

烟草赤星病抗性主效 QTL 人工选择响应研究

闫杏杏, 蒋彩虹, 冯莹, 任民, 朱承广, 程立锐, 杨爱国, 冯全福

(中国农业科学院烟草研究所/烟草基因资源利用重点实验室, 青岛 266101)

摘要:分析赤星病抗性主效 QTL 的人工选择响应, 可为烟草赤星病抗性分子标记辅助选择提供一定的理论基础。本研究利用与主效 QTL 紧密连锁的分子标记 J9 和 J4, 分析随机群体、人工选择群体和自然群体中响应分子标记的等位基因频率, 研究相关标记位点在不同群体中的等位基因变化规律。结果发现: (1) 赤星病抗性主效 QTL 等位基因在不同选择强度 (5%、10% 和 20%) 的正向选择条件下均发生了显著性偏分离, 其中在 10% 的正向选择强度下偏分离显著性最高。 (2) 在不同世代 (F_3 、 F_4 、 F_5 和 F_6) 的赤星病抗性育种选择群体中, J9 位点抗病亲本等位基因型频率显著高于感病亲本基因型频率, 表明来源于抗源净叶黄的主效抗性 QTL 与赤星病抗性显著关联。 (3) 在 198 份自然群体中, 包括烟草赤星病抗性品种中烟 86、单育二号在内的 50 份烟草种质携带与抗源净叶黄相同的基因型, 表明该主效 QTL 被广泛应用于烟草赤星病抗性改良中。本研究验证了之前定位到的主效抗病 QTL 的准确性; 分析了该主效 QTL 的人工选择响应, 相关结果为烟草赤星病抗性改良提供了一定的理论基础。

关键词:烟草; 赤星病; QTL; 人工选择; 等位基因偏分离

Response of Major Effect QTL to Artificial Selection for Resistance to Brown Spot Disease in Tobacco

YAN Xing-xing, JIANG Cai-hong, FENG Ying, REN Min, ZHU Cheng-guang,
CHENG Li-rui, YANG Ai-guo, FENG Quan-fu

(Tobacco Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory for Tobacco Gene Resources, Qingdao 266101)

Abstract: The objectives of this study were to assess the response of major effect QTL to artificial selection for brown spot disease and to provide some useful information for molecular marker assisted selection (MAS) for tobacco breeding. To analyze response of major effect QTL to different artificial selection in different populations, the distribution of all alleles at the two marker loci in the extreme populations selected from JYH/NC82 cross in different generations and a panel of 198 tobacco accessions were detected based on the major effect QTL with flanking molecular markers of J9 and J4. And there were three results: (1) The deviation of the JYH alleles at J9 loci exhibited the significance in the positive extreme populations under 5%, 10% and 20% selection intensities. The P value from χ^2 -test for allelic frequency under different intensities (5%, 10% and 20%) were 0.015, 0.002 and 0.050, respectively. (2) There was a significant increasing of the JYH allelic frequency in different generations (F_3 , F_4 , F_5 and F_6) derived from the cross JYH and NC82, indicating that the allele from JYH at J9 loci increase resistance to brown spot disease significantly. (3) In the panel of 198 tobacco accessions, 50 tested accessions, including highly resistant cultivars for brown spot disease such as zhongyan86, danyu2 and so on, had the same genotype with JYH cultivar. The result showed that the resistant alleles from JYH had been used widely in tobacco breeding. The major QTL as-

收稿日期: 2015-09-26 修回日期: 2015-11-08 网络出版日期: 2016-08-12

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20160812.1316.006.html>

基金项目: 中国烟草总公司烟草基因组计划重大专项 (110201301008 (JY-08)、110201301009 (JY-09))

第一作者研究方向为作物遗传育种, E-mail: 1262259303@qq.com。蒋彩虹为共同第一作者

通信作者: 杨爱国, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: yangaiguo@caas.cn

冯全福, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: fengquanfu@caas.cn

sociated with resistance to brown spot had been identified repeatedly and the response of major effect QTL to artificial selection for resistance to brown spot disease was evaluated. These results could provide information on MAS for improvement of resistance to brown spot disease in tobacco.

Key words: tobacco; brown spot disease; QTL; artificial selection; allele deviation

烟草赤星病(Brown spot disease)是烟草(*Nicotiana tabacum* L.)主要病害之一,在世界各地烟区均有发生。赤星病主要危害成熟期叶片,一旦气候条件适宜,极易造成大规模流行,造成巨大的经济损失^[1-2]。从环境安全和经济利益角度考虑,培育抗病烟草品种无疑是最经济和有效的方法。品种培育是一个创造遗传变异并选择和固定有利目标性状变异的过程^[3-5]。在烟草赤星病抗性改良过程中,由于赤星病抗性表现数量性状遗传特征,育种家常常面临着利用常规的表型选择效率较低的问题,而利用分子标记辅助选择是一种有效改良数量性状的方法。因此利用分子标记研究有利等位基因在不同育种群体中的频率变化规律,分析抗性基因的人工选择响应,对开展烟草品种赤星病抗性改良具有重要意义。

烤烟品种净叶黄是烟草生产上主要的赤星病抗源,其抗性遗传表现出数量性状遗传特点。王素琴等^[6]认为净叶黄的抗性受主基因控制,同时微效基因影响;郭永峰等^[7]对净叶黄和另一个抗源 Beinhart1000-1 的抗性特点进行了比较,结果表明 Beinhart1000-1 的抗病性主要表现为抗侵入,病斑数少,但病斑面积却显著大于净叶黄。净叶黄抗扩展的能力强,同时也较抗侵入。数量性状定位(QTL mapping)已经发展成为一种研究数量性状遗传的标准方法。从表型和基因型收集到用统计分析的方法研究所有与表型变异相关的等位基因遗传变异位点,均已经相对成熟。基于连锁分析的 QTL 定位分析法研究数量性状遗传规律已经在很多作物上广泛开展^[8-13]。与其他作物相比,第 1 张烟草 SSR 遗传图谱于 2007 年才公布^[14-15]。受可用标记数目影响,烟草 QTL 定位研究起步较晚。到目前为止,关于烟草赤星病抗性分子标记研究报道不多,蒋彩虹等^[16-17]以抗源净叶黄和感病品种 NC82 杂交,配置 F_1 、 F_2 以及 BC₁ 群体,进而利用 SSR 标记,对赤星病抗性遗传进行了分析,结果表明净叶黄品种抗性遗传受单基因加微效多基因控制,定位到一个与抗性基因紧密连锁的 SSR 分子标记,命名为 J9。Z. J. Tong 等^[18]以长脖黄与净叶黄配置杂交组合,进而构建 F_2 群体为遗传材料,利用 SSR 标记在大田条件

下对烟草赤星病抗性进行 QTL 分析,共定位到 3 个 QTL,抗性增效基因均来自抗源净叶黄,其中效应值最大的 QTL 位于 3 号连锁群上,可解释的遗传变异为 14.31%;另外 2 个 QTL 分别位于 2 号和 5 号连锁群上,可解释的遗传变异分别为 8.10% 和 8.73%。从结果不难看出,烟草赤星病抗性 QTL 表达受不同的遗传背景影响较大,存在明显的互作效应。除遗传背景因素以外,环境效应对 QTL 尤其是微效 QTL 的检测也存在很大干扰^[19-21]。

迄今利用分子标记技术已经定位了几个烟草赤星病抗性 QTL,但是基于 QTL 定位结果的目标性状分子改良进展缓慢。究其原因,所用分子标记是否在现实的育种群体中对人工选择有响应是决定辅助选择是否有效的关键因素,但是目前烟草上对主效 QTL 的选择响应研究还未见报道。本研究利用前期定位的一个赤星病抗性主效 QTL 所在区间两侧连锁标记,分析响应分子标记在不同选择强度、不同世代育种群体以及不同烟草种质中等位基因频率变化,研究该主效赤星病抗性 QTL 的人工选择响应,为今后开展烟草赤星病分子标记辅助改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及田间试验方法

本研究所用材料包括人工群体及自然群体两部分。人工群体以烟草赤星病优异抗源净叶黄为抗病亲本,以我国优质烤烟品种 NC82 为感病亲本并配制杂交种 F_1 , F_1 自交获得 F_2 群体,从 F_3 开始以赤星病抗性为目标,采用常规育种的系谱选择法,连续选择抗性单株,形成各世代选择群体。本研究人工群体材料包括 1512 份 F_2 单株,41 份 F_3 株系,50 份 F_4 株系,28 份 F_5 株系,11 份 F_6 株系。自然群体为 198 份由不同烟草种质组成的自然群体,其种质由中国农业科学院烟草研究所国家烟草种质资源中期库提供。

1512 份 F_2 单株及 2 个亲本 NC82 和净叶黄(JYH)2010 年种植于中国农业科学院烟草研究所青岛即墨实验农场;从 2011 年开始(F_3 世代)以赤星病抗性为育种目标进行抗性单株选择,入选的抗

性单株在下一代种为株系;2014 年在青岛即墨实验农场种植 198 份自然群体。所有单株材料每行种植 20 株,行株距 50 cm × 100 cm;198 份自然群体采用随机区组排列,3 次重复,每行 20 株,行株距 50 cm × 100 cm;入选的不同世代材料株系种植,每行 20 株,行株距 50 cm × 100 cm。田间管理同一般大田。

1.2 赤星病人工接种鉴定

1.2.1 菌液制备 在马铃薯琼脂培养基上接种烟草赤星病菌,28 ℃ 恒温条件下培养 2 周,此时菌丝体基本上长满了培养基。把培养皿从培养箱中取出,倒入无菌水浸泡约 5 min 后,将刮下的菌丝体,用蒸馏水配成孢子浓度约为 1×10^6 /mL 的悬浮液,作为接种液备用。

1.2.2 接种方法 烟苗移栽大田 60 d 后,选用十字划伤悬滴法接种。每株烟接种 2 片底部完整叶片,在叶子主脉两侧用接种针分别做 3 个十字划伤,在伤口处悬滴一滴菌液,接种后将接种叶片用打湿的透明塑料袋保温保湿,培养 7 d 后调查发病情况。

1.2.3 单株病情划分标准 人工群体以病级为指标,按中华人民共和国国家标准执行(GB/T 23224—2008)。

自然群体以病情指数为指标,计算公式如下:

$$\text{病情指数} = \frac{\sum(\text{病级} \times \text{该级病株数})}{\text{总株数} \times 9} \times 100$$

1.3 基因型鉴定

从同一种质不同单株上混合取嫩叶,参照文献[22]的方法利用植物基因组 DNA 提取试剂盒提取 DNA,用分光光度计检测所提取 DNA 浓度和纯度,统一稀释至相同浓度 50 ng/μL 后, -20 ℃ 保存备用。

PCR 体系总体积 25 μL,其中 10 × Taq Buffer 2 μL、MgCl₂ (25 mmol/μL) 2 μL、dNTP (2 mmol/L) 2 μL、Taq 酶(5 U/μL) 0.2 μL、30 ~ 50 ng/μL DNA 样品 2 μL、上下游引物(10 μmol/L) 各 1.5 μL、ddH₂O 13.8 μL。试验所用试剂购自 MBI。PCR 反应程序:(1)94 ℃ 变性 6 min;(2)94 ℃ 变性 40 S,60 ℃ 退火 1 min,72 ℃ 延伸 2 min,38 个循环;(3)72 ℃ 延伸 8 min,4 ℃ 保存。退火温度根据引物序列差异略作调整。PCR 反应结束后,在反应液中加入 3 μL Loading Buffer,取 4 μL PCR 产物在 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶上恒电压 1000 V 电泳约 1 h。采用 NaOH 银染法对电泳后的凝胶进行染色显影。

在人工群体中,将与 NC82 一致的条带计为“A”,与净叶黄一致的条带计为“B”,具有 NC82 和净叶黄 2 种带型的计为“H”;在自然群体中,SSR 标

记 J9 位点总共可扩增出 3 种带型,分别为与 NC82 一致、与净叶黄一致,以及不同于 NC82 和净叶黄的带型,在本研究中分别计为“J9-1”、“J9-2”和“J9-3”。

1.4 人工选择

对种植的 1512 份 F₂ 群体,以赤星病病级为指标,分别按 5%、10% 和 20% 的强度进行正向和负向选择,构建极端选择群体。

从 F₃ 开始以赤星病抗性为目标,按系谱法进行抗性材料选择。具体步骤为:从株系中选择抗病单株,入选的抗性单株在下一代继续种为株系,再进行抗性单株选择,按此法循环进行。

1.5 数据分析

采用 SAS 软件进行两尾 Z 检验^[23],检测极端选择群体中与主效抗病 QTL 紧密连锁的两个标记的等位基因频率与原始随机群体频率的偏分离情况。Z 检测差异达到显著的被认为该标记关联的主效 QTL 对选择有响应。亲本间病级显著性检测以及自然群体中基于 J9 标记的不同基因型病情指数显著性检测利用 SAS 软件中的 PROC TTEST 进行^[23]。

2 结果与分析

2.1 不同选择强度下 F₂ 极端选择群体的表型变异

双亲净叶黄和 NC82 的赤星病抗性表现显著性差异(T 检测, $P < 0.001$),净叶黄的病级平均值为 2.650,平均比 NC82 低 5.07(表 1)。1512 份随机群体的平均病级为 6.140,抗病性偏向感病亲本。以病级为指标,对 F₂ 群体进行不同强度(5%、10% 和 20%)的选择,由各群体平均病级比较可知,不同强度的正向选择群体的抗病性显著高于 F₂ 原始群体,负向选择则相反,选择群体的抗病性显著低于 F₂ 原始群体。

2.2 双向极端选择群体中与赤星病主效抗性连锁的分子标记等位基因频率分析

根据蒋彩虹等^[16-17]研究结果,对主效 QTL 所在区间两侧标记 J4 和 J9 进行了等位基因频率分析。如表 2 所示,虽然在 2 个标记位点上抗病有利等位基因型(B)与选择方向相一致,但是 2 个标记有不同的选择响应。标记 J4 与主效 QTL 遗传距离较远,导致连锁标记与 QTL 之间可能发生了重组,因此无论是在正向选择的 3 个水平还是负向选择的 3 个水平等位基因均未出现显著性偏离;标记 J9 在 3 个正向选择的群体中都出现了显著性偏离,说明正向选择条件下,该标记与抗病性紧密连锁。

表 1 净叶黄/NC82 F₂群体中不同选择强度入选单株赤星病抗性表现

Table 1 Performance of resistance to brown spot in the extreme population under different selection intensities from JYH/NC82 F₂ population

群体类型	群体大小	平均病级	标准差
Population type	Population size	Average value	Standard deviation
净叶黄 JYH	20	2.650***	1.230
NC82	20	7.720	1.160
F ₁	43	6.000	1.284
F ₂ 原始群体	1512	6.140	1.880
P20%	302	3.460	1.210
P10%	151	2.640	0.790
P5%	75	2.280	1.010
N20%	302	8.480	0.880
N10%	151	9.000	0.000
N5%	75	9.000	0.000

P 和 N 分别表示正向选择和负向选择;*** 代表 T 检测在 0.001 水平差异显著

P and N represent positive selection and negative selection, respectively, *** indicates significance at 0.001 level

表 2 烟草赤星病主效抗病 QTL 所在区间两侧标记 (J9 和 J4) 在极端选择群体中的频率偏离

Table 2 The allelic deviations of the two flanking markers flanking with the major QTL for brown spot resistance in the extremely selected populations under different selection intensities in F₂ population

标记 Marker	选择强度 Selection intensities	正向选择 Positive selection				负向选择 Negative selection			
		A 基因型	B 基因型	Z 检测	P 值	A 基因型	B 基因型	Z 检测	P 值
		个数	个数	Z test	P value	个数	个数	Z test	P value
		A Genotype	B Genotype			A Genotype	B Genotype		
J9	5%	12	24	-2.580	0.010	31	19	1.110	0.267
	10%	23	44	-3.260	0.001	52	31	1.520	0.128
	20%	63	78	-2.070	0.038	93	63	1.270	0.203
	原始群体	414	351	NA ³⁾	NA	414	351	NA	NA
J4	5%	18	23	-1.260	0.209	22	19	-0.030	0.976
	10%	33	42	-1.650	0.100	39	34	-0.080	0.938
	20%	81	75	-0.450	0.653	80	72	-0.290	0.775
	原始群体	408	349	NA	NA	408	349	NA	NA

A:NC82 基因型;B:净叶黄基因型;NA:无法估算

A:NC82 genotype,B:JYH genotype,NA:Not available

2.4 标记 J9 位点在自然群体中的等位基因频率分布

在 198 份自然群体中 J9 位点总共可以扩增出 3 种等位基因型。其中,131 份种质扩增出 NC82 带型 (J9-1);50 份种质扩增出净叶黄带型 (J9-2);17 份种质扩增出不同于 NC82 和净叶黄的带型 (J9-3)。

不同的选择方向条件下标记的响应也不相同,如表 2 所示,虽然 J9 在 5%、10% 和 20% 的 3 种正向选择条件下偏分离均检测到了显著差异,但是在负向选择的 3 个水平中,偏分离检测不显著,表明标记 J9 对不同方向的选择响应不同。

标记 J9 对不同选择强度的响应不同。如表 2 结果所示,在正向选择 5%、10% 和 20% 3 种强度条件下,Z 检测值分别为 -2.580、-3.260 和 -2.070,因此,在 F₂ 群体中,标记 J9 最佳的选择强度为正向选择 10%。

2.3 标记 J9 在不同选择世代中的等位基因频率检测

分析了不同世代选择群体中的 J9 等位基因频率。如表 3 所示,在 F₃ 世代总共选择 41 株抗性单株,NC82 (A) 与净叶黄 (B) 的比例为 8:8;在 F₄ 世代总共选择 50 株抗性单株,A 基因型与 B 基因型的比例为 9:20;在 F₅ 世代总共选择 28 株抗性单株,A 基因型与 B 基因型的比例为 5:21;在 F₆ 世代总共选择 11 株抗性单株,A 基因型与 B 基因型的比例为 1:9。研究结果表明,J9 位点的 B 基因型随着选择世代的提高而提高,表现出强烈的选择响应。

如图 1 所示,比较了不同等位基因型的赤星病抗性 (病情指数),J9-1 基因型组平均病情指数 72.92,J9-2 基因型组平均病情指数 64.18,2 种基因型间病情指数差异极显著 (T = 3.38, P = 0.00089)。结果表明 J9 位点与烟草赤星病抗性紧密关联。

表 3 标记 J9 在不同世代选择群体中的等位基因频率变化
Table 3 The distribution of the SSR marker J9 in selection population in different generations

群体类型	群体大小	A 基因型	B 基因型	H 基因型
Population type	Population size	A genotype	B genotype	H genotype
F ₃	41	8	8	23
F ₄	50	9	20	7
F ₅	28	5	21	2
F ₆	11	1	9	1

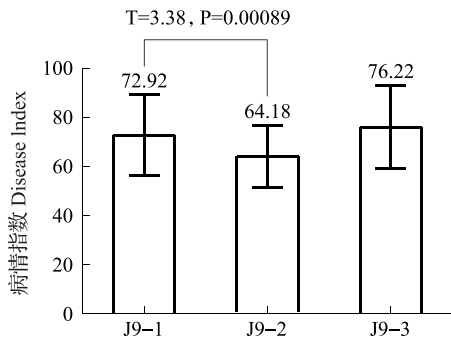


图 1 基于 J9 标记不同等位基因型分组的自然群体材料间赤星病抗性表现
Fig. 1 The performance of resistance to brown spot of different genotypes at J9 locus in 198 tobacco cultivars

3 讨论

烟草赤星病是烟草主要病害之一,在世界各地均有发生。品种净叶黄作为烟草赤星病的主要抗源,对赤星病表现为高抗。因此,利用分子标记技术发掘该抗源的抗性主效位点对开展烟草赤星病抗性改良具有重要意义。迄今为止,利用分子标记总共定位到 2 个主效 QTL。本实验室利用净叶黄与 NC82 组合的分离群体定位到一个主效 QTL,位于 23 号连锁群,抗性增效基因来源于抗源净叶黄^[16-17]。Z. J. Tong 等^[18]利用相同的抗源净叶黄与感病材料长脖黄组合的 F₂,在 3 号连锁群上定位到一个主效 QTL,抗性增效基因也来源于净叶黄。对比结果不难看出,虽然 2 个报道都采用了相同的抗源净叶黄,但是定位到的 2 个主效 QTL 在相互的群体中均未被定位到。在不同作物中,基于分子标记的数量性状遗传分析在很多作物上已经广泛开展,数以万计的 QTL 已经被定位,但是真正能用于育种选择的 QTL 却很少,其中的一个主要原因是在定位过程中表型的鉴定容易受环境和遗传背景的影响,导致表型与位点发生偏离,因此对定位结果的进一步验证是发掘可用主效 QTL 的一个重要环节^[24-25]。

本研究在前面定位的基础上,以 1512 株 F₂ 群体为材料,利用“遗传搭车”理论研究该主效 QTL 的等位基因偏分离情况,其主要有 2 个目的:第一,对定位到的赤星病主效 QTL 进行验证;第二,研究该主效 QTL 的人工响应。其研究结果可为烟草分子标记辅助改良奠定一些理论基础。

根据本研究结果,标记 J9 在正向选择的 3 个强度选择群体中等位基因均发生了显著偏离,说明 J9 与赤星病抗性有显著关联。但是在负向选择的 3 个水平中,偏分离检测不显著,分析其原因可能为赤星病抗性受多基因控制,同时存在大量的基因与基因以及基因与环境的互作。该抗性主效 QTL 除了加性效应外,同时与其他基因之间的互作也在抗病性上起到了重要作用,这可能是正向选择是有效的,而负向选择会检测不到显著性的重要原因之一。另外,在本研究中进一步分析了育种选择群体(F₃、F₄、F₅和 F₆)和 196 份自然群体中的 J9 标记等位基因频率分布,也验证了该主效 QTL。因此,在净叶黄 23 号连锁群标记 J9 附近存在一个影响赤星病抗性的主效 QTL。同时,烟草上培育的多个赤星病高抗品种如中烟 86、单育二号等也携带着该等位基因。由此可见,该抗性位点已经被广泛利用于烟草赤星病抗性改良中。标记 J4 无论在正向选择还是负向选择群体中均未响应,说明该标记与主效 QTL 遗传距离较远,导致连锁标记与 QTL 之间可能发生了重组,影响了该标记的响应,该标记不适合应用于分子标记辅助选择中。

作物新品种培育是一个优中选优的定向选择过程,其成功的关键在于如何提高定向选择的效率,其中利用分子标记辅助选择是一种有效改良数量性状的方法^[26-27]。本研究结果给烟草赤星病抗性定向选择和分子标记辅助育种带来几点启示:第一,在人工选择过程中并非选择强度越高(如 5%)越好,而是需要针对不同的位点采用不同的选择强度;第二,数量性状位点表达受环境和遗传背景影响很大,在利用分子标记辅助改良赤星病抗性时需要充分考虑不同环境、不同群体结构等因素对选择效率的影响;第三,标记 J9 附近的赤星病主效位点在烟草赤星病抗性中起主要作用,基于 J9 分子标记辅助选择的回交育种是一种高效的烟草赤星病定向改良的措施。

4 结论

利用 1512 株 F₂ 随机群体研究了赤星病主效 QTL 在不同选择强度下的选择响应,与主效 QTL 紧密连锁的分子标记 J9 在强度 10% 正向选择条件下

等位基因偏分离最显著;在不同人工选择世代中标记 J9 等位基因表现出显著的偏分离;分析了标记 J9 在 198 份自然群体中的等位基因分布情况,在 198 份种质中有 50 份携带赤星病抗源净叶黄基因型,说明该抗性位点已经被广泛应用于烟草赤星病抗性改良中。本研究结果为进一步开展烟草赤星病抗性分子标记辅助改良提供了一定理论基础。

参考文献

- [1] Main C E. The tobacco brown spot lesion, a model to study halo formation[J]. J Phytopathol, 1969, 59: 1040-1045
- [2] Yakimova E T, Yordanova Z P, Slavov S, et al. *Alternaria alternata* AT toxin induces programmed cell death in tobacco[J]. J Phytopathol, 2009, 157(10): 592-601
- [3] 王韵, 程立锐, 郑天清, 等. 影响水稻株高和剑叶宽主效 QTL 对人工选择的响应[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(4): 363-370
- [4] Steele K A, Edwards G, Zhu J, et al. Marker evaluated selection in rice; Shifts in allele frequency among bulks selected in contrasting agricultural environments identify genomic regions of importance to rice adaptation and breeding[J]. Theor Appl Genet, 2004, 109(6): 1247-1260
- [5] Lou Z W, Tao S H, Zeng Z B. Inferring linkage disequilibrium between a polymorphic marker locus and a trait locus in natural population[J]. Genetics, 2000, 156(1): 457-467
- [6] 王素琴, 李杨立, 刘凤兰, 等. 净叶黄抗赤星病的遗传规律的测定[J]. 烟草科技, 1995(1): 30-32
- [7] 郭永峰, 朱贤朝, 石金开, 等. 烟草对赤星病田间抗性的遗传研究[J]. 中国烟草科学, 1998(3): 1-6
- [8] Lander E S, Botstein D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps[J]. Genetics, 1989, 121(1): 185-199
- [9] Lu Y M, Lan C X, Liang S S, et al. QTL mapping for adult-plant resistance to stripe rust in Italian common wheat cultivars *Libellula* and *Strampelli* [J]. Theor Appl Genet, 2009, 119(8): 1349-1359
- [10] Messmer R, Fracheboud Y, Baenziger M, et al. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits[J]. Theor Appl Genet, 2009, 119(5): 913-930
- [11] Tang J H, Yan J B, Ma X Q, et al. Dissection of the genetic basis of heterosis in an elite maize hybrid by QTL mapping in an immortalized F₂ population[J]. Theor Appl Genet, 2010, 120(2): 333-340
- [12] Zhang Z H, Liu Z H, Hu Y M, et al. QTL analysis of kernel-related traits in maize using an immortalized F₂ population[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e89645
- [13] Cheng L R, Yang A G, Jiang C H, et al. Quantitative trait loci mapping for plant height in tobacco using linkage and association mapping methods[J]. Crop Sci, 2015, 55(2): 641-647
- [14] Bindler G, van der Hoeven R, Gunduz I, et al. A microsatellite marker based linkage map of tobacco[J]. Theor Appl Genet, 2007, 114(2): 341-349
- [15] Bindler G, Plieske J, Bakaheer N, et al. A high density genetic map of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) obtained from large scale microsatellite marker development[J]. Theor Appl Genet, 2011, 123(2): 219-230
- [16] 蒋彩虹, 罗成刚, 任民, 等. 一个与净叶黄抗赤星病基因紧密连锁的 SSR 标记[J]. 中国烟草科学, 2012, 33(1): 19-22
- [17] 蒋彩虹, 王元英, 任民, 等. 一个抗赤星病基因的 SSR 标记连锁群[J]. 分子植物育种, 2013, 11(4): 566-569
- [18] Tong Z J, Jiao T L, Wang F Q, et al. Mapping of quantitative trait loci conferring resistance to brown spot in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. Plant Breeding, 2012, 131(2): 335-339
- [19] Mei H W, Xu J L, Li Z K, et al. QTLs influencing panicle size detected in two reciprocal introgressive line (IL) populations in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112(4): 648-656
- [20] Chevin L M, Hospital F. Selective sweep at a quantitative trait locus in the presence of background genetic variation[J]. Genetics, 2008, 180(3): 1645-1660
- [21] Cheng L R, Wang Y, Meng L J, et al. Identification of salt-tolerant QTLs with strong genetic background effect using two sets of reciprocal introgression lines in rice[J]. Genome, 2012, 55(1): 45-55
- [22] 梁景霞, 祁建民, 吴为人, 等. 烟草 DNA 的提取与 SRAP 反应体系的建立[J]. 中国烟草学报, 2005, 11(4): 33-38
- [23] SAS Institute. SAS/STAT User's Guide[M]. Cary NC, USA: SAS Institute, 1996
- [24] Cheng L R, Wang Y, Zhang C B, et al. Genetic analysis and QTL detection of reproductive period and post-flowering photoperiod responses in soybean[J]. Theor Appl Genet, 2011, 123(3): 421-429
- [25] Ashikari M, Matsuoka M. Identification, isolation and pyramiding of quantitative trait loci for rice breeding[J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(7): 344-350
- [26] Stuber C W, Moll R H, Goodman M M, et al. Allozyme frequency changes associated with selection for increased grain yield in maize (*Zea mays* L.) [J]. Genetics, 1980, 95(1): 225-236
- [27] Xu Y B, Crouch J H. Marker assisted selection in plant breeding: From publications to practice [J]. Crop Sci, 2008, 48(2): 391-407

欢迎订阅 2017 年《山西农业科学》

《山西农业科学》是山西省农业科学院主办的大农业学术性期刊(中国科技核心期刊),主要栏目有宏观农业、生物技术、遗传育种、耕作栽培、生理生化、资源与环境、植物保护、畜牧兽医、水产渔业、贮藏与加工、信息技术、文献综述等。主要读者对象为农业研究机构科研人员、农业院校师生、涉农部门农业技术推广工作者。

月刊,每期定价 8.00 元,全年 96.00 元。国内统一刊号 CN14-1113/S,邮发代号 22-24。

地址:太原市长风街 2 号

邮编:030006

电话:0351-7089783

E-mail: sxnykx@126.com