨树明,杜鹃.大麦籽粒功能成分含量的遗传效应分析.麦类作物学报,2013,33(4):635-639
Yang X M, Zeng Y W, Pu X Y, Yang T, Yang S M, Du J. Analysis of the genetic effects of the content of functional components in barley. Journal of Wheat-based Crops, 2013, 33(4): 635-639
- [7] Zeng Y W, Zhao C Y, Pu X Y, Yang T, Du J, Yang S M. Identification of quantitative trait locus (QTLs) for γ -aminobutyric acid content in grain of barley. African Journal of Biotechnology, 2012, 11: 1754-1760
- [8] 郭蕾蕾.大麦分子遗传图谱构建及其主要农艺性状和功能成分的QTL定位.成都:四川农业大学,2012
Guo L L. Construction of Molecular genetic map and QTL mapping of main agronomic traits and functional components in barley. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2012
- [9] 罗小娇,郭蕾蕾.大麦籽粒 γ -氨基丁酸含量的QTL定位.西南农业学报,2014,27(3):950-954
Luo X J, Guo L L. QTL Mapping of γ -Aminobutyric acid content in barley grain. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2014, 27(3): 950-954
- [10] 孙晓雪.水稻功能性营养品质性状QTL定位及环境互作分析.哈尔滨:东北农业大学,2017
Sun X X. QTL mapping and environmental interaction analysis of functional nutritional quality traits in rice. Harbin: Journal of Northeast Agricultural University, 2017
- [11] 王迎超.水稻 γ -氨基丁酸含量的遗传分析及QTL定位.银川:宁夏大学,2016
Wang Y C. Genetic analysis and QTL mapping of γ -aminobutyric acid content in rice. Yinchuan: Ningxia University, 2016
- [12] 房克敏,李再贵,袁汉民,孟颖.HPLC法测定发芽糙米中 γ -氨基丁酸含量.食品科学,2006,27(4):208-211
Fang K M, Li Z G, Yuan H M, Meng Y. Determination of γ -aminobutyric acid in germinated brown rice by HPLC. Food Science, 2006, 27(4): 208-211
- [13] 程威威.HPLC法测定发芽糙米中 γ -氨基丁酸中不同衍生方式的比较研究.中国农学通报,2014,30(9):279-284
Cheng W W. A comparative study on different derivatives of γ -aminobutyric acid in germinated brown rice by HPLC. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2014, 30(9): 279-284
- [14] McCouch S R, Cho Y G, Yang M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. Rice Genetics Newsletter, 1997, 14: 11-13
- [15] 洪国藩.水稻基因组物理图的构建.科学前沿,1998,50(1):3-7
Hong G F. Construction of physical map of rice genome. Scientific Frontier, 1998, 50(1): 3-7
- [16] 梁恒宇,邓立康,林海龙,李颀,张丹.新资源食品—— γ -氨基丁酸(GABA)的研究进展.食品研究与开发,2013(15):119-123
Liang H Y, Deng L K, Lin H L, Li S, Zhang D. Research progress of new resource food—— γ -aminobutyric acid (GABA). Food Research and Development, 2013(15): 119-123
- [17] Hvne V, Kearsley M J, Pike D J, Snape J W. QTL Analysis unreliability and bias in estimation procedures. Molecular Breeding, 1995, 1: 273-282
- [18] Hospital F, Moreau L, Lacoudre F, Charcosset A, Gallais A. More on the efficiency of marker-assisted election. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(8): 1181-1189
- [19] 方宣钧,吴为人.分子选择.分子植物育种,2003,1(1):1-5
Fang X J, Wu W R. Molecular selection. Molecular Plant Breeding, 2003, 1(1): 1-5
- [20] 李杰勤,张启军,叶少平,赵兵,梁永书,彭勇,吴发强,王世全,李平.四种不同QTL作图方法的比较研究.作物学报,2005,31(11):1473-1477
Li J Q, Zhang Q J, Ye S P, Zhao B, Liang Y S, Peng Y, Wu F Q, Wang S Q, Li P. Comparative study of four different QTL mapping methods. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(11): 1473-1477