

烟草叶宽性状主效 QTL 定位及育种评价

赵会纳¹, 雷波¹, 程立锐², 余婧¹, 蒋彩虹², 刘旦², 杨爱国², 王兵¹, 余世洲^{1*}

(1.贵州省烟草科学研究院,烟草行业分子遗传重点实验室,贵阳 550081;2.中国农业科学院烟草研究所,烟草行业烟草基因资源利用重点实验室,青岛 266101)

摘要:为研究烟草叶宽性状调控的遗传规律,定位其主效 QTL 位点,利用烟草 SNP 芯片对构建的重组自交系(Recombinant Inbred Lines, RILs)群体(小黄金 1025×Beinhart1000-1)进行基因分型,并使用 IciMapping 4.2 软件的 ICIM-ADD 方法在全基因组范围内定位到 6 个与叶宽性状相关的 QTL,分别位于 2、4、9、13、17 和 20 号连锁群上,可以解释 2.9%~36.8% 的表型遗传变异;其中 *qMLW20-1* 可解释 36.8% 的表型变异,为主效基因。以 K326 为轮回亲本、Samsun 为主效基因 *qMLW20-1* 供体亲本构建染色体片段代换系评估烟草叶宽主效 QTL 的遗传效应,结果表明,导入 *qMLW20-1* 主效基因能显著提高烟叶叶宽,其中 G3 材料显著提高了烟叶钾含量,感官质量等其他重要性状与对照无显著性差异,未携带不良性状基因,具有较好的育种利用价值。研究结果为克隆叶宽性状主效基因和进行分子改良奠定了基础。

关键词: 叶宽;重组自交系;染色体片段代换系;QTL;育种评价

中图分类号: S572.03

文献标识码: A

文章编号: 1007-5119(2023)01-0001-07

Identification of Major-effect QTLs Associated with Leaf Width of Tobacco and Breeding Evaluation

ZHAO Huina¹, LEI Bo¹, CHENG Lirui², YU Jing¹, JIANG Caihong², LIU Dan¹,

YANG Aiguo², WANG Bing¹, YU Shizhou^{1*}

(1. Guizhou Academy of Tobacco Science, Molecular Genetics Key Laboratory of China Tobacco, Guiyang 550081, China;

2. Tobacco Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Tobacco Gene Resources, Qingdao 266101, China)

Abstract: In order to study the genetic regulation of leaf width traits in tobacco, to locate the dominant QTL loci and promote the breeding of tobacco varieties, the recombinant inbred lines (RILs) population (Xiaohuangjin 1025×Beinhart1000-1) was genotyped using a tobacco SNP chip. The ICIM-ADD method of IciMapping 4.2 software was used to identify six QTLs related to leaf width traits in the whole genome, which were located in groups 2, 4, 9, 13, 17 and 20, respectively and could explain 2.9% to 36.8% of the phenotypic genetic variation. *qMLW20-1* accounted for 36.8% of the phenotypic variation and was the major-effect QTL. A chromosome fragment substitution line which using K326 as the transmutation parent and Samsun as the dominant gene *qMLW20-1* donor parent was constructed to evaluate the genetic effect of the dominant gene QTL for leaf width in tobacco. The results showed that the introduction of *qMLW20-1* as the dominant gene could significantly increase leaf width, and G3 significantly increased the potassium content in tobacco leaves. The sensory quality and other important characters had no significant difference from the control, and no bad character genes were carried. The line has good breeding utilization value. The results laid a foundation for cloning and molecular improvement of the major gene of leaf width trait.

Keywords: leaf width; recombinant inbred lines; chromosome segment substitution lines; QTL; breeding evaluation

烟草是以收获叶片为目的的经济作物,在国民经济中占有重要地位。培育优质高产的新品种是现代育种的重要目标^[1-3]。烟草的产量和品质与株高、叶片数、叶形、叶长和叶宽等诸多农艺性状相关,受多基因控制及环境的影响,遗传机制较为复杂^[4-5],其中叶宽是重要农艺性状之一,直接影响烟叶的产

量和品质^[6]。

遗传分析表明,烟草叶宽受 2~3 个主效基因+多基因控制^[4],主效基因遗传率约为 60.61%~90.17%^[5],且各基因间主要以加性效应为主。童治军等^[7]利用 QTL 定位的方法在 207 个株系组成的烤烟 DH 群体中定位到了 12 个与叶宽相关的 QTL,分别分布在

基金项目:中国烟草总公司重大专项项目[110202001027(JY-10)];中国烟草总公司重大科技项目[110202101032(JY-09)];中国烟草总公司贵州省公司项目(2021XM05)

作者简介:赵会纳(1983-),女,副研究员,从事烟草栽培和育种研究。E-mail: zhaohn1983@163.com。*通信作者, E-mail: yusz@nwafu.edu.cn

收稿日期: 2022-09-07

修回日期: 2022-11-13

第4、5、7、14、17、22、24号连锁群,同时在262个F6株系的重组自交系群体(RILs)中定位到了4个与叶宽相关的QTL,分布在第4、17、22、24号连锁群^[8]。李茜^[9]用红花大金元和SWU109构建了F2群体,定位获得4个与叶宽相关的QTL,分布在第1、17、23号连锁群。这些研究为解决当前烟叶开片不充分问题,提供了分子辅助选择标记,确定了主效基因所在区间范围,但存在获得的主效基因区间范围较大(>3.5 cM),遗传率相对较低(<20.30%)等问题,限制了叶宽性状相关基因的挖掘及在育种中的进一步利用。

相比F2、BC群体等双亲遗传群体,重组自交系(Recombinant Inbred Lines, RILs)和染色体片段代换系(Chromosome Segment Substitution Lines, CSSLs)因其群体基因型纯合,是进行基因定位的理想群体材料。特别是CSSLs群体,因仅将受体亲本染色体的部分片段替换成为供体亲本的染色体片段,遗传背景明确,QTL定位、遗传效应分析和功能基因定位结果相对准确,已在水稻、玉米、小麦等作物重要性状基因定位研究上广泛应用^[10-13]。

本研究以小黄金1025为母本(窄叶材料),Beinhar1000-1为父本(宽叶材料),构建了基于双亲杂交的重组自交系(F10),对烟草叶宽性状进行全基因组QTL定位,发掘控制烟草叶宽的主效位点。同时选择普通烟草栽培品种K326为轮回亲本,香料烟Samsun为供体亲本,构建染色体片段代换系(BC4F3),评价主效QTL的遗传效应和育种价值,为进一步定位和克隆相关基因,开展烟草重要农艺性状分子改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

以窄叶烟草品种小黄金1025为母本(P1),宽叶烟草品种Beinhar1000-1为父本(P2),杂交获得F1,进而利用单粒传法繁育9代,获得重组自交系群体(F10代)209份,用于QTL定位分析试验。以普通烟草栽培品种K326(G1,窄叶亲本)为轮回亲本,以香料烟Samsun(宽叶亲本)为供体亲本,配置杂交组合,进而连续回交和自交,获得BC4F3群体。在QTL定位分析试验结果上,筛选携带和不携带叶宽主效位点QTL的染色体片段代换系材

料11份(G2~G12),用于遗传效应评价试验,其中G3、G6、G7、G8和G11为携带叶宽主效位点QTL的导入系材料,G2、G4、G5、G9、G10和G12为不携带主效位点QTL的导入系材料,上述材料及对应的基因分型数据均由中国农业科学院烟草研究所提供。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计 QTL定位分析试验:2020年在中国农业科学院烟草研究所诸城试验基地种植209份重组自交系及亲本材料进行叶宽表型分析和QTL定位分析,每个材料设2个重复,每个重复种植10株,株距50 cm,行距120 cm,中心花开放50%打顶,留叶19片,于成熟期测量第10叶位叶宽,其他栽培管理按当地优质烟生产技术措施进行。

遗传效应评价试验:2021年在贵州省烟草科学研究院平坝基地开展叶宽主效位点 $qMLW20-1$ 的遗传效应评价试验,参试材料为染色体片段代换系材料11份(G2~G12)及K326(G1,对照),试验采用完全随机区组设计,每个材料种植4行,每行20株,3次重复,50%中心花开放打顶,留叶19片,测量各叶位叶宽,调查自然条件下花叶病毒病、白粉病、气候性斑点病发病率。正常成熟采收和烘烤,取各材料中部(C3F)和上部(B2F)烟叶进行主要化学成分和物理特性测定及感官质量评价。其他栽培管理按当地优质烟生产技术措施进行。

1.2.2 项目调查与测定 (1)叶宽测定。各材料每重复选择生长相对一致的5株烟株,于各叶位烟叶成熟期,测量叶宽数据,取所测株烟平均值,测量方法参照YC/T 142—2010进行。

(2)病害调查。在大田自然发病情况下,调查遗传效应评价试验各材料花叶病毒病、白粉病、气候性斑点病发病率,发病率(%)=发病株数/调查总株数×100%,取3个重复平均值,调查方法参照GB/T 23222—2008进行。

(3)主要化学成分及物理特性测定。烟碱、糖、总氮、钾、氯含量分别依据YC/T 160—2002、YC/T 159—2019、YC/T 161—2002、YC/T 217—2007和YC/T 162—2011测定。单叶质量、含梗率、叶面密度依据YC/T 142—2010测定。

(4)感官质量评价。感官质量评价以YC/T 138—1998为基础进行评价。评价指标包括香气质(10

分)、香气量(10分)、吃味(12分)、杂气(10分)、刺激性(10分)。

1.2.3 QTL 定位 以小黄金 1025、Beinhart1000-1 及 209 个重组自交系群体为材料,利用 430 K SNP 芯片鉴定基因型,进而构建的烟草高密度单核苷酸多态性(SNP)遗传图谱^[14],利用 QTL IciMapping4.2 软件的 ICIM-ADD 作图方法对烟草叶宽性状进行 QTL 定位和遗传分析^[15],利用费希尔精确检验(Fisher's exact test)方法和生物信息学分析方法对定位获得的主效基因进行染色体片段代换系遗传效应分析和育种价值评价。

1.2.4 目标位点导入情况鉴定 根据初定位结果,确定与主效 QTL 紧密连锁的 SNP 标记,通过 Blastn 软件将 SNP 分子标记比对至红花大金元参考基因组序列(烟草行业内网 IP: http://10.6.0.76),获得 SNP 上下游 300 bp 左右序列,进而利用 PCR 在不同双亲(K326 和 Samsun)及不同 BC4F3 导入系中扩增目标片段,利用一代 sanger 测序方法鉴定不同材料的基因型,确定目标 QTL 的导入情况。

1.2.5 遗传效应分析 利用 SPSS 16.0 软件对病害发病率进行单因素方差分析和多重比较,其中多重比较采用 Duncan 法,并采用 SPSS 16.0 软件对主要化学成分、物理性状和感官质量得分进行独立样本 t 检验。采用 Excel 进行重组自交系及双亲叶宽分布柱形图及各叶位叶宽折线图绘制;采用 GraphPad Prism 7.00 软件进行控制叶宽主效位点所在染色体位置的 LOD 图绘制。

2 结果

2.1 重组自交系群体及双亲叶宽性状分析

各重组自交系和亲本叶宽范围及对应的材料数量如图 1 所示,亲本 Beinhart1000-1 的叶宽为 30.0~32.0 cm,小黄金 1025 为 22.0~24.0 cm,两者在叶宽性状上存在明显差异。同时重组自交系不同株系

材料叶宽变幅为 20.4~40.0 cm,平均为 29.0 cm,呈现出连续性变异,部分自交系材料表现出超亲优势,且有近 50 份超出宽叶亲本 Beinhart1000-1,表明烟草叶宽性状虽为典型数量性状,但通过遗传改良具有提高的潜力。

2.2 叶宽性状 QTL 定位

如表 1 和图 2 所示,对叶宽性状进行全基因组 QTL 定位,共检测到 6 个 QTL,分别位于 2、4、9、13、17 和 20 号连锁群上,命名为 *qMLW2-1*、*qMLW4-1*、*qMLW9-1*、*qMLW13-1*、*qMLW17-1* 和 *qMLW20-1*。位于 20 号连锁群上的 *qMLW20-1*,处于标记 bin20~186 和 bin20~187 之间,可解释总表型变异的 36.8%,为主效 QTL,来源于亲本 Beinhart1000-1;17 号连锁群上的 *qMLW17-1*,处于标记 bin17~53 和 bin17~54 之间,可解释总表型变异的 13.6%,同样来源于亲本 Beinhart1000-1。此外,在 2、4、9 和 13 号连锁群上还定位到 4 个微效 QTL,可解释总表型变异的 2.9%~4.5%。除 *qMLW13-1* 外,其他 3 个微效 QTL 都来自于亲本 Beinhart1000-1。筛选携带和不携带叶宽主效位点 *qMLW20-1* 的 11 份染色体片段代换系材料(G2~G12)进行后续遗传效应评价试验。

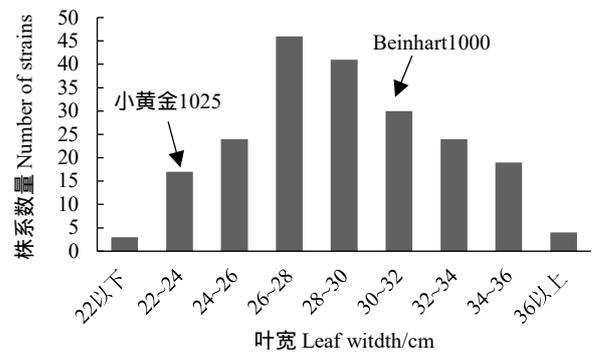


图 1 重组自交系及双亲叶宽分布图

Fig. 1 Leaf width distribution of recombinant inbred lines and parents

表 1 烟草叶宽性状 QTL 定位结果

Table 1 QTL mapping results of leaf width traits in tobacco

名称	连锁群	遗传位置	左标记	右标记	LOD 值	贡献率	加性效应
Name	Linkage groups	Location/cm	Left marker	Right marker	LOD value	PVE/%	Additive effect
<i>qMLW2-1</i>	2	51	bin2~70	bin2~71	3.9	2.9	-0.7
<i>qMLW4-1</i>	4	61	bin4~69	bin4~70	5.7	4.3	-0.8
<i>qMLW9-1</i>	9	78	bin9~78	bin9~79	3.9	3.0	-0.7
<i>qMLW13-1</i>	13	186	bin13~208	bin13~209	6.0	4.5	0.8
<i>qMLW17-1</i>	17	48	bin17~53	bin17~54	16.1	13.6	1.4
<i>qMLW20-1</i>	20	184	bin20~186	bin20~187	34.9	36.8	2.4

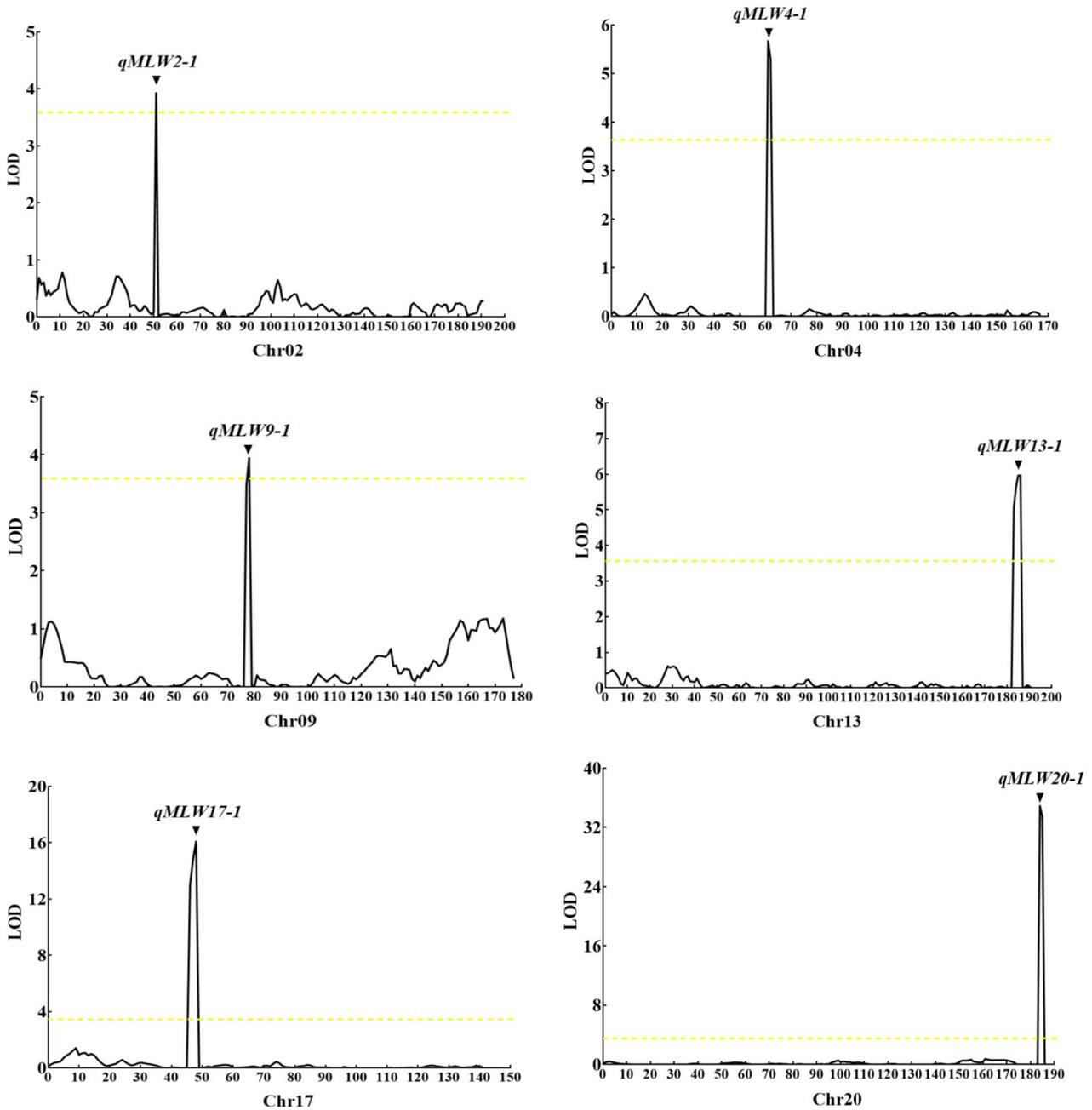


图 2 控制叶宽主效位点所在染色体位置及 LOD 图

Fig. 2 LOD value and position of QTL associated with leaf width of tobacco

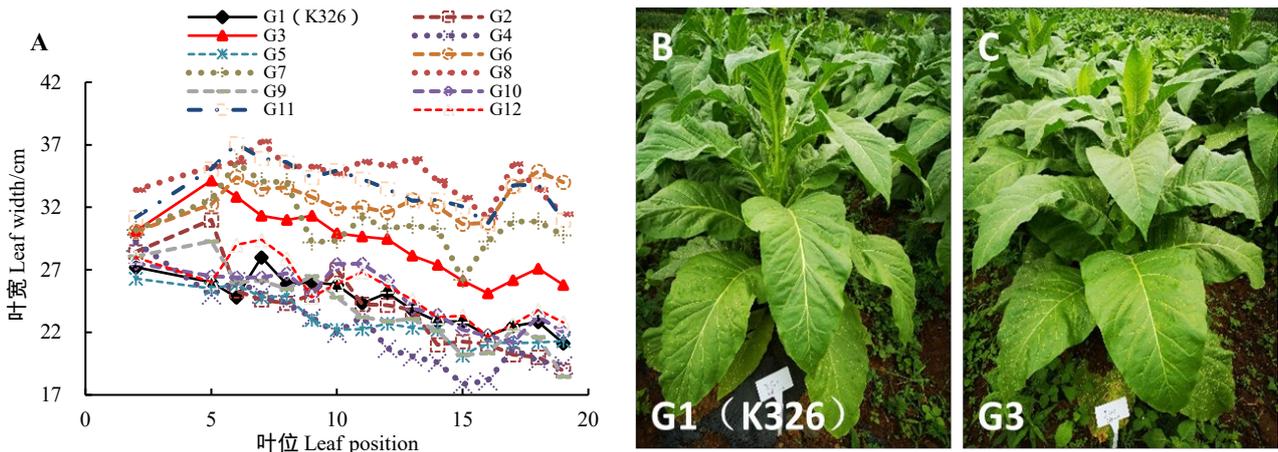
2.3 叶宽主效位点 *qMLW20-1* 遗传效应分析

2.3.1 叶宽主效位点 *qMLW20-1* 对叶宽性状的影响

染色体片段代换系各叶位叶宽如图 3 所示, 携带主效位点 *qMLW20-1* 的 G3、G6、G7、G8 和 G11 等 5 份材料各叶位叶宽均明显大于对照 G1, 而未携带主效位点 *qMLW20-1* 的 G2、G4、G5、G9、G10 和 G12 等 6 份材料的叶宽较 G1 窄或相当。表明导入叶宽主效基因 *qMLW20-1* 显著提高了烟叶叶宽。

2.3.2 叶宽主效位点 *qMLW20-1* 对主要病害的影响

各染色体片段代换系田间自然发病率见表 3, 携带叶宽主效位点 *qMLW20-1* 的 5 份材料中的 G3 和 G8 花叶病、白粉病和气候斑发病率与对照 G1(K326) 差异不显著, 但 G6、G7 和 G11 的白粉病发病率显著的高于 G1; 未携带叶宽主效位点 *qMLW20-1* 的 6 份材料中 G4、G5 和 G12 白粉病发病较轻, 发病率显著低于 G1, G10 气候斑点病发病率显著高于 G1。



注：A，试验材料各叶位叶宽性状比较；B，对照 K326 单株表型；C，G3 单株表型。
 Note: A, leaf width analysis of each leaf position in test materials; B, filed phenotype of K326(CK); C, filed phenotype of G3.

图 3 试验材料的叶宽表型
 Fig. 3 Leaf width traits of test materials

表 3 各株系病害发病率调查

Table 3 The disease investigation of CSSLs and K326

株系	花叶病毒病	白粉病	气候性斑点病
Lines	Virus disease	Powdery mildew	Weather fleck
G1 (K326)	2.08±3.61a	51.04±10.05cd	21.35±7.71b
G2	8.33±11.83a	46.88±43.41cd	19.79±17.14b
G3	9.27±5.18a	68.75±30.14bc	30.73±8.61ab
G4	3.65±0.90a	14.06±6.81e	16.15±3.25b
G5	8.85±5.92a	26.56±1.56e	28.65±4.77ab
G6	9.38±7.16a	100.00±2.39a	100.00±18.31ab
G7	4.17±4.77a	100.00±6.81ab	100.00±4.13ab
G8	6.77±4.77a	69.79±30.67bc	30.73±7.71ab
G9	3.13±3.13a	40.10±24.92cde	23.44±2.71b
G10	8.23±4.93a	65.10±2.39cd	45.83±13.29a
G11	2.60±3.25a	100.00±5.49ab	18.23±3.25b
G12	7.81±12.2a	15.63±16.24e	20.83±17.77b

注：同一列小写字母表示存在 0.05 水平的显著差异，下同。
 Note: The same column of lowercase letters indicates a significant difference at the 0.05 level. The same as below.

2.3.3 叶宽主效位点 *qMLW20-1* 对烟叶主要化学成分的影响 由于大部分染色体片段代换系材料烤后烟叶质量较差，综合叶宽性状、田间自然发病率，G3 表现相对最好，本研究仅对 G3 的品质指标进行了分析。G3 主要化学成分见表 4，携带叶宽主

效位点 *qMLW20-1* 的染色体片段代换系材料 G3 的中部叶糖含量显著低于对照 G1 (K326)，钾含量显著高于 G1，烟碱和总氮含量与 G1 无显著差异。G3 的上部叶烟碱含量显著低于 G1，其余指标与 G1 差异均不显著。

表 4 G3 株系主要化学成分

Table 4 The main chemical composition of G3

部位	株系	烟碱	总糖	还原糖	总氮	钾
Position	Line	Alkaloid	Total sugar	Reducing sugar	Total nitrogen	K
中部叶	K326	2.47±0.55a	32.22±1.08a	26.22±1.30a	2.04±0.14a	1.45±0.09b
	G3	2.30±0.14a	28.45±2.52b	23.01±2.45b	2.17±0.21a	1.76±0.05a
上部叶	K326	4.20±0.16a	20.55±2.14a	16.65±1.95a	2.54±2.01a	1.32±0.25a
	G3	3.57±0.12b	19.27±1.98a	15.72±2.03a	2.52±1.86a	1.53±0.27a

2.3.4 叶宽主效位点 *qMLW20-1* 对烟叶主要物理特性的影响 从表 5 可以看出，G3 中部叶和上部叶的单叶质量、含梗率、叶面密度与对照 G1 (K326) 均无显著差异。

影响 G3 株系感官质量评价结果见表 6，G3 中部叶香气量和刺激性略好于 G1，吃味稍低于 G1，其余指标与 G1 相当，但均无显著性差异；上部叶的吃味、杂气和总分略低于 G1，但无显著性差异。导入了叶宽主效等位基因 *qMLW20-1* 的染色体片段

2.3.5 叶宽主效位点 *qMLW20-1* 对烟叶感官质量的

表 5 G3 株系主要物理特性

Table 5 The main physical characteristics of G3

部位	株系	单叶质量	含梗率	叶面密度
Position	Line	Single leaf mass/g	Stem content /%	Density/(g·m ⁻²)
中部叶	K326	11.10±0.64a	28.72±0.94a	84.22±8.47a
	G3	10.86±0.48a	27.68±0.70a	82.69±5.90a
上部叶	K326	13.87±0.74a	22.63±0.77a	93.43±6.14a
	G3	13.07±0.56a	21.75±0.86a	91.83±4.43a

表 6 G3 株系感官质量评价

Table 6 Sensory quality evaluation of G3

部位	株系	香气质	香气量	吃味	杂气	刺激性	总分
Position	Line	Aroma quality	Aroma quantity	Taste	Offensive taste	Irritating	Score
中部叶	K326	7.91±0.15a	7.91±0.10a	8.33±0.26a	7.41±0.13a	7.31±0.18a	38.87±0.90a
	G3	7.90±0.17a	7.96±0.07a	8.22±0.37a	7.39±0.16a	7.45±0.17a	38.92±0.93a
上部叶	K326	7.79±0.13a	8.04±0.34a	7.88±0.23a	7.09±0.17a	7.28±0.19a	38.08±0.74a
	G3	7.76±0.19a	8.00±0.25a	7.72±0.19a	6.98±0.18a	7.22±0.21a	37.68±0.85a

代换材料 G3, 与对照 K326 相比, 显著提高了烟叶叶宽和中部叶的钾含量, 显著降低了中部叶糖含量和上部叶烟碱含量, 对田间自然发病率、主要物理性状和感官质量无显著影响。说明叶宽主效等位基因 *qMLW20-1* 除提高烟叶叶宽性状外, 未携带不良性状基因, 对育种上改善叶宽性状具有一定价值。

3 讨论

叶宽性状作为复杂数量性状, 目前已筛选获得了相关分子标记和 QTL^[7-9], 但定位精度不高且缺乏田间验证和评价。本研究利用群体基因型纯合的染色体片段代换系材料, 对定位到的主效 QTL 进行了遗传效应分析和育种价值评价。本研究定位到的叶宽 QTL 位点 *qMLW17-1* 位置与童治军等^[7-8]报道中位于 17 号的 QTL 相近, 可能为相同的 QTL。另外, 本研究定位到的叶宽相关 QTL 位点 *qMLW20-1* 来源于亲本 Beinhart1000-1, 可解释 36.8% 的表型遗传变异, 为新发现的控制叶宽的主效 QTL。这表明随着群体材料遗传背景的改变, 控制叶宽的非等位主效位点可能也存在差异。因此针对叶宽等复杂数量性状, 可以利用不同遗传材料, 发掘尽可能多的非等位主效位点, 开发相应紧密连锁的分子标记, 开展分子标记辅助聚合改良。

本研究中, 携带 *qMLW20-1* 叶宽基因染色体片段代换系材料的平均叶宽较对照 K326 显著增加, 推测该主效 QTL 在叶宽性状中起到重要作用, 田间种植的片段代换系材料的叶宽表型也证实了这一点。研究还比较了一个导入 *qMLW20-1* 位点的代换系材料对其他重要性状的影响, 发现除显著增加叶宽性状外, 其他性状如抗性、物理性状、感官质

量等与对照 K326 差异不显著, 推测 *qMLW20-1* 位点未携带其他重要不良性状, 对烟草叶宽性状遗传改良起重要作用, 具有较大的育种利用价值。

目前改良烟草叶宽性状的主要手段依旧依靠常规育种方法, 但存在两个突出问题^[16]: 一是传统育种方法主要基于表型进行选择, 易受环境影响, 尤其是对于复杂的数量性状选择准确度差; 二是传统育种方法具有很大的盲目性和不可预测性, 最终的育种效率不到百万分之一, 选择效率不高。本研究在 K326 的遗传背景下, 定位到 *qMLW20-1* 位点可以解释 36.8% 的表型遗传变异, 为利用分子标记辅助改良 K326 品种提供了一种有效策略。今后, 在此定位基础上, 进一步发掘该主效 QTL 的相关的候选基因, 明确其遗传分子机制, 对植物叶片发育的分子机制解析及叶宽性状改良具有重要意义。

4 结论

结果表明, 基于重组自交系群体定位到 6 个与烟草叶宽相关的 QTL, 其中包括两个主效位点; 利用染色体片段代换系材料对烟草叶宽主效位点 *qMLW20-1* 进行了遗传效应和育种价值评价, 表明该位点在烟草叶宽性状定向改良育种中有较大利用价值。

参考文献

- [1] 李雪君, 孙计平, 孙焕, 等. 烤烟新品种许金 101 的选育及特征特性. 中国烟草科学, 2021, 42 (5): 1-6.
LI X J, SUN J P, SUN H, et al. Breeding and characterization of a new flue-cured tobacco variety Xujin 101. Chinese Tobacco Science, 2021(5): 1-6.
- [2] 宗钊辉, 魏彬, 曾涛, 等. 烤烟新品种粤烟 1 号的选育及特征特性[J]. 中国烟草科学, 2021, 42 (3): 1-6.
ZONG Z H, WEI B, ZENG T, et al. Breeding and characterization of

- a new flue-cured tobacco variety Yueyan 1[J]. Chinese Tobacco Science, 2021, 42(3): 1-6.
- [3] 吴成林, 黄文昌, 程君奇, 等. 中国白肋烟育种研究进展与思考[J]. 作物研究, 2016, 30(4): 475-482.
WU C L, HUANG W C, CHENG J Q, et al. Reflection on the development of the breeding of burley tobacco in China[J]. Crop Research, 2016, 30(4): 475-482.
- [4] 张兴伟, 王志德, 孙玉合, 等. 烤烟叶数、叶面积的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(3): 467-472.
ZHANG X W, WANG Z D, SUN Y H, et al. Genetic analysis of leaf number and leaf area in flue-cured tobacco[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(3): 467-472.
- [5] 肖炳光, 朱军, 卢秀萍, 等. 烤烟主要农艺性状对产量的遗传贡献率分析[J]. 遗传学报, 2005, 32(10): 1089-1093.
XIAO B G, ZHU J, LU X P, et al. Genetic contribution of agronomic traits to yield in flue-cured tobacco[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2005, 32(10): 1089-1093.
- [6] 徐兴阳, 欧阳进, 张俊文. 烤烟品种数量性状与烟叶产量和产值灰色关联度分析[J]. 中国烟草科学, 2008, 29(2): 23-26.
XU X Y, OUYANG J, ZHANG J W. Gray system analysis of main quantitative traits to yields and output value of flue-cured tobacco varieties[J]. Chinese Tobacco Science, 2008, 29(2): 23-26.
- [7] 童治军, 焦芳婵, 吴兴富, 等. 烤烟 6 个农艺性状的 QTL 定位(英文)[J]. 作物学报, 2012, 38(8): 1407-1415.
TONG Z J, JIAO F C, WU X F, et al. Mapping of quantitative trait loci underlying six agronomic traits in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(8): 1407-1415.
- [8] 童治军, 焦芳婵, 陈学军, 等. 7 个烤烟产量相关性状的 QTL 定位分析[J]. 西北植物学报, 2018, 38(7): 1235-1243.
TONG Z J, JIAO F C, CHEN X J, et al. Mapping of quantitative trait loci underlying seven yield-related traits in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(7): 1235-1243.
- [9] 李茜. 烟草遗传图谱构建与农艺性状和化学成分 QTL 定位[D]. 重庆: 西南大学, 2015.
LI X. Construction of linkage genetic map and QTL mapping for agronomic characters and chemical quality traits in tobacco [D]. Chongqing: Southwest University, 2015.
- [10] SU S, HONG J, CHEN X F, et al. Gibberellins orchestrate panicle architecture mediated by DELLA-KNOX signalling in rice[J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(11): 2304-2318.
- [11] HUANG R., LI Z, MAO C, et al. Natural variation at OsCERK1 regulates arbuscular mycorrhizal symbiosis in rice[J]. New Phytologist, 2020, 225(4): 1762-1776.
- [12] SUN Q, HU A Q, MU L Y, et al. Identification of a candidate gene underlying qHKW3, a QTL for hundred-kernel weight in maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135: 1579-1589.
- [13] VONTIMITTA V, LEWIS R S. Mapping of quantitative trait loci affecting resistance to *Phytophthora nicotianae* in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) line Beinhart-1000[J]. Molecular Breeding, 2012, 29: 89-98.
- [14] LIU Y T, YUAN G D, SI H, et al. Identification of QTLs associated with agronomic traits in tobacco via a biparental population and an eight-way MAGIC population[J]. Frontiers in plant science, 2022, 13: 878267.
- [15] LI H H, YE G Y, WANG J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping[J]. Genetics, 2007, 175: 361-374.
- [16] 薛勇彪, 段子渊, 种康, 等. 面向未来的新一代生物育种技术-分子模块设计育种[J]. 中国科学院院刊, 2013, 28(3): 308-314.
XUE B Y, DUAN Z Y, ZHONG K, et al. A new generation of biobreeding technology for the future- Molecular module design breeding [J]. Proceedings of the Chinese Academy of Sciences, 2013, 28(3): 308-314.