

烟草白粉病抗性基因的遗传分析

牟建英^{1,3}, 钱玉梅¹, 张兴伟², 刘艳华², 任 民², 王志德²

(¹中国农业科学院烟草研究所/国家烟草行业烟草病虫害监测与综合治理重点开放实验室, 青岛 266101;

²农业部烟草类作物质量控制重点开放实验室, 青岛 266101; ³中国农业科学院研究生院, 北京 100081)

摘要:以烟草抗白粉病品种台烟 7 号为母本, 感病品种 NC89 为父本, 构建 6 个世代的群体 (P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2), 利用主基因 + 多基因混合遗传模型的分离分析方法, 研究烟草白粉病的抗性遗传规律。结果表明, 烟草白粉病抗性的遗传是由 2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因 (E-0 模型) 控制。 B_1 、 B_2 和 F_2 世代主基因的遗传率分别为 88.05%、32.62% 和 84.43%, 主基因遗传率很大, 说明可以在抗病育种早期进行选择; B_1 和 F_2 世代多基因遗传率均为 0, 说明烟草白粉病的发生受一定环境影响。

关键词:烟草; 白粉病; 主基因 + 多基因; 遗传分析

The Genetic Analysis of the Resistance to Tobacco Powdery Mildew

MOU Jian-ying^{1,3}, QIAN Yu-mei¹, ZHANG Xing-wei², LIU Yan-hua², REN Min², WANG Zhi-de²

(¹Key Laboratory of Tobacco Pest Monitoring Controlling & Integrated Management/Tobacco Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266101; ²Key Laboratory of Tobacco Quality Control, Ministry of Agriculture, Qingdao 266101; ³Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Six populations (P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 , and F_2) were constructed from the resistant variety Taiyan 7 as the female parent and the susceptible variety NC89 as the male parent. The inheritance of the tobacco powdery mildew was investigated by the mixed major-gene plus poly-gene inheritance model. It was found that the inheritance of the resistance to tobacco powdery mildew was fit to a mixed genetic model of two major genes with additive-dominant-epistatic effects plus polygenes with additive-dominant-epistatic effects (the E-0 model). The heritability of major gene in B_1 , B_2 and F_2 was 88.05%, 32.62%, and 84.43%, respectively. Because of the high heritability of the major gene, the selection of resistant plant could be carried out in the early breeding for disease resistance. Both of the polygene heritabilities in B_1 and F_2 were 0, which showed that the environmental effect should also be taken into consideration for the outbreak of tobacco powdery mildew.

Key words: tobacco; powdery mildew; major-gene plus poly-gene; genetic analysis

烟草白粉病是由专性寄生菌二孢白粉菌 (*Erysiphe cichoracearum* DC) 侵染引起的真菌性病害^[1]。1878 年首次在意大利发现, 此后相继有许多国家报道发生。中国最早在 1919 年发现于台湾省, 在我国云南、贵州、四川、广西等主要产烟省 (自治区) 均有发生。烟草白粉病主要危害烟草叶片, 严重时也可蔓延到茎秆、花枝和萼片上, 甚至造成全株枯死。发病叶

片在调制过程中病斑会继续扩大, 叶片薄如纸状, 缺乏弹性, 失去经济价值^[1]。目前, 该病的防治仍以化学防治为主, 存在着增加人力、物力投入, 还会引起环境污染等生态问题。因此, 培育和推广抗病品种是防治烟草白粉病最为经济、安全和有效的途径。而优异的烟草抗源及抗病基因是烟草抗病育种的基础, 明确烟草白粉病的抗性遗传规律尤为重要。

收稿日期: 2012-11-01 修回日期: 2012-11-22 网络出版日期: 2013-06-07

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130607.1738.007.html>

基金项目: 国家烟草专卖局专项“中国烟草种质资源平台建设”(国烟办综[2005]501号); 全国烟草有害生物调查研究(110200902065)

第一作者研究方向为植物抗病性遗传与育种。E-mail: kaixin-0006@163.com

通信作者: 钱玉梅, 研究员, 主要从事烟草病害研究工作。E-mail: qymys@sohu.com

近年来,有关白粉病研究较多的作物主要有小麦和黄瓜等。小麦抗白粉病的遗传主要是单显性遗传,也有单隐性遗传和双显性基因重叠作用控制的遗传^[2]。黄瓜抗白粉病的遗传主要有3种观点:隐性多基因控制的数量性状遗传,隐性单基因控制的遗传,以及1对不完全隐性基因和2对上位修饰基因控制的遗传^[3]。已有报道的烟草白粉病抗性遗传主要是:品种 Kokubu 表现为重复隐性等位基因控制的遗传^[1]; Hicks55、Pobeda3 和 TB22 3个品种的抗性均表现为显性单基因遗传^[1];塘蓬抗性表现为隐性基因遗传^[4]。对烟草白粉病的抗性遗传规律研究很少,需要进一步的深入探讨。

本研究采用章元明等^[5-9]的数量性状主基因+多基因混合遗传分离分析方法,对群体的病情指数进行分析,明确烟草品种对白粉病的抗性遗传规律,为抗病育种工作提供科学理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

2011年3月温室内选用抗白粉病品种台烟7号为母本,感病品种 NC89 为父本杂交获得 F₁ 种子。于当年10月 F₁ 套袋自交,收获 F₂ 种子,同时 F₁ 分别与台烟7号和 NC89 杂交,获得 B₁、B₂ 种子。

供试菌种为在山东省即墨中国农业科学院烟草研究所基地温室采集纯化的二孢白粉菌 *Erysiphe cichoracearum* DC。

1.2 试验设计

2012年3月将 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂、F₂ 种子温室播种。4月份植在50孔联体聚乙烯塑料托盘(55 cm × 27 cm,圆锥形孔高5 cm,孔径5 cm,底部小孔径1 cm)育苗盘中。P₁和 P₂ 各种1盘, F₁ 2盘, B₁、B₂ 和 F₂ 各6盘,随机放置。

1.3 接种和病情调查

采用喷雾接种法在烟苗5~6叶期进行接种,白粉菌孢子悬浮液浓度为 1.25×10^7 个/mL。

接种20 d后调查发病情况。根据 GB/T 23222—2008 中烟草白粉病病害严重度分级标准,逐株以叶片为单位分级调查。0级:无病斑;1级:病斑面积占叶片面积的5%以下;3级:病斑面积占叶片面积的6%~10%;5级:病斑面积占叶片面积的11%~20%;7级:病斑面积占叶片面积的21%~40%;9级:病斑面积占叶片面积的41%以上。统计各处理世代的病情指数。

1.4 数据分析

利用章元明等^[5-9]建立的数量性状主基因+多基因混合遗传分离分析方法,包括1对主基因(A)、2对主基因(B)、多基因(C)、1对主基因+多基因(D)和2对主基因+多基因(E)5类共24个遗传模型,对 P₁、P₂、F₁、B₁、B₂ 和 F₂ 6个世代单株的病情指数进行分析^[10]。通过极大似然函数值(MLV, maximum likelihood value)和 Akaike 信息准则(Akaike's information criterion)选择较佳模型,结合适合性检验包括均匀性检验(U_1^2 、 U_2^2 和 U_3^2), Smirnov 检验(${}_nW^2$)和 Kolmogorov 检验(D_n),选择最优遗传模型。最后估算主基因和多基因的效应值等一阶遗传参数以及主基因遗传率等二阶遗传参数^[11]。

通过 P₁、P₂ 和 F₁ 同质群体提供环境误差方差的无偏估计,可估计误差方差 σ^2 , 成分分布方差 σ_f^2 , 群体表型方差 σ_p^2 , 通过以下公式计算可得到主基因和多基因的遗传方差(σ_{mg}^2 、 σ_{pg}^2)和遗传率(h_{mg}^2 、 h_{pg}^2)^[12-13]。

$$\sigma_{mg}^2 = \sigma_p^2 - \sigma_f^2; h_{mg}^2 = \sigma_{mg}^2 / \sigma_p^2;$$

$$\sigma_{pg}^2 = \sigma_f^2 - \sigma^2; h_{pg}^2 = \sigma_{pg}^2 / \sigma_p^2。$$

2 结果与分析

2.1 白粉病抗性鉴定结果

对6个世代单株的叶片进行病情调查,并计算单株病情指数(表1)。抗病亲本台烟7号对烟草白粉病表现为免疫,感病亲本 NC89 表现为高感, F₁ 表现为高感,说明烟草白粉病的抗性是由隐性基因控制。

表1 6世代烟草白粉病病情分布

Table 1 Disease distribution for six generations of tobacco powdery mildew

世代 Generation	病情指数 Disease index				
	0~20	20~40	40~60	60~80	80~100
P ₁	50	0	0	0	0
P ₂	0	0	7	28	11
F ₁	0	0	7	31	31
B ₁	51	14	23	84	98
B ₂	2	17	78	121	64
F ₂	48	30	62	103	41

2.2 抗性的遗传模型

通过 IECM 算法获得5类24种模型的极大似然函数值(MLV)和 AIC 值(表2)。根据 Akaike 准则,选择 AIC 值较小的 B-1、D-0、D-1、D-2、D-4、E-0 和 E-1 作为备选模型。对选出的7个模型进行进一步的适合性检验(U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 、 ${}_nW^2$ 和 D_n),结果见表

3。比较各个模型的 30 个检验统计量,可知模型 E-0 有 7 个统计量与该模型差异达到显著水平,其他模型有 11~16 个统计量与对应模型差异达到显著水

平。综合确定 E-0 为最优模型,即白粉病抗性的遗传是由 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因控制。

表 2 白粉病抗性各模型的极大似然函数值 (MLV) 和 AIC 值

Table 2 Maximum likelihood value (MLV) and Akaike's information criterion (AIC) for resistance to tobacco powdery mildew under different genetic models

模型 Model	极大似然函数值 MLV	AIC	模型 Model	极大似然函数值 MLV	AIC	模型 Model	极大似然函数值 MLV	AIC
A-1	-4492.14	8992.28	B-5	-4787.01	9582.03	D-4	-4443.10	8902.20
A-2	-4742.28	9490.55	B-6	-4787.02	9580.03	E-0	-4414.35	8864.71
A-3	-4788.75	9583.50	C-0	-4530.72	9081.44	E-1	-4416.56	8863.13
A-4	-4518.48	9042.96	C-1	-4610.38	9234.75	E-2	-4469.97	8961.95
B-1	-4442.74	8905.47	D-0	-4426.72	8877.44	E-3	-4586.22	9190.43
B-2	-4472.87	8957.73	D-1	-4441.37	8900.75	E-4	-4594.81	9205.62
B-3	-4792.22	9592.43	D-2	-4441.37	8898.74	E-5	-4610.29	9238.59
B-4	-4745.67	9497.34	D-3	-4582.81	9181.63	E-6	-4615.67	9247.35

表 3 白粉病抗性遗传模型的适合性检验

Table 3 Tests on goodness-of-fit of genetic models for resistance to tobacco powdery mildew

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
B-1	P ₁	30.912(0.0000)*	37.673(0.0000)*	9.109(0.0025)*	6.7426(<0.05)*	0.7270(<0.05)*
	F ₁	0.274(0.6005)	0.201(0.6538)	14.610(0.0001)*	0.4692(<0.05)*	0.1556(>0.05)
	P ₂	0.289(0.5910)	0.176(0.6750)	0.163(0.6864)	0.1558(>0.05)	0.1887(>0.05)
	B ₁	6.621(0.0101)*	6.442(0.0111)*	0.035(0.8519)	0.7841(<0.05)*	0.1192(<0.05)*
	B ₂	2.579(0.1083)	2.966(0.0850)	0.447(0.5035)	0.4139(>0.05)	0.1067(<0.05)*
	F ₂	12.377(0.0004)*	13.792(0.0002)*	1.512(0.2189)	1.4697(<0.05)*	0.1691(<0.05)*
D-0	P ₁	0.000(1.0000)	3.906(0.0481)*	62.500(0.0000)*	4.1667(<0.05)*	0.5000(<0.05)*
	F ₁	0.016(0.8985)	1.524(0.2171)	19.745(0.0000)*	0.5333(<0.05)*	0.1857(<0.05)*
	P ₂	0.035(0.8508)	0.000(0.9937)	0.486(0.4858)	0.1299(>0.05)	0.1623(>0.05)
	B ₁	40.765(0.0000)*	43.173(0.0000)*	2.416(0.1201)	4.6906(<0.05)*	0.2378(<0.05)*
	B ₂	0.429(0.5126)	0.322(0.5702)	0.070(0.7915)	0.2303(>0.05)	0.0864(<0.05)*
	F ₂	0.123(0.7255)	0.013(0.9083)	0.808(0.3689)	0.1938(>0.05)	0.0786(>0.05)
D-1	P ₁	15.476(0.0001)*	26.767(0.0000)*	29.798(0.0000)*	5.4563(<0.05)*	0.6606(<0.05)*
	F ₁	4.734(0.0296)*	0.983(0.3214)	19.897(0.0000)*	0.9385(<0.05)*	0.2527(<0.05)*
	P ₂	0.561(0.4538)	0.277(0.5987)	0.634(0.4258)	0.1919(>0.05)	0.1971(>0.05)
	B ₁	72.787(0.0000)*	71.428(0.0000)*	0.583(0.4453)	7.2665(<0.05)*	0.2537(<0.05)*
	B ₂	1.699(0.1924)	1.890(0.1692)	0.203(0.6522)	0.3668(>0.05)	0.1103(<0.05)*
	F ₂	0.017(0.8950)	0.039(0.8427)	0.080(0.7776)	0.1591(>0.05)	0.0727(>0.05)
D-2	P ₁	15.740(0.0001)*	26.994(0.0000)*	29.344(0.0000)*	5.4783(<0.05)*	0.6620(<0.05)*
	F ₁	4.924(0.0265)*	1.067(0.3016)	19.917(0.0000)*	0.9546(<0.05)*	0.2550(<0.05)*
	P ₂	0.620(0.4310)	0.315(0.5748)	0.649(0.4204)	0.1985(>0.05)	0.1996(>0.05)
	B ₁	72.267(0.0000)*	70.865(0.0000)*	0.560(0.4541)	7.2209(<0.05)*	0.2536(<0.05)*
	B ₂	1.594(0.2067)	1.775(0.1828)	0.192(0.6609)	0.3560(>0.05)	0.1095(<0.05)*
	F ₂	0.085(0.7707)	0.140(0.7086)	0.134(0.7142)	0.1679(>0.05)	0.0771(>0.05)
D-4	P ₁	15.818(0.0001)*	27.061(0.0000)*	29.211(0.0000)*	5.4848(<0.05)*	0.6624(<0.05)*
	F ₁	4.950(0.0261)*	1.078(0.2991)	19.920(0.0000)*	0.9568(<0.05)*	0.2554(<0.05)*
	P ₂	0.622(0.4304)	0.316(0.5741)	0.650(0.4203)	0.1987(>0.05)	0.1996(>0.05)
	B ₁	72.152(0.0000)*	70.728(0.0000)*	0.550(0.4581)	7.2110(<0.05)*	0.2536(<0.05)*
	B ₂	1.534(0.2155)	1.714(0.1905)	0.193(0.6601)	0.3500(>0.05)	0.1090(<0.05)*
	F ₂	0.126(0.7224)	0.026(0.8725)	0.539(0.4630)	0.1719(>0.05)	0.0698(>0.05)

表 3(续)

模型 Model	世代 Generation	U_1^2	U_2^2	U_3^2	nW^2	D_n
E-0	P ₁	0.000(1.0000)	3.906(0.0481)*	62.500(0.0000)*	4.1667(<0.05)*	0.5000(<0.05)*
	F ₁	0.018(0.8923)	2.065(0.1507)	27.282(0.0000)*	0.6611(<0.05)*	0.2004(<0.05)*
	P ₂	0.042(0.8373)	0.008(0.9294)	1.321(0.2504)	0.1432(>0.05)	0.1561(>0.05)
	B ₁	0.175(0.6761)	0.241(0.6237)	0.119(0.7303)	0.1739(>0.05)	0.0612(>0.05)
	B ₂	0.011(0.9147)	0.037(0.8482)	0.123(0.7259)	0.1842(>0.05)	0.0807(>0.05)
	F ₂	0.178(0.6727)	0.162(0.6870)	0.001(0.9810)	0.1666(>0.05)	0.0740(>0.05)
E-1	P ₁	0.259(0.6106)	2.170(0.1407)	61.853(0.0000)*	4.1883(<0.05)*	0.5208(<0.05)*
	F ₁	0.330(0.5654)	3.470(0.0625)	27.294(0.0000)*	0.6816(<0.05)*	0.2139(<0.05)*
	P ₂	0.013(0.9102)	0.151(0.6976)	1.249(0.2637)	0.1353(>0.05)	0.1363(>0.05)
	B ₁	1.063(0.3025)	1.862(0.1724)	2.145(0.1430)	0.3038(>0.05)	0.0814(>0.05)
	B ₂	2.147(0.1429)	1.988(0.1586)	0.001(0.9722)	0.3779(>0.05)	0.1051(<0.05)*
	F ₂	11.006(0.0009)*	13.377(0.0003)*	3.172(0.0749)	1.3536(<0.05)*	0.1611(<0.05)*

U_1^2 、 U_2^2 、 U_3^2 栏中括号内数字为相应概率; nW^2 ($P < 0.05$) 的临界值为 0.461; * 表示达到显著水平

The number in U_1^2 , U_2^2 , and U_3^2 column means $P(H_0)$. The critical value of nW^2 ($P < 0.05$) is 0.461. * indicates significant difference at 0.05 level

2.3 遗传参数的估计

E-0 模型遗传参数的估计^[5,14]见表 4。白粉病抗性遗传的最优模型为 2 对加性-显性-上位性主基因+加性-显性-上位性多基因模型。2 对主基因的加性效应相同,均为 -13.53,显性效应相近,第 1 对主基因的显性效应为 43.63,第 2 对主基因的显性效应为 50.00。2 对主基因显性度 $|h_a/d_a|$ 、 $|h_b/d_b|$ 的绝对值都大于 1,2 对主基因都以显性效应为主,说明在抗病育种时应该在杂交世代中选择抗病材料。 h_a/d_a 、 h_b/d_b 都小于 0,说明 2 对主基因呈现负

向显性。第 1 对主基因和第 2 对主基因显性×加性上位性效应为 36.18,第 1 对主基因和第 2 对主基因显性×显性上位性效应为 -49.44,上位性效应较大,说明在选择时应该注意基因间的互作效应。 B_1 、 B_2 和 F_2 世代主基因的遗传率分别为 88.05%、32.62% 和 84.43%,主基因遗传率很大,说明可以在抗病育种早期进行选择; B_1 和 F_2 世代多基因遗传率均为 0,说明烟草白粉病的发生受一定环境影响,应该从试验设计和试验条件控制等方面减少环境因素的影响,以估算更准确的多基因遗传率。

表 4 E-0 模型的遗传参数估计

Table 4 The estimates of genetic parameters for resistant gene under the E-0 model

一阶参数 1st order parameter	估计值 Estimate	二阶参数 2nd order parameter	估计值 Estimate		
			B_1	B_2	F_2
m1	12.95	σ_p^2	986.84	375.35	757.56
m2	41.93	σ_{mg}^2	868.88	122.46	639.60
m3	33.73	σ_{pg}^2	0.00	125.87	0.00
m4	26.72	σ_e^2	127.03	127.03	127.03
m5	33.91	h_{mg}^2 (%)	88.05	32.62	84.43
m6	19.16	h_{pg}^2 (%)	0.00	33.53	0.00
d_a	-13.53	h_{mg}^2 (%) + h_{pg}^2 (%)	88.05	66.15	84.43
d_b	-13.53				
h_a	43.63				
h_b	50.00				
i	14.11				
j_{ab}	23.43				
j_{ba}	36.18				
l	-49.44				

m1、m2、m3、m4、m5 和 m6 分别表示 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 的平均值。 d_a :第 1 对主基因的加性效应; d_b :第 2 对主基因的加性效应; h_a :第 1 对主基因的显性效应; h_b :第 2 对主基因的显性效应;i:第 1 对主基因和第 2 对主基因加性×加性上位性效应; j_{ab} :第 1 对主基因和第 2 对主基因加性×显性上位性效应; j_{ba} :第 1 对主基因和第 2 对主基因显性×加性上位性效应;l:第 1 对主基因和第 2 对主基因显性×显性上位性效应; σ_p^2 :表型方差; σ_{mg}^2 :主基因方差; σ_{pg}^2 :多基因方差; σ_e^2 :环境方差; h_{mg}^2 :主基因遗传率; h_{pg}^2 :多基因遗传率

m1, m2, m3, m4, m5, and m6: the mean values of P_1 , P_2 , F_1 , B_1 , B_2 , and F_2 generations, respectively. d_a : additive effect of the first major gene, d_b : additive effect of the second major gene, h_a : dominance effect of the first major gene, h_b : dominance effect of the second major gene, i: epistatic effect of additive × additive between the first and the second major gene, j_{ab} : epistatic effect of additive × dominance between the first and the second major gene, j_{ba} : epistatic effect of dominance × additive between the first and the second major gene, l: epistatic effect of dominance × dominance between the first and the second major gene, σ_p^2 : phenotypic variance, σ_{mg}^2 : major gene variance, σ_{pg}^2 : polygene variance, σ_e^2 : environmental variance, h_{mg}^2 : heritability of major gene, h_{pg}^2 : heritability of polygene

3 讨论

前人对烟草抗白粉病品种 Kokuba 和塘蓬的抗性遗传分析结果表明其抗性是由隐性基因控制的, Hicks55、Pobeda3 和 TB22 3 个品种的抗性均表现为显性单基因遗传^[1,4]。分析其差异原因主要有:(1)不同品种的抗性机理不尽相同。(2)烟草白粉病菌存在着致病力分化,在病菌保存时可能混有其他小种。(3)采用的遗传分析方法和病害分级标准存在差异。(4)白粉病的发生受环境影响很大,试验条件不均一可能导致白粉病发生差异。

白粉病的抗性研究通常采用 χ^2 检验对分离群体进行适合性检验,根据抗病性状的分离比例和孟德尔遗传规律来确定白粉病的抗性遗传规律。这一方法需要人为地把植株分为高抗、中抗、感病和高感等抗病等级,这样主观因素会对试验结果造成一定的影响。 χ^2 检验适合于质量性状的分析,对于多基因控制的数量性状的分析,则表现出一定的局限性。章元明等^[5-9]建立的数量性状主基因 + 多基因混合遗传分离分析方法,将孟德尔遗传试验分离分析方法延伸到数量性状,把主基因和多基因分开来进行遗传分析,以得到更加客观的分析结果。这一分析方法已得到较为广泛的应用^[15-17]。

李华丽等^[18]以台烟 7 号和白肋 21 作为杂交亲本,后代自交衍生的 127 个 F_2 和 $F_{2,3}$ 家系为材料,检测到 1 个烟草白粉病加性 QTL,其加性效应为 -0.77。本试验中 2 对主基因加性效应为 -13.53,与李华丽等^[18]研究结果相印证,均为负向加性效应。本试验显性效应分别为 43.63 和 50.00,显性效应明显大于加性效应,笔者认为其差异原因主要是贡献亲本不同。

本试验利用主基因 + 多基因混合遗传分离分析方法对 P_1 、 P_2 、 F_1 、 B_1 、 B_2 和 F_2 6 个世代进行分析,研究表明烟草白粉病抗性是由隐性基因控制,遗传最优模型为 2 对加性 - 显性 - 上位性主基因 + 加性 - 显性 - 上位性多基因模型。其中显性效应和上位性效应较为突出,主基因遗传率为 84.43%,表明应该在杂交后代的早期进行抗病材料的选择。

本试验对烟草白粉病抗性遗传规律进行了初步验证,后续将进一步对烟草白粉病的抗性基因进行 QTL 定位^[19-21],为烟草白粉病分子标记辅助选择育种和抗白粉病相关基因的克隆奠定基础。

参考文献

- [1] 朱朝贤,王彦亭,王智发,等. 中国烟草病害[M]. 北京:中国农业出版社,2002:75-77
- [2] 赵德刚. 小麦抗白粉病菌不同生理小种遗传的初步研究[J]. 种子,1983(4):40-42
- [3] 刘苗苗,刘宏宇,顾兴芳,等. 黄瓜白粉病抗性遗传规律及分子标记研究进展[J]. 中国蔬菜,2009(24):7-12
- [4] 佟道儒. 烟草育种学[M]. 北京:中国农业出版社,1997:439-442
- [5] 盖钧镒,章元明,王健康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京:中国科学出版社,2003
- [6] 章元明,盖钧镒,王健康. 利用回交 B_1 和 B_2 及 F_2 群体鉴定数量性状两对主基因 + 多基因混合遗传模型[J]. 生物数学学报,2000,15(3):358-366
- [7] 章元明,盖钧镒. 利用 DH 或 RIL 群体检测 QTL 体系并估计其遗传效应[J]. 遗传学报,2000,27(7):634-640
- [8] 章元明,盖钧镒,王永军. 利用 P_1 、 P_2 和 DH 或 RIL 群体联合分离分析的拓展[J]. 遗传,2001,23(5):467-470
- [9] 章元明,盖钧镒. 数量性状分离分析中分布参数估计的 IECM 算法[J]. 作物学报,2000,26(6):699-705
- [10] 章元明,盖钧镒,张孟臣. 利用 $P_1F_1P_2$ 和 F_2 或 $F_{2,3}$ 世代联合的数量性状分离分析[J]. 西南农业大学学报,2000,22(1):6-9
- [11] 高加明,王志德,张兴伟,等. 香料烟青枯病抗性基因的遗传分析[J]. 中国烟草科学,2010,31(1):1-4
- [12] 张兴伟,王志德,牟建民,等. 烤烟叶绿素含量遗传分析[J]. 中国烟草学报,2011,17(3):48-52
- [13] 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
- [14] 周显升,钱玉梅,陈德鑫,等. 烟草品种对马铃薯 Y 病毒抗性遗传分析[C]//北京:中国烟草学会第五届理事会第二次会议暨 2005 年学术年会论文集,2005
- [15] 张晓芬,韩华丽,陈斌,等. 甜椒育种材料 N1345 的疫病抗性遗传分析[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(5):816-819
- [16] 乔军,刘富中,陈钰辉,等. 茄子果萼色遗传研究[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(5):806-810
- [17] 李红双,李锡香,沈韬,等. 萝卜优异种质对芜菁花叶病毒抗性的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报,2010,11(2):152-156
- [18] 李华丽,陈美霞,周东新,等. 烟草六个重要性状的 QTL 定位[J]. 作物学报,2011,37(9):1577-1584
- [19] Sakata Y, Kubo N, Morishita M, et al. QTL analysis of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. Theor Appl Genet,2006,112:243-250
- [20] 张圣平,刘苗苗,苗啥,等. 黄瓜白粉病抗性基因的 QTL 定位[J]. 中国农业科学,2011,44(17):3584-3593
- [21] 赵远玲,李祥羽,孙连发,等. 人工合成小麦抗白粉病未知基因的 SSR 标记[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(2):271-274