

杂交一代作图群体大小对茶树 QTL 效应估计的影响

彭敏¹, 徐礼羿^{2,3}, 王丽鸳^{2,3}, 韦康^{2,3}, 成浩^{2,3}, 谭礼强¹

(¹四川农业大学园艺学院, 成都 611130; ²农业部茶树生物学与资源利用重点实验室, 杭州 310008;

³中国农业科学院茶叶研究所/国家茶树改良中心, 杭州 310008)

摘要: 利用杂交一代(F_1)作图群体进行遗传定位是研究茶树数量性状的重要手段, 然而 F_1 群体大小对定位有显著影响。本研究以 327 份龙井 43 × 白毫早 F_1 群体及它们的春季发芽期、新梢颜色和叶形指数 3 个性状的田间观测数据为基础, 采用随机抽样的方法生成 60 个不同大小的作图群体 ($n = 50, 100, 150, 200, 250, 300$), 并利用基于 SSR 分子标记的连锁图谱进行 QTL 定位分析, 以探讨 F_1 群体大小对茶树 QTL 定位结果的影响。结果表明 QTL 效应估计受群体大小的影响显著; 当群体达 150 份时可基本保证检出效应在 10% 以上的 QTL, 但并不能实现对 QTL 效应值的准确估计, 且最高与最低估计值相差可达 2.83 倍。因此在研究和育种工作中, 建议在条件允许的情况下应尽量扩大作图群体, 对于从较小 F_1 群体中得到的 QTL 效应值应谨慎对待。

关键词: 茶树; F_1 群体大小; QTL 定位; 效应估计

Impact of Population Size on QTL Mapping in a F_1 Population of Tea plants (*Camellia sinensis*)

PENG Min¹, XU Li-yi^{2,3}, WANG Li-yuan^{2,3}, WEI Kang^{2,3}, CHENG Hao^{2,3}, TAN Li-qiang¹

(¹College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130;

²Key Laboratory of Tea Plant Biology and Resources Utilization, Ministry of Agriculture, Hangzhou 310008;

³Tea Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Science/National Center for Tea Improvement, Hangzhou 310008)

Abstract: Using F_1 population for QTL mapping is an important strategy to study quantitative traits of tea plants. However the results are largely influenced by the size of population. In this study, sixty F_1 populations with different sizes ($n = 50, 100, 150, 200, 250, 300$) were generated by randomly sampling from an original population ($N = 327$), which was derived from a cross of 'Longjing43' × 'Baihaozao'. By integrating a SSR-based genetic map and phenotype data of three traits (timing of spring bud flush, young shoot color and leaf shape index), QTL mapping was performed in all populations. The results showed that the size of population results in a significant influence on estimation of phenotypic variation explained (PVE). When more than 150 F_1 individuals were applied, QTLs with an effect of >10% were found. Notably, the estimation of QTL effect value remained un-precise, since 2.83-fold difference on estimated effect was observed between the highest and lowest values. Therefore, a larger size of population is suggested for precisely effect estimation, and QTLs identified from a small F_1 population can be employed with caution in the marker-assisted breeding.

Key words: tea plant; F_1 population size; QTL mapping; phenotypic variation explained

收稿日期: 2018-04-06 修回日期: 2018-06-08 网络出版日期: 2018-08-22

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20180821.1007.001.html>

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项 (nycytx-23); 四川省科技计划项目 (2017JY0124)

第一作者研究方向为茶树遗传育种。E-mail: 1366354540@qq.com

通信作者: 谭礼强, 研究方向为茶树遗传育种。E-mail: 14223@sicau.edu.cn

成浩, 研究方向为茶树遗传育种与繁育。E-mail: chenghao@mail.tricaas.com

茶树 (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) 是全球最受欢迎的非酒精饮料作物之一^[1-3], 从 20 世纪 80 年代就被列入我国作物种质资源区域性考察内容^[4], 提高其产量和改良品质一直是茶树育种的首要目标之一。茶树的大部分经济性状(如产量、品质成分含量、抗逆性等)的农艺性状)均属于数量性状, 受到环境和多个基因位点的共同影响, 存在育种改良难度大、周期长等问题。数量性状位点 (QTL, quantitative traits loci) 定位是对数量性状研究和改良的重要方法之一^[5-6], 是在构建遗传连锁图谱的基础上, 分析分子标记与性状之间的连锁关系, 确定 QTL 位点的数量、位置和效应^[7]。定位得到的 QTL 可用于分子标记辅助选择 (MAS, marker-assisted selection), 以提前茶树育种选择的时间并提高选择效率^[8]。

群体大小和性状遗传力是影响 QTL 检测的 2 个主要因素^[9]。Schön 等^[10] 利用玉米杂交二代 (F_2) 群体的试验数据进行抽样分析, 证明群体太小会低估目标性状 QTL 的数目、降低 QTL 位置的准确性、高估部分 QTL 的遗传效应, 在林木、小麦、水稻的 F_2 、RIL 等群体的研究中也证实这一点^[11-16]。对于茶树等木本植物而言, 较难获得 F_2 或者更高级的作图群体, 因此绝大部分研究都是基于 F_1 群体和“双假侧交”作图策略来进行 QTL 定位研究, 且使用的群体规模都较小。目前虽然已对茶树产量、抗病性、芽叶形态、咖啡碱、儿茶素、茶氨酸等重要性状进行了 QTL 定位研究^[17-22], 但涉及的 F_1 作图群体均不超过 200 份, 有的甚至不足 50 份^[17-18]。目前尚未见基于真实试验数据分析 F_1 群体大小对于 QTL 定位结果的影响的研究, 且环境和遗传背景的影响也会导致表型和 QTL 位点发生偏离^[23], 因此就已发现 QTL 的可信度及效应估计的准确程度都有待检验。

在前期工作中, 本课题组以茶树无性系品种龙井 43 为母本、白毫早为父本人工杂交得到 327 份 F_1 作图群体, 并利用其中 170 份进行了 QTL 定位分析, 鉴定得到与茶树春季发芽期、新梢颜色、叶片大小等性状相关的 10 个 QTL^[22]。本研究是在前期工作的基础上, 在检出 QTL 的连锁区域, 对剩余 157 个单株进行基因型和性状表型分析, 将作图群体扩大至 327 株, 以期能更准确地估计这些 QTL 的效应, 并重点采用随机抽样的方法研究 F_1 群体大小对 QTL 效应估计的影响。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究的作图群体是龙井 43 × 白毫早的 F_1 群体(简称 L × B 群体, 共 327 份), 在 2012 年春季播种, 发芽之后移栽至中国农业科学院茶叶研究所实验基地, 种植行距为 1 m, 株距为 0.5 m。采用常规幼龄茶园的管理方法进行修剪、施肥和病虫害管理。

1.2 群体性状数据

分别于 2014 年和 2015 年观测 L × B 群体 327 份材料的春季发芽期 (TBF, timing of spring bud flush)、叶形指数 (LSI, leaf shape index) 和新梢颜色 (YSC, young shoot color) 的表型性状, 取 2 年平均值进行本研究的 QTL 分析。3 个表型性状的观测方法以及其中 170 份材料的观测数据已在 Tan 等^[22] 中详细描述, 本研究将纳入剩余 157 份材料的表型数据进行分析。

1.3 基因型分析

本研究使用的 SSR 标记、连锁图谱和 L × B 群体 170 株单株的基因型数据均来自于 Tan 等^[22]。从 LG01、LG08 和 LG13 三个连锁群上筛选出 42 个 SSR 标记, 分析剩余 157 株单株的基因型。本研究所得基因型数据与已发表的 170 株单株的基因型合并, 重新计算标记间的遗传距离, 采用 JoinMap 4.0 软件进行连锁分析。本研究中所选用的 SSR 分子标记引物序列信息以及 DNA 提取、PCR 反应、电泳及染色方法见 Tan 等^[22]。

1.4 随机抽样及 QTL 分析

为研究 F_1 群体大小对 QTL 分析的影响, 从 327 份 L × B 的 F_1 群体中抽取容量为 N 的样本 ($N = 50, 100, 150, 200, 250, 300$), 用随机不放回抽样策略, 用 Excel 软件辅助进行, 每次抽样前为每一个样本赋一个随机数, 以随机数排序, 取前 N 个样本进行 QTL 分析。每种样本量抽取 10 次, 每抽取 1 次进行 1 次 QTL 分析, 用 MapQTL 5.0 软件^[24] 进行复合区间作图 (MQM, multiple QTL model) 分析, 参数设置和辅助因子 (cofactor) 选择见 Tan 等^[22]。表型数据为 2014 年和 2015 年 2 年观测的平均值。根据所得结果计算每次抽样的似然比对数值 (LOD, logarithm of odds) 和解释表型变异的百分比 (PVE, phenotypic variation explained), 及 10 次抽样的平均值和标准差 (SD, standard deviation)。

2 结果与分析

2.1 基因型分析和新旧连锁群对比

根据在 170 份材料中的定位结果^[22],从三段已检测到 QTL 的连锁片段上(LG01、LG08 和 LG13)筛选出 42 个 SSR 标记,对剩余 157 份 L×B 杂交后代进行基因型分析。结果新增 6594 位点的基因型数据,其中只有 85 个位点缺失,缺失率为 1.3%。将这 157 份和已发表 170 份材料的基因型数据进行合并,得到 327 份群体在 42 个标记位点的基因型数据

后,通过 JoinMap 连锁作图,得到双亲本整合图谱中的 3 个连锁片段,分别命名 LG01p、LG08p 和 LG13p,分别包含 16 个、14 个和 12 个 SSR 标记(图 1)。将基于 170 份 L×B 的 F₁ 群体和 327 份 L×B 的 F₁ 群体构建的新旧连锁群进行比对,发现除 LG08 上 CsFM1946 位点的位置有明显变动外,其他标记的位置基本一致(图 1)。一般作图群体越大,所得标记顺序和遗传距离估计就越准确,因此本研究中主要采用基于 327 份群体绘制的图谱进行 QTL 分析。

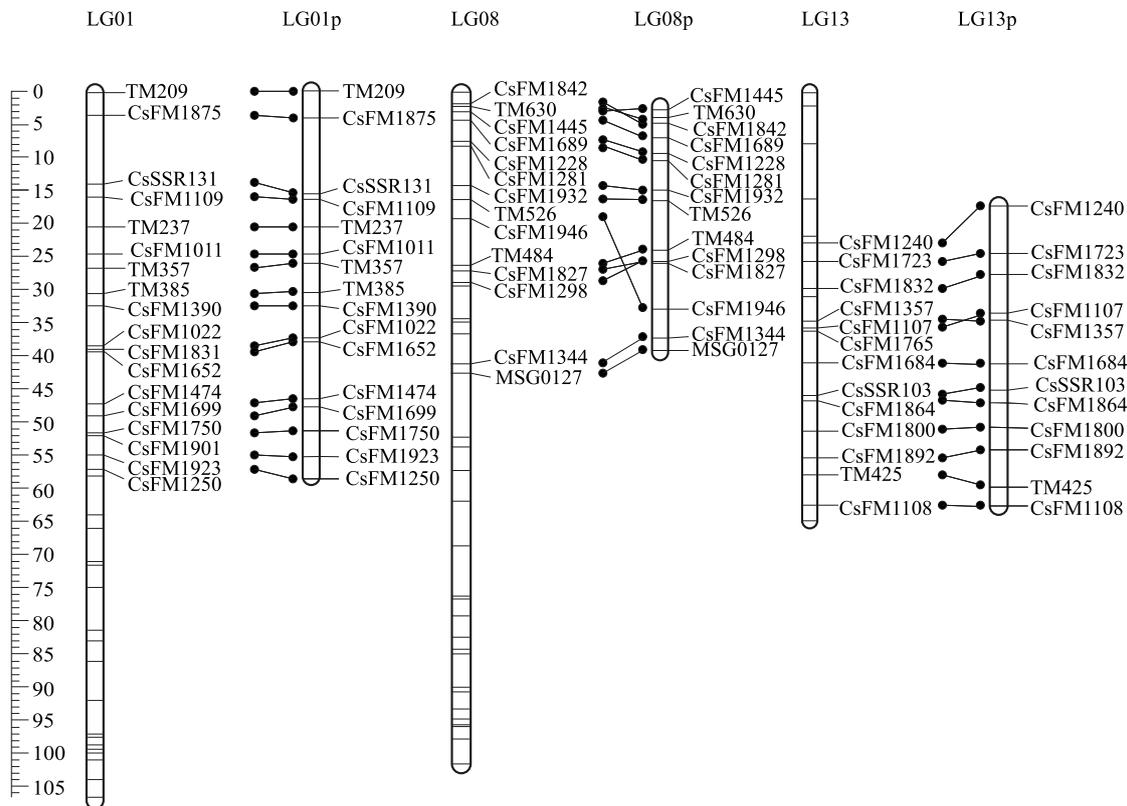


图 1 基于 170 份(左)和 327 份(右) L×B 的 F₁ 群体绘制的连锁群对比

Fig. 1 Alignments of linkage groups based on the genotype data of 170 (left) and 327 (right) L×B F₁ individuals

2.2 比较不同群体的 QTL 效应值

本研究主要针对 327 份 L×B 的 F₁ 群体在 2014 年和 2015 年观测的春季发芽期(TBF)、叶形指数(LSI)和新梢颜色(YSC)的表型数据。在前期工作中已利用其中 170 份的性状数据分别在 LG01、LG08 和 LG13 上定位到 2 个 TBF 相关的 QTL(*qTBF1-1* 和 *qTBF1-2*)、1 个与 YSC 相关的 QTL(*qYSC8*) 和 1 个与 LSI 相关的 QTL(*qLSI3*)^[22]。为更准确地估计其遗传效应,本研究将另外 157 份 L×B 的 F₁ 杂交后代纳入分析,使群体大小扩大至 327 份,对应的 QTL 分析结果(表 1)。当作图群体从 170 份扩大至

327 份后,QTL 贡献率(PVE 值)变化幅度较大,其中 *qTBF1-1*、*qTBF1-2* 和 *qLSI3* 的 PVE 值降低幅度达 4.5%~8.0%,而 *qYSC8* 的 PVE 值从原来的 38.9% 增加到 45.9%。

表 1 不同大小群体中 QTL 效应值的结果比较

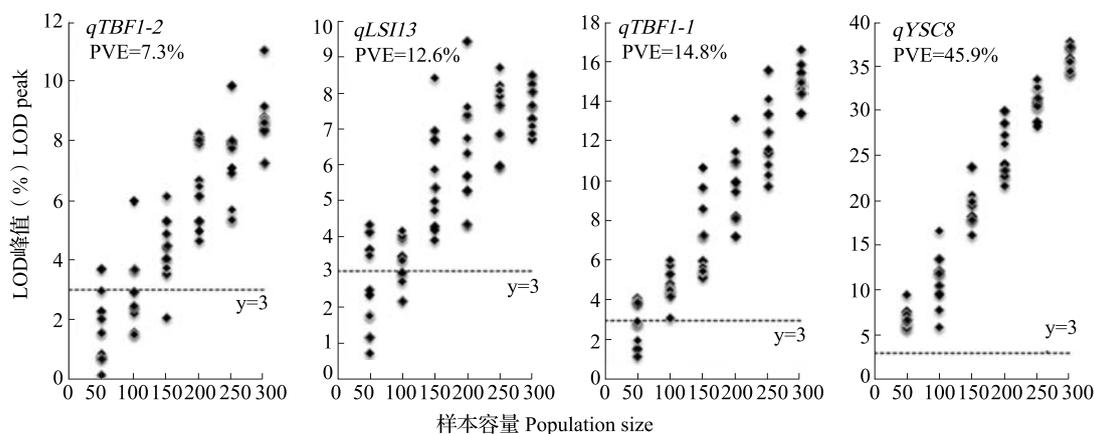
Table 1 The QTL effects based on 170 and 327 F₁ individuals

| 群体数量 Population size | PVE 峰值(%) PVE peak | | | |
|-------------------------|--------------------|----------------|--------------|--------------|
| | <i>qTBF1-1</i> | <i>qTBF1-2</i> | <i>qYSC8</i> | <i>qLSI3</i> |
| 170 | 21.2 | 11.8 | 38.9 | 20.6 |
| 327 | 14.8 | 7.3 | 45.9 | 12.6 |

2.3 F_1 群体大小对 QTL 检出的影响

为了探究 F_1 群体大小对 QTL 定位的影响,从上述 327 株 $L \times B$ 的 F_1 群体中随机抽取不同样本容量进行 QTL 分析。在 60 个抽样群体中 4 个 QTL 位点的分析结果(图 2)。如统一取 $LOD \geq 3$ 作为 QTL 检

出的阈值,则只有 $qYSC8$ 在所有样本中均可以检出,而 $qTBF1-1$ 和 $qLSI13$ 在样本容量 ≥ 150 时才能确保检出,而 $qTBF1-2$ 只有在样本容量 ≥ 200 时才能确保检出。为了保证能检出某个 QTL 位点,其效应(PVE 值)越低,所需的最小群体的样本容量越大。



虚线为 $LOD = 3$ 的检出阈值;4 个 QTL 真实效应的参考值由 327 份材料分析得到的 PVE 值表示

The dotted line is the detection threshold of QTL($LOD = 3$),The reference value of the real effect of each QTL and was obtained from 327 material analyses

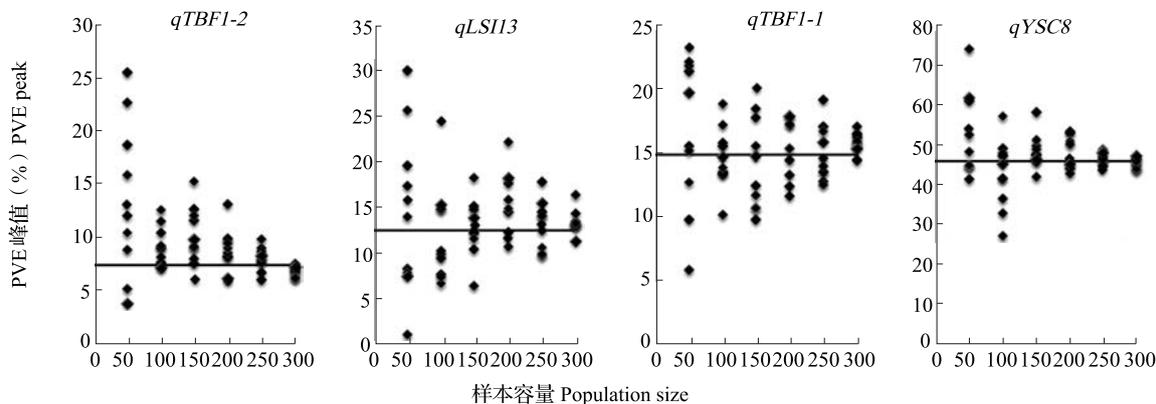
图 2 不同样本容量 10 次抽样分析的 LOD 值分布

Fig. 2 The distribution of LOD values in 10 times of sampling

2.4 估计 F_1 群体大小对 QTL 效应的影响

基于上述在不同大小群体中的 QTL 分析结果,绘制每次抽样 PVE 值的分布图和取值范围,并计算 10 次抽样的平均值和标准差(图 3,表 2)。如果以 327 份材料得出的 PVE 值代表这 4 个 QTL 的实际效应(图 3 中的水平直线),则不同次抽样对 PVE 值的估计可能出现数倍的偏差。总体来看,样本越小其 PVE 值的分布越离散,偏离的可能性和程度越高。例如对于效应为 7.3% 的 $qTBF1-2$,当样本容量为 50 时,PVE 值最高可达 25.4%,是实际效应的

3.48 倍;当样本容量为 150 时,PVE 值最高可达 15.2%,是实际效应的 2.08 倍(表 2)。当比较 10 次抽样得到的最高 PVE 值和最低 PVE 值,则差异更为显著,如对于效应为 12.6% 的 $qLSI13$,当样本容量为 150 时,最高 PVE 值和最低 PVE 值分别为 6.5% 和 18.4%,后者是前者的 2.83 倍(表 2)。然而,对于 4 个 QTL 位点,当样本容量为 100 以上时,利用 10 次抽样所得平均 PVE 值虽然会高于或低于实际效应,但与实际效应差异不大;而样本容量为 50 时,10 次抽样的平均 PVE 值均略高于实际效应。



图中实线为每个 QTL 真实效应的参考值,用 327 份材料分析所得的 PVE 值表示

The solid line in the figure is the reference value of the real effect of each QTL and was obtained from 327 material analyses

图 3 不同样本容量 10 次抽样分析的 PVE 值分布

Fig. 3 The distribution of PVE values in 10 times of sampling

表 2 不同样本容量 10 次抽样分析的 PVE 值的偏离程度

Table 2 The deviation of PVE values in 10 times of sampling

(%)

| 样本量 Population size | <i>qTBF1-2</i> | <i>qLSII3</i> | <i>qTBF1-1</i> | <i>qYSC8</i> |
|------------------------|----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|
| 327 | 7.3 | 12.6 | 14.8 | 45.9 |
| 50 | 3.7 ~ 25.4 (13.5 ± 6.8) | 1.2 ~ 30.2 (14.8 ± 8.5) | 5.8 ~ 23.2 (16.7 ± 5.6) | 41.2 ~ 73.9 (52.6 ± 10.3) |
| 100 | 7.0 ~ 12.5 (9.1 ± 1.7) | 6.8 ~ 24.6 (12.2 ± 5.1) | 10.1 ~ 18.8 (14.6 ± 2.3) | 27.2 ~ 57.0 (43.5 ± 8.2) |
| 150 | 6.0 ~ 15.2 (10.0 ± 2.6) | 6.5 ~ 18.4 (12.9 ± 3.0) | 9.7 ~ 20.0 (14.1 ± 3.5) | 41.9 ~ 58.1 (48.3 ± 4.0) |
| 200 | 5.8 ~ 13.0 (8.7 ± 1.9) | 10.8 ~ 22.3 (15.7 ± 3.4) | 11.5 ~ 17.8 (15.4 ± 2.3) | 42.7 ~ 53.0 (47.5 ± 3.6) |
| 250 | 6.0 ~ 9.7 (7.9 ± 1.0) | 9.8 ~ 17.9 (13.3 ± 2.5) | 12.5 ~ 19.1 (14.9 ± 2.0) | 43.7 ~ 48.8 (46.7 ± 1.7) |
| 300 | 6.1 ~ 7.5 (6.7 ± 0.5) | 11.4 ~ 16.5 (13.6 ± 1.2) | 14.4 ~ 17.0 (15.8 ± 0.7) | 43.5 ~ 47.3 (45.5 ± 1.3) |

括号内为 10 次抽样 PVE 值的平均值 ± 标准差

The number in the brackets represents the PVE value range of the 10 sampling, PVE value for 10 samples = Mean ± SD

3 讨论

QTL 定位是研究数量性状的重要手段,其研究结果的可靠性极大地依赖于分离群体的大小,许多研究证明群体过小会低估 QTL 数目和高估其效应^[25-31]。本研究主要意义在于通过扩大 F_1 群体,提高了茶树 4 个 QTL 效应估计的准确度。将群体从 170 份扩大到 327 份时,4 个 QTL 位点的 PVE 值均有明显变化(表 1),证实了在这个尺度上 F_1 群体大小的变化能明显影响 QTL 的效应估计。其次,本研究通过随机抽样分析证实了在茶树 F_1 群体中,即便样本量达到 150 时,可基本保证能检出 PVE 值在 10% 以上的 QTL(图 2),但并不能实现对 PVE 值的准确估计,最高估计值可能是最低估计值的 2.83 倍(表 2)。对于主效 QTL(如 *qYSC8*),由于基数较大,效应估计的相对偏差会小一些,然而绝对偏差仍然明显。

理想情况下,为能定位到微效 QTL 并准确地估计其 QTL 效应,作图群体应该在 300 ~ 500 份及以上^[9,32-33]。但由于成本、土地空间等的限制,尤其是茶树这样的多年生木本植物,实际研究用的作图群体通常低于 200 份^[18-22]。以往研究群体大小对 QTL 定位的影响主要针对 F_2 、NIL、DH 等作图群体或者采用理论模拟数据进行分析的^[12,34-35]。但由于分离重组的次数不同,不同群体类型可能存在差异,而且

理论模拟数据分析很难考虑性状的遗传力和表型数据的观测误差等因素的影响。本研究以茶树 F_1 群体的田间试验数据为基础,针对多个性状的表型数据,通过扩大 F_1 群体规模,采用随机抽样策略评估群体大小对茶树数量性状定位分析的影响。本研究中涉及的 4 个 QTL 的 PVE 值估计值范围为 7.3% ~ 45.9%,包含了微效、中等效应以及主效 QTL,因此分析结果具有较好的代表性,对于茶树以及其他木本植物 QTL 定位研究的策略以及结果的解读具有一定指导意义。另外,本研究主要采取先在小群体中初定位,随后在较大群体、局部连锁区域进行深入分析的策略。随着群体扩大,对 QTL 的检测能力增强,如果采用全基因组分析策略则其他连锁区域有可能会发现新的 QTL 位点。

最后,虽然 327 份 F_1 作图群体是目前茶树遗传作图研究中所采用的最大群体,对 QTL 效应的估计也只是相对准确。随机抽样中样本容量较大时,不同次抽样存在较多重复样本,如果是在更大的群体中进行随机抽样,QTL 效应估计的偏差可能会更大。目前使用的茶树作图群体一般不超过 200 份,因此在标记辅助育种应用或其他研究中,对于已定位到的茶树相关经济性状 QTL 的效应估值应谨慎对待。

参考文献

[1] Mainaak M, Tapan K M, Pradeep K C. Biotechnological advances

- in tea (*Camellia sinensis* [L.] O. Kuntze): a review. *Plant Cell Reports*, 2016, 35 (2):255-287
- [2] Zaveri N T. Green tea and its polyphenolic catechins; Medicinal uses in cancer and noncancer applications. *Life Sciences*, 2006, 78 (18):2073-2080
- [3] Paul S, Wachira F N, Powell W, Waugh R. Diversity and genetic differentiation among populations of Indian and Kenyan tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) revealed by AFLP markers. *Theoretical & Applied Genetics*, 1997, 94 (2):255-263
- [4] 陈亮, 杨亚军, 虞富莲. 中国茶树种质资源研究的主要进展和展望. *植物遗传资源学报*, 2004, 5(4):389-392
- [5] Doerge R W. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nature Reviews Genetics*, 2002, 3(1):43-52
- [6] Price A H. Believe it or not, QTLs are accurate! *Trends in Plant Sciences*, 2006, 11 (5):213-216
- [7] 徐云碧, 朱立煌. 分子数量遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1994:6-10
- [8] Collard B C, Mackill D J. Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philosophical Transactions Biological Sciences*, 2008, 363 (1491):557-572
- [9] 路明. 玉米产量及株型性状 QTL 定位与遗传基础研究. 北京: 中国农业科学院, 2007
- [10] Schön C C, Utz H F, Groh S, Truberg B, Openshaw S, Melchinger A E. Quantitative trait locus mapping based on resampling in a vast maize testcross experiment and its relevance to quantitative genetics for complex traits. *Genetics*, 2004, 167 (1):485-498
- [11] 李维国, 冯素萍, 侯本军, 于飞, 王静毅, 武耀廷. 橡胶树与胶乳产量相关性状的 QTL 定位. *植物遗传资源学报*, 2014, 15 (5):1060-1066
- [12] Liang Y S, Gao Z Q, Shen X H, Zhan X D, Zhang Y X, Wu W M, Cao L Y, Cheng S H. Mapping and comparative analysis of QTL for rice plant height based on different sample sizes within a single line in RIL population. *Rice Science*, 2011, 18 (4):265-272
- [13] 康乐, 徐建龙. 水稻产量相关 QTL 研究现状. *植物遗传资源学报*, 2008, 9(4):545-550
- [14] Raghavan C, Collard B C Y. Effect of small mapping population sizes on reliability of quantitative trait locus (QTL) mapping. *African Journal of Biotechnology*, 2012, 4 (47):10655-10660
- [15] 叶少平, 张启军, 李杰勤, 赵兵, 李平. 用(培矮 64s/Nipponbare)F₂群体对水稻产量构成性状的 QTL 定位分析. *作物学报*, 2005, 31 (12):1620-1627
- [16] 张启军, 梁永书, 叶少平, 邓其明, 王玲霞, 李平, 虞德容, 邹江石, 吕川根. 利用已测序水稻品种分析其农艺性状基因座. *作物学报*, 2006, 32 (10):1503-1510
- [17] 田中淳一, 渡部育夫. チセの成葉のテアニンの含量のQTL解析. *茶業研究報告*, 1996, 84 (別冊):46-47
- [18] Kamunya S M, Wachira F N, Pathak R S, Korir R, Sharma V, Kumar R, Bhardwaj P, Chalo R, Ahuja P S, Sharma R K. Genomic mapping and testing for quantitative trait loci in tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze). *Tree Genetics & Genomes*, 2010, 6 (6):915-929
- [19] 徐礼羿, 谭礼强, 王丽鹭, 齐桂年, 成浩, 韦康. 茶树炭疽病抗性的 QTL 分析. *茶叶科学*, 2016, 36 (4):432-439
- [20] Ma J Q, Yao M Z, Ma C L, Wang X C, Jin J Q, Wang X M, Chen L. Construction of a SSR-based genetic map and identification of QTL for catechins content in tea plant (*Camellia sinensis*). *PLoS One*, 2014, 9(3):e93131
- [21] 王雪敏. 茶树儿茶素含量的遗传与 QTL 分析. 杭州: 中国农业科学院茶叶研究所, 2013
- [22] Tan L Q, Wang L Y, Xu L Y, Wu L Y, Peng M, Zhang C C, Wei K, Bai P X, Li H L, Cheng H, Qi G N. SSR-based genetic mapping and QTL analysis for timing of spring bud flush, young shoot color, and mature leaf size in tea plant (*Camellia sinensis*). *Tree Genetics & Genomes*, 2016, 12(3):52
- [23] 闫杏杏, 蒋彩虹, 冯莹, 任民, 朱乘广, 程立锐, 杨爱国, 冯全福. 烟草赤星病抗性主效 QTL 人工选择响应研究. *植物遗传资源学报*, 2016, 17(5):929-934
- [24] Ooijen J W V. Map QTL5, software for the mapping of quantitative trait loci in experimental populations. Wageningen: Netherlands Plant Research International, 2004
- [25] Beavis W B. QTL analyses: power, precision and accuracy. Boca Raton: Molecular dissection of complex traits, CRC Press, 1998:145-162
- [26] Melchinger A E, Utz H F, Schon C C. Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects. *Current Opinion in Plant Biology*, 1998, 149 (1):383-403
- [27] Utz H F, Melchinger A E, Schon C C. Bias and sampling error of the estimated proportion of genotypic variance explained by quantitative trait loci determined from experimental data in maize using cross validation and validation with independent samples. *Genetics*, 2000, 154(3):1839-1849
- [28] Allison D B, Fernandez J R, Moonseong H, Zhu S K, Etzel C, Beasley T M, Amos C I. Bias in estimates of quantitative trait locus effect in genome scans-demonstration of the phenomenon and a method of moments procedure for reducing bias. *American Journal of Human Genetics*, 2002, 70 (3):575-585
- [29] Goring H H H, Terwilliger J D, Blangero J. Large upward bias in estimation of locus-specific effects from genome wide scans. *American Journal of Human Genetics*, 2002, 69(6):1357-1369
- [30] Ragot M, Sisco P H, Hoisington D A, Stuber C W. Molecular-marker-mediated characterization of favorable exotic alleles at quantitative loci in maize. *Crop Science*, 1995, 35(5):1306-1315
- [31] Ajmone-Masan P, Monfredini G, Ludwig W F, Melchinger A E, Franceschini P, Pagnotto G, Motto M. In all elite cross of maize a major quantitative trait locus controls one-fourth of the genetic variation for grain yield. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90(34):415-424
- [32] Beavis W D. The power and deceit of QTL experiments: lessons from comparative QTL studies. Chicago: Proceedings of the Forty-Ninth Annual Corn and Sorghum Industry Research Conference, 1994, 49:250-266
- [33] Vales M I, Schön C C, Capettini F, Chen X M, Corey A E, Mather D E, Mundt C C, Richardson K L, Sandoval-Islas J S, Utz H F, Hayes P M. Effect of population size on the estimation of QTL: a test using resistance to barley stripe rust. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111(7):1260-1270
- [34] Nonoue Y, Fujino K, Hirayama Y, Yamanouchi U, Lin S Y, Yano M. Detection of quantitative trait loci controlling extremely early heading in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116 (5):715-722
- [35] You A, Lu X, Jin H, Ren X, Liu K, Yang G C, Yang H Y, Zhu L L, He G C. Identification of quantitative trait loci across recombinant inbred lines and testcross populations for traits of agronomic importance in rice. *Genetics*, 2006, 172(2):1287-1300