

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.01577

烟草六个重要性状的 QTL 定位

李华丽¹ 陈美霞^{1,**} 周东新² 陈顺辉³ 陶爱芬¹ 李延坤¹ 马红勃¹
祁建民^{1,*} 郭玉春^{1,*}

¹ 福建农林大学 / 作物遗传育种与综合利用省部共建教育部重点实验室, 福建福州 350002; ² 福建省龙岩市烟草科学研究所, 福建龙岩 364000; ³ 福建省烟草科学研究所, 福建福州 350003

摘 要: 以烤烟台烟 7 号与白肋烟白肋 21 作为杂交亲本, 后代自交衍生的 127 个 F₂ 和 F_{2:3} 家系为材料, 构建了全长为 3 483 cM 的包括 26 个连锁群、190 个标记位点的烟草遗传连锁图谱。通过一年两地各 3 次重复的随机区组田间试验, 测定烟叶烟碱、总氯、总钾、叶长、茎叶夹角、白粉病 6 个重要性状, 采用混合线性模型的复合区间作图法定位 QTL 并分析其遗传互作效应。结果检测到 2 个烟碱相关 QTL、2 个总氯相关 QTL、1 个总钾相关 QTL、4 个叶长相关 QTL、茎叶夹角和白粉病相关 QTL 各 1 个, 其中 6 个加性效应 QTL 和 4 对加加上位性效应 QTL。这 11 个基因位点遗传效应中除加性效应外, 上位性效应也具有重要作用。

关键词: 烟草; 性状; QTL 定位; 上位性

QTL Analysis of Six Important Traits in Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)

LI Hua-Li¹, CHEN Mei-Xia^{1,**}, ZHOU Dong-Xin², CHEN Shun-Hui³, TAO Ai-Fen¹, LI Yan-Kun¹, MA Hong-Bo¹, QI Jian-Min^{1,*}, and GUO Yu-Chun^{1,*}

¹ Key Laboratory of Ministry of Education for Genetics, Breeding and Multiple Utilization of Crops / Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ² Fujian Longyan Tobacco Science Institute, Longyan 364000, China; ³ Fujian Tobacco Science Institute, Fuzhou 350003, China

Abstract: The agronomic traits, chemical components, and diseases are very important factors affecting the yield and leaf quality of tobacco. QTLs linked to the three aspects of traits can be used in marker-assisted selection for the yield and leaf quality improvement in tobacco. The objective of this study was to identify QTLs controlling important traits in tobacco, which could promote the basic research of molecular marker-assisted selection breeding. A population with 127 F₂ and F_{2:3} individuals from the cross between Taiyan 7 and Burley 21 was used to establish a genetic linkage map of tobacco, 190 marker loci were mapped into 26 linkage groups which spanned a total map length of 3 483 cM. With a randomized complete block design, two location field tests with three replicates one year were conducted to characterize six important traits, including nicotine, total chlorine, total potassium, leaf length, leaf angle, and powdery mildew. Utilizing data of field trials and MCIM method, QTLs for six important characters were mapped and their genetic interactions were analyzed. As the results, two QTLs for nicotine, two QTLs for total chlorine, one QTL for total potassium, four QTLs for leaf length, one QTL for leaf angle, and one QTL for powdery mildew were detected, of which six QTLs had additive effect, and the others were epistatic. The results indicated that epistatic QTLs, the additive QTLs also played important roles in the genetic basis of the six important traits with eleven gene loci in tobacco.

Keywords: Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.); Trait; QTL; Epistasis

烟草(*Nicotiana tabacum* L.)是卷烟工业原料作物, 栽培烟草可分为烤烟、晒烟、晾烟、白肋烟、香料烟、黄花烟 6 种不同类型。其中烤烟是我国乃

至世界上栽培面积最大的烟草栽培类型; 白肋烟属淡色晾烟, 具有调和香气和吃味的作用, 是混合型卷烟的重要原料。但与主要农作物相比, 烟草基础

本研究由国家烟草专卖局科技项目(110200601006)和国家烟草专卖局资助项目(国烟科[2005])资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 祁建民, E-mail: Qijm863@163.com; 郭玉春, E-mail: ycguo168@sina.com

第一作者联系方式: E-mail: lihualismile@163.com **共同第一作者

Received(收稿日期): 2010-12-21; Accepted(接受日期): 2011-04-27; Published online(网络出版日期): 2011-06-28.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20110628.1007.009.html>

科学研究仍显薄弱,虽然近年来我国在烤烟和白肋烟遗传作图研究方面取得了长足的进展,但利用该两种类型间杂交的后代构建的遗传图谱则未见报道。本研究通过烤烟与白肋烟类型间杂交,构建了分子遗传连锁图,进一步加强重要性状基因定位研究,获得与烟草农艺、品质、抗性等重要性状目标基因紧密连锁的分子标记,在烟草 QTL 定位、图位克隆,以及分子辅助育种上具有重要的科学意义和实际应用价值。作物许多重要的农艺性状如品质、产量和抗逆性等都属于复杂数量性状,以往主要是利用数量遗传学方法来研究其遗传规律^[1]。而 QTL 定位为数量性状遗传分析提供了新手段,可将其剖分为各个 QTL 的遗传效应,从而更精确、有效地选择优良基因型^[2]。在烟草产量与品质性状基因连锁的分子标记定位方面,Julio 等^[3]利用 114 个烤烟重组自交系,通过 ISSR、AFLP 和 SSAP 构建一张全长为 707.6 cM,含 138 个分子标记位点的烤烟遗传连锁图谱,对农艺性状、叶片质量、化学成分及卷烟特性等在内的 59 个性状进行了 QTL 定位分析,共检测到相关 QTL 75 个,贡献率在 8.0%~41.5%之间。肖炳光等^[4-5]以含 137 个株系的烤烟 DH 群体(G-28×NC2326)及其亲本为材料,通过 ISSR 和 RAPD 标记的遗传连锁分析,构建了一张全长为 2 094.6 cM,包括 27 个连锁群、169 个标记位点的烤烟分子标记遗传连锁图。利用 4 个环境下的试验数据进行了总糖、烟碱、氧化钾的 QTL 定位分析。蔡长春等^[6]用 94 个白肋烟 DH 系,112 个 AFLP、6 个 SRAP 标记构建了白肋烟的分子标记遗传连锁图谱,总长为 1 953.6 cM,包括 22 个连锁群,标记的平均间距为 20.5 cM,共检测到 11 个主效 QTL,其中 7 个与化学成分性状相关,另外 4 个与农艺性状相关。在烟草抗病性上,已鉴定出与根黑腐病抗性基因^[7-8]、野火病抗性基因^[9]、黑胫病抗性基因^[3,10]、霜霉病抗性基因^[8,11]、马铃薯 Y 病毒(PVY)感病基因(Va)^[8]、番茄斑萎病毒(TSWV)抗性基因^[13]等相连锁的一些分子标记。烤烟与白肋烟在株型、农艺性状、化学成分、抗病性上多有其构成的优点,通过类型间的杂交,对改良双方的质量、株型、抗性及其化学品质组分有重要作用。迄今国内尚未见对于烤烟和白肋烟杂交后代重要性状 QTL 定位分析的报道。本研究测定与烟草化学品质密切相关的烟叶烟碱、总氮、总钾;与产量及理想株型相关的叶长、茎叶夹角;以及烟草重要病害白粉病等性状,并定位分析其 QTL,研究

这些性状的相关选择和遗传基础,获得有实际应用价值的进展,这对促进烟草品质改良及提高烟草育种的选择效率,以及分子标记辅助育种等都具有重要的科学意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

以烤烟品种台烟 7 号(母本)与白肋烟品种白肋 21 (父本,福建省龙岩烟草科学研究所提供)为杂交亲本, F_1 代套袋自交构建了 127 个 F_2 代作图群体,2007 年在福建农林大学教学实验基地种植 F_2 代 127 个单株的分离群体,收获种子,2008 年获得的 127 个 $F_{2:3}$ 家系,作为性状遗传分析的供试群体。

1.2 田间试验设计

2008 年分别在福建省烟草科学研究所(福建福州)和龙岩市烟草科学研究所(福建龙岩)试验田,单行区种植,每小区种植 15 株,行株距 120 cm×45 cm,四周设保护行。完全随机区组设计,3 次重复,以亲本台烟 7 号与白肋 21 作对照,相邻种植。按当地优质烟叶生产技术规范进行田间管理。

1.3 农艺性状、病害调查及样品分析

在烟株工艺成熟期打顶后,每小区随机选取 5 株,观察记载被选株系的叶长(leaf length, LL)、茎叶夹角(leaf angle, LA)等性状。在烟草病害发生的各个高发期,按烟草行业标准调查白粉病(powdery mildew, PM)发病指数。在烟叶成熟期,每小区随机选取 5 株,每株取 3 片腰叶,在鼓风干燥箱内烘干并磨碎制成分析样本,按烟草行业标准测定烟叶的烟碱(nicotine, NIC)、总氮(total nitrogen, TN)、总钾(total K, TK)等化学成分。

1.4 数据分析与 QTL 定位

对每个性状,分别取两地测量数据的平均值,用 Microsoft Excel、SPSS 软件进行方差分析和正态分布检验。根据两地的表型数据,利用 QTLNetwork 2.0 软件^[13],采用混合线性模型的复合区间作图法(mixed-model based composite interval mapping, MCIM)检测单个环境及 2 个环境互作的 QTL、上位性以及 QTL 与环境之间的互作效应,临界阈值取 $P=0.05$ 。遵循 McCouch 等^[14]的 QTL 命名原则。

1.5 遗传连锁图谱构建

在马红勃等^[15]构建的烟草分子标记遗传连锁图的基础上,李延坤等^[16]基于 19×27 对 SRAP 上游与下游引物组合、42 个 ISSR 引物、126 个 RAPD 引

物和 100 个 PAPD 双引物组合中, 利用亲本筛选出 58 对 SRAP 多态性引物, 10 个 ISSR 多态性引物, 11 个 RAPD 多态性引物, 51 个 RAPD 多态性双引物。利用这些多态性引物分别对 F_2 作图群体各株系基因组 DNA 进行 PCR 扩增, 获得 218 条多态条带, 平均每个引物组合产生 1.7 个多态条带, 最多的可以产生 6 条多态性条带。利用 Mapmaker/Exp 3.0 软件构建的遗传连锁图谱全长 4 007.1 cM, 包括 25 个连锁群, 202 个标记位点, 平均间距 19.8 cM, 是迄今已构建的烟草遗传连锁图谱中最长的一张^[16]。在此作图数据的基础上, 挑选出考种用的 127 个 $F_{2:3}$ 株系的标记数据, 重新构建出全长为 3 483 cM, 包括 26 个连锁群, 190 个标记位点, 平均间距 18.3 cM 的分子标记遗传图谱, 在此基础上进行 QTL 定位。

2 结果与分析

2.1 烟草 6 个重要性状的表型分析

在福州和龙岩两地种植亲本白肋 21、台烟 7 号及 $F_{2:3}$ 群体, 2 个环境 6 个重要性状表型及品质化学测定数据分析的分布情况示于图 1。利用最小显著差数法(least significance difference, LSD)检测两亲本性状表现的显著性, 结果表明, 福州除总氮外

($P < 0.05$), 其他性状双亲间均不存在显著差异($P > 0.05$); 龙岩除叶长、白粉病指数外($P > 0.05$), 其他性状双亲间均存在显著差异($P < 0.05$)。从极值范围来看, 除了龙岩总氮、总钾轻度偏离正态分布外, $F_{2:3}$ 群体在所考察的 6 个性状上变异幅度大, 呈现连续分布, 各性状均存在不同程度的双向超亲现象, 表现出数量性状的特点。当然, $F_{2:3}$ 家系某些数量性状观察值出现异常分布也属正常现象, 这是因为 $F_{2:3}$ 家系来自 F_2 单株, 自交后发生了遗传重组, 杂合度下降了 50%。我们将不符合正态分布的龙岩总氮、总钾经对数转换之后, 再进行正态性的检测, 所有性状的峰度和偏度值绝对值都小于 1 或略大于 1, 表明在 $F_{2:3}$ 代中各性状两侧极端数据较少, 而 $F_{2:3}$ 家系多集中在峰值附近, 并呈连续分布, 符合正态分布, 说明所调查的性状为多基因控制的数量性状, 适合进一步的 QTL 定位分析。

2.2 烟草 6 个重要性状的 QTL 定位分析

以已构建的分子遗传图谱为基础, 采用区间作图法对烟草 6 个重要性状进行 QTL 分析, 其分析结果示于表 1、表 2 和图 2。在福州、龙岩试点及福州×龙岩互作 3 种环境下, 共检测到总钾、叶长、茎叶夹角、白粉病 4 个重要性状的 6 个加性效应

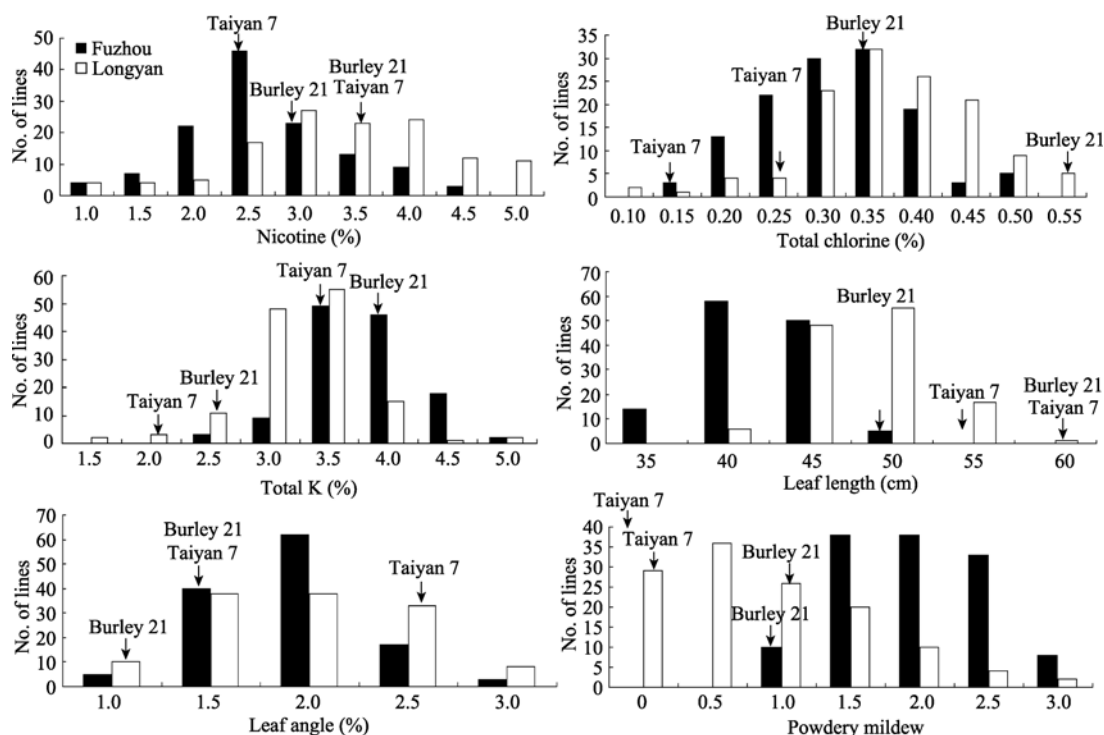


图 1 福州和龙岩两环境下 $F_{2:3}$ 家系烟碱、总氮、总钾、叶长、茎叶夹角和白粉病指数的分布

Fig. 1 Distribution of nicotine, total chlorine, total kalium, leaf length, leaf angle, and powdery mildew of $F_{2:3}$ lines under Fuzhou and Longyan environments

表 1 烟草 F_{2:3} 群体 2 个环境下性状的加性 QTL 效应分析
Table 1 Estimated additive effect (a) of QTLs for traits in the tobacco F_{2:3} population under two environments

性状 Trait	环境 Environment	QTL	标记区间 Flanking marker	图谱位置 Position	加性效应 Additive	R ² (%)	贡献亲本 Parent with contribution
总钾 TK	福州 Fuzhou	<i>qTK19-1</i>	S24-330-E13S24-340	24.2	-2.87	12.01	Baile 21
叶长 LL	龙岩 Longyan	<i>qLL1-1</i>	M14E3-330-M9E17-300	433.2	+0.29	4.98	Taiyan 7
	龙岩 Longyan	<i>qLL1-1</i>	M14E3-330-M9E17-300	434.2	-10.68	13.02	Baile 21
	龙岩 Longyan	<i>qLL11-1</i>	U841-350-U840-305	98.4	+0.07	3.86	Taiyan 7
茎叶夹角 LA	福州×龙岩 Fuzhou×Longyan	<i>qLA10-1</i>	M12E11-1-380-M19E6-350	178.9	+6.95	7.82	Taiyan 7
白粉病 PM	福州 Fuzhou	<i>qPM18-1</i>	M4E5-560-M1E8-340	48.6	-0.77	11.63	Baile 21

“福州×龙岩”表示两种环境下进行环境互作定位; +和 - 分别为来自亲本台烟 7 号和白肋 21 的效应方向; R² 表示该 QTL 解释的表现型变异百分率。
TK: total K; LL: leaf length; LA: leaf angle; PM: powdery mildew. “Fuzhou×Longyan” is QTL-by-environment interactions (QE) between Fuzhou and Longyan. + and - indicate the direction of the effect from the Taiyan 7 and Burely 21, respectively; R² represents the percentage of phenotypic variation explained by a effect of QTL.

表 2 烟草 F_{2:3} 群体 2 个环境下性状的上位性 QTL 效应分析
Table 2 Estimated epistasis (aa) of QTLs for traits in the tobacco F_{2:3} population under two environments

性状 Trait	环境 Environment	QTL	标记区间 Flanking marker	图谱位置 Position	上位性效应 aa	R ² (%)	贡献亲本 Parent with contribution
烟碱 NIC	龙岩 Longyan	QTLi <i>qNIC1-1</i>	M4E12-250-M4E12-240	8.0	-2.65	7.03	重组型
		QTLj <i>qNIC1-2</i>	U829-720-M2E16-295	467.1			Recombination
	福州×龙岩 Fuzhou×Longyan	QTLi <i>qNIC1-1</i>	M4E12-250-M4E12-240	8.0	+5.14	3.58	亲本型
		QTLj <i>qNIC1-2</i>	U829-720-M2E16-295	467.1			Parent
总氯 TC	福州 Fuzhou	QTLi <i>qTC2-1</i>	A16D14-480-U815-450	166.2	-1.24	9.20	重组型
		QTLj <i>qTC19-1</i>	S24-330-E13S24-340	27.2			Recombination
叶长 LL	龙岩 Longyan	QTLi <i>qLL1-1</i>	M14E3-330-M9E17-300	434.2	-0.03	0.01	重组型
		QTLj <i>qLL26-1</i>	A16D14-590-A16D14-600	0			Recombination

aa 表示加加上位性效应, +和 - 分别表示来自亲本型和重组型的效应方向; R² 表示该对 QTL 解释的表现型变异百分率。
NIC: nicotine; TC: total chlorine; LL: leaf length. aa denotes additive × additive epistatic effect of QTL. + and - indicate the direction of the effect from the parental types and recombination, respectively; R² represents the percentage of phenotypic variation explained by each pair of aa effect of QTL.

QTL (表 1 和图 2), 分布于 5 个连锁群(LG1、LG10、LG11、LG18 和 LG19)的 5 个区间, 每个性状分别检测到 1~2 个 QTL 位点。并检测到烟碱、总氯、叶长的 4 对加加上位性效应 QTL (表 2 和图 2), 分布于 4 个连锁群(LG1、LG2、LG19、LG26)的 6 个区间。

2.2.1 烟碱(NIC)性状基因定位 在龙岩试点, 检测到 1 对烟碱加加上位性 QTL, 即 *qNIC1-1* 和 *qNIC1-2*, 贡献率为 7.03%, 增效基因型为重组型。在福州×龙岩两试点环境互作下, 检测到 1 对烟碱加加上位性 QTL, 即 *qNIC1-1* 和 *qNIC1-2*, 贡献率为 3.58%, 增效基因型为亲本型。可见, 烟碱的形成在一定程度上与环境条件局部控制差异有关。

2.2.2 总氯(TC)性状基因定位 在福州试点, 检测到 1 对总氯加加上位性 QTL, 即 *qTC2-1* 和 *qTC19-1*, 贡献率为 9.2%, 增效基因型为重组型。

2.2.3 总钾(TK)性状基因定位 在福州试点, 检测到 1 个总钾加性 QTL, 即位于 LG19 上的 *qTK19-1*, 贡献率为 12.01%, 增效基因来自亲本白肋 21。

2.2.4 叶长(LL)性状基因定位 在福州试点, 检测到 1 个叶长加性 QTL, 即位于 LG1 上的 *qLL1-1*, 贡献率为 4.98%, 增效基因来自亲本台烟 7 号。在龙岩试点, 检测到 2 个叶长加性 QTL, 分别为位于 LG1 上的 *qLL1-1* (贡献率为 13.02%, 增效基因来自亲本白肋 21)和 LG11 上的 *qLL11-1* (贡献率为 3.86%, 增效基因来自亲本台烟 7 号)。

在龙岩试点, 检测到 1 对叶长加加上位性 QTL, 即 *qLL1-1* 和 *qLL26-1*, 贡献率为 0.01%, 增效基因型为重组型。

2.2.5 茎叶夹角(LA)性状基因定位 福州×龙岩两地茎叶夹角的环境互作定位, 检测到 1 个加性 QTL, 即位于 LG10 上的 *qLA10-1*, 贡献率为 7.82%,

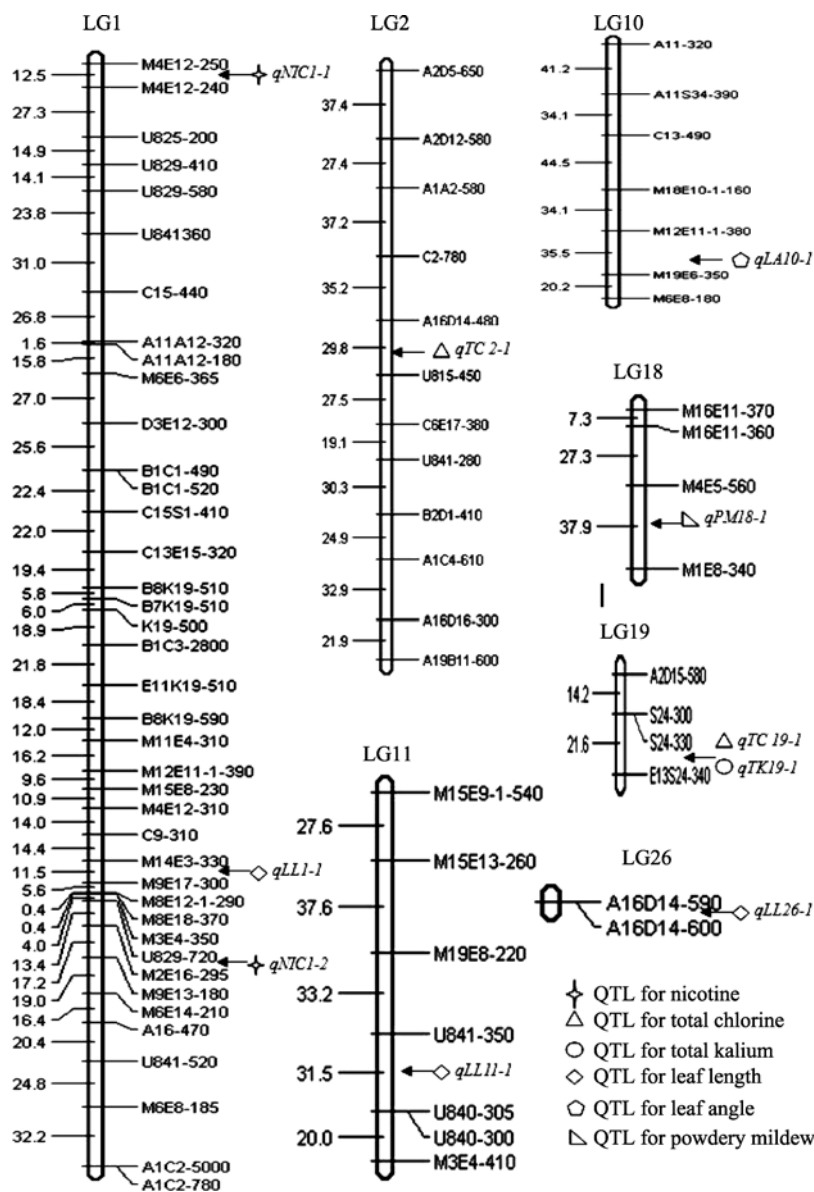


图 2 烟草 6 个数量性状的 QTL 位点在连锁群上的分布
Fig. 2 Genetic linkage map of tobacco showing mapping QTLs for six traits

增效基因来自台烟 7 号。

2.2.6 白粉病(PM)性状基因定位 在福州试点, 检测到 1 个白粉病加性 QTL, 即位于 LG18 上的 *qPM18-1*, 贡献率为 11.63%, 增效基因来自亲本白肋 21。

综上所述, 对烟叶烟碱、总氯、总钾 3 个品质化学性状, 叶长、茎叶夹角 2 个产量性状和 1 个白粉病抗性相关性状, 分别被定位在 LG1、LG2、LG10、LG11、LG18、LG19 和 LG26 这 7 个连锁群上, 共 11 个基因位点。从表 1、表 2 和图 2 可以看出, 烟草 6 个重要性状有着不同而复杂的遗传基础。

3 讨论

3.1 关于利用 $F_{2:3}$ 家系作图的可行性分析

烟草种子繁殖系数特别高, 每个蒴果可生产 2 000~4 000 粒种子, 一株植株可生产出 14 g 约 150 000 粒种子。因烟草 F_2 作图群体易于配制, 耗时短, 种子繁殖系数极高, 其个体繁殖的种子经干燥低温保存可供较长久使用, 而利用 $F_{2:3}$ 株系可更好地对性状进行考测。本实验构建的是迄今国内最长的一张烟草遗传连锁图谱, 有利于性状 QTL 定位。在福州、龙岩两地种植, 利用 $F_{2:3}$ 每个家系的 15 个单株, 测量结果的平均值来代替相应的 F_2 单株性状

值,即可消除遗传因素外的其他因素的影响。Knapp 等^[17]考察不同环境性状平均值的研究结果,可以有效地降低性状观测值的标准误,同时提高性状 QTL 定位的正确性和准确性。因此,我们认为在烟草上构建 F_2 作图群体和 $F_{2:3}$ 株系考察性状数据是可行的。

3.2 定位到的 QTL 富集现象分析

具有相关功能的基因成簇分布现象在植物中普遍存在,从本实验 6 个性状的 QTL 在遗传连锁群上的分布可以看出,烟碱性状的 QTL 位点均定位在 LG1 连锁群上,总钾和总氮的 QTL 均在 LG19 的 S24-330~E13S24-340 标记区间,很可能总钾和总氮的合成,存在某种尚不清楚的生物学相关性,也有可能遗传连锁图谱上的标记位点间还包含较多尚未被定位基因,需继续加密标记。在水稻^[18]、玉米^[19]、亚麻^[20]和莴苣^[21]等多种作物中均发现存在 QTL 富集区域。这些功能相关的基因定位在一个基因簇的现象,可解释功能基因网络的适应意义。一方面,基因间通过各种特异的相互作用形成有序的调节网络,另一方面,基因成簇排列或位于同一染色质环境,协调基因间的表达,它集中体现在个体发育中的某个时期,与发育阶段密切相关。本研究的结果也说明在烟草的发育过程中,不同性状相邻基因间也是一个整体,相互作用共同调控整个植株的发育过程。今后,进一步对基因分布密集的烟草染色体区段深入研究,探讨其遗传机制,具有十分重要的科学意义。

3.3 不同环境条件对性状 QTL 定位的影响

同一性状在不同环境下部分检测结果不一,很可能是各性状 QTL 与不同环境条件互作在基因表达水平上的差异造成的。有许多研究表明,与环境互作是特定染色体区段在不同环境下特定应激表达的结果,在不同环境下定位到的都是真实存在的。Li 等^[22]认为与环境互作的遗传基础主要表现在以下 3 个方面。一是在某一环境下表达,但不在另一个环境下表达,称之为在不同环境下表达的不一性。在本研究中,总钾和白粉病在福州各检测到 1 个加性 QTL,而在龙岩未检测出,正好也证明了这一点。二是在某一个环境下表达很强,但在另一个环境下表达很弱,称之为在不同环境下表达的差异性。在本研究中,叶长在福州只检测到一个 QTL,且贡献率只为 4.98%,而在龙岩却定位出 2 个 QTL (贡献率分别为 13.02%、3.86%),事实证明龙岩试点栽培水平较高,叶长基因效应得到了充分的表达,这与我

们调查的叶长农艺性状相符。三是在不同环境下表达的效应方向正好相反。本研究中,烟草作图群体栽培的 2 个环境(福州和龙岩)条件在温度、光强和水肥等方面都有较大的差异,影响了烟草的生长发育和性状的表现,所定位的 QTL 表现出一定的环境互作效应,证实了这一点。

3.4 关于 QTL 的加性、上位性与环境互作的影响

加性效应和上位性效应在不同环境下均能稳定表达且遗传力较高,可适用于烟草新品种的选育;而 QTL 与环境互作效应是不同环境下基因差异表达的结果,因此在用于分子标记辅助选择时应针对特定环境条件来进行^[23],对于在地域性特色品种的培育,应充分关注这些 QTL,如检测到的控制叶长的 QTL (表型变异为 21.87%~22.16%)、控制烟碱的 QTL (表型变异为 10.61%~11.37%)、控制茎叶夹角的 QTL (表型变异为 7.82%~8.69%)。尽管检测出的 QTL 解释的表型变异比例尚低,但获得的 QTL 分析结果,将为深入了解烟草重要性状的遗传基础提供重要的科学依据。

Julio 等^[3]和肖炳光等^[5]对烟草农艺性状、化学成分或烟气成分等进行 QTL 定位,而对白粉病的 QTL 分析尚未见报道。烟草白粉病病菌在病残体、茄科寄主或再生烟上越冬,借风、雨进行传播,其发病株率常达 100%,发病叶率一般 10~20%,严重的可达 60%以上,主要发生在大田期,导致烟叶产量和质量下降,造成严重经济损失。在大田条件下,根据植株抗白粉病相对强弱,进行不同等级划分,本研究从基因定位的水平上进行检测,表型变异贡献率为 11.63%,为今后白粉病的防治和分子标记辅助选择育种提供了重要依据,不过今后还要根据不同浓度的白粉病接菌试验来进一步验证。

对烟碱、总氮、叶长均检测到了加加上位性 QTL,其中控制叶长的 *qLL1-1* 本身具有加性效应,通过与 *qLL26-1* 互作可检测到上位性效应;其他检测到上位性效应的成对 QTL 则本身并不具有加性效应。上位性的重要性已在小麦^[24]、水稻^[25-26]、大豆^[27]、棉花^[28]等作物的 QTL 分析中被揭示出来。本研究表明在烟草重要性状的遗传控制中,上位性也具有重要作用,对于加加上位性 QTL,若单个 QTL 本身并不具有加性效应,如控制总氮的 *qTC2-1* 和 *qTC19-1*,则在分子标记辅助选择时,应选择成对的 QTL,而非单个 QTL,否则选择有可能是无效的。

4 结论

在两地检测到 2 个烟碱相关 QTL、2 个总氮相关 QTL、1 个总钾相关 QTL、4 个叶长相关 QTL、茎叶夹角和白粉病抗性相关 QTL 各 1 个, 其中包括 6 个加性效应 QTL 和 4 对加加上位性效应 QTL, 分布在第 1、第 2、第 19、第 11、第 26、第 10 和第 18 连锁群上。

References

- [1] Xiao B-G(肖炳光), Zhu J(朱军), Lu X-P(卢秀萍), Li Y-P(李永平), Bai Y-F(白永富). Genetic analysis for chemical constituents in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(12): 1557–1561 (in Chinese with English abstract)
- [2] Yang J, Zhu J. Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1268–1274
- [3] Julio E, Denoyes-Rothan B, Verrier J L, Dorlhac de Borne F. Detection of QTLs linked to leaf and smoke properties in *Nicotiana tabacum* based on a study of 114 recombinant inbred lines. *Mol Breed*, 2006, 18: 69–91
- [4] Xiao B-G(肖炳光), Xu Z-L(徐照丽), Chen X-J(陈学军), Shen A-R(申爱荣), Li Y-P(李永平), Zhu J(朱军). Genetic linkage map constructed by using a DH population for the flue-cured tobacco. *Acta Tabacaria Sin* (中国烟草学报), 2006, 12(4): 35–40 (in Chinese with English abstract)
- [5] Xiao B-G(肖炳光), Lu X-P(卢秀萍), Jiao F-C(焦芳蝉), Li Y-P(李永平), Sun Y-H(孙玉合), Guo Z-K(郭兆奎). Preliminary QTL analysis of several chemical components in flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(10): 1762–1769 (in Chinese with English abstract)
- [6] Cai C-C(蔡长春), Chai L-G(柴利广), Wang Y(王毅), Xu F-S(徐芳森), Zhang J-J(张俊杰), Lin G-P(林国平). Construction of genetic linkage map of burley tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) and genetic dissection of partial traits. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(9): 1646–1654 (in Chinese with English abstract)
- [7] Bai D, Reeleder R, Brandle J E. Identification of two RAPD markers tightly linked with the *Nicotiana debneyi* for resistance to black root rot of tobacco. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 1184–1189
- [8] Julio E, Verrier J L, Dorlhac de Borne F. Development of SCAR markers linked to three disease resistances based on AFLP within *Nicotiana tabacum* L. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 335–346
- [9] Yi Y H, Rufty R C, Wernsman E A. Identification of RAPD markers linked to the wildfire resistance gene of tobacco using bulked segregant analysis. *Tob Sci*, 1998, 42: 52–57
- [10] Liu X-X(刘晓侠), Wang L(王荔), Wen G-S(文国松), Yang Y-Q(杨艳琼). Screening and study of RAPD markers linked to tobacco black shank resistance gene *BsI₁₀*. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(5): 516–518 (in Chinese with English abstract)
- [11] Milla S R, Levin J S, Lewis R S, Rufty R C. RAPD and SCAR markers linked to an introgressed gene conditioning resistance to *Peronospora tabacina* D. B. Adam. in tobacco. *Crop Sci*, 2005, 45: 2346–2354
- [12] Moon H, Nicholson J S. AFLP and SCAR markers linked to tomato spotted wilt virus resistance in tobacco. *Crop Sci*, 2007, 47: 1887–1894
- [13] QTL Network 2.0. Institute of Bioinformatics, Zhejiang University, Hangzhou, China, 2005
- [14] McCouch S R, Cho Y G, Yang M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [15] Ma H-B(马红勃), Qi J-M(祁建民), Li Y-K(李延坤), Liang J-X(梁景霞), Wang T(王涛), Lan T(兰涛), Chen S-H(陈顺辉), Tao A-F(陶爱芬), Lin L-H(林荔辉), Wu J-M(吴建梅). Construction of a molecular genetic map of tobacco based on SRAP and ISSR markers. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(11): 1958–1963 (in Chinese with English abstract)
- [16] Li Y-K(李延坤). Construction of Genetic Linkage Map of Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). MS Dissertation of Fujian Agriculture and Forestry University, 2009 (in Chinese with English abstract)
- [17] Knapp S J, Bridges W C, Birkes D. Mapping quantitative trait loci using molecular marker linkage maps. *Theor Appl Genet*, 1990, 79: 583–592
- [18] Cai H W, Morishima H. Genomic regions affecting seed shattering and seed dormancy in rice. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 840–846
- [19] Richter T E, Pryor T J, Bennetzen J L, Hulbert S H. New rust resistance specificities associated with recombination in the *Rpl* complex in maize. *Genetics*, 1995, 141: 373–381
- [20] Hammond K E, Jones J D G. Plant disease resistance genes: unraveling how they work. *Can J Bot*, 1996, 73(suppl1-1): 495–505
- [21] Witsenboer H, Kesseli R V, Fortin M, Stangellini M, Michelmore R W. Sources and genetic structure of a cluster of genes for resistance to three pathogens in lettuce. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 178–188

- [22] Li Z K, Yu S B, Lafitte H R, Huang N, Courtois B, Hittalmani S, Vijayakumar C H M, Liu G F, Wang G C, Shashidhar H E, Zhuang J Y, Zheng K L, Singh V P, Sidhu J S, Srivantaneeyakul S, Khush G S. QTL \times environment interactions in rice: I. Heading date and plant height. *Theor Appl Genet*, 2003, 108: 141–153
- [23] Yadav R S, Bidinger F R, Hash C T, Yadav Y P, Yadav O P, Bhatnagar S K, Howarth C J. Mapping and characterisation of QTL \times E interactions for traits determining grain and stover yield in pearl millet. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 512–520
- [24] Zhang K P, Tian J C, Zhao L, Wang S S. Mapping QTLs with epistatic effects and QTL \times environment interactions for plant height using a doubled haploid population in cultivated wheat. *Genet Genomics*, 2008, 35: 119–127
- [25] Cao G-Q(曹刚强), Zhu J(朱军), He C-X(何慈信), Gao Y-M(高明), Wu P(吴平). QTL analysis for epistatic effects and QTL \times environment interaction effects on final height of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2001, 28(2): 135–143 (in Chinese with English abstract)
- [26] Yu S B, Li J X, Xu C G, Tan Y F, Li X H, Zhang Q. Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theor Appl Genet*, 2002, 104: 619–625
- [27] Shan D-P(单大鹏), Zhu R-S(朱荣胜), Chen L-J(陈立君), Qi Z-M(齐照明), Liu C-Y(刘春艳), Hu G-H(胡国华), Chen Q-S(陈庆生). Epistatic effects and QE interaction effects of QTLs for protein content in soybean. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(1): 41–47 (in Chinese with English abstract)
- [28] Zhang X-L(张先亮), Gao J-S(高俊山), Song G-L(宋国立), Liu F(刘芳). Additive and epistatic effects QTL analysis on upland cotton CRI-G6. *Mol Plant Breed* (分子植物育种), 2009, 7(2): 312–320 (in Chinese with English abstract)

欢迎订阅 2012 年《麦类作物学报》

《麦类作物学报》是由教育部主管、西北农林科技大学和国家小麦工程技术研究中心联合主办的专业性学术期刊，也是全国唯一的一份麦类作物专刊。主要刊载麦类作物(小麦、大麦、燕麦、黑麦等)遗传育种、生理生化、栽培管理、食品加工、产品贸易等方面有创见性的学术论文、领先水平的科研成果、学术报告、有新意的文献综述以及学术动态等。读者对象为国内外农业科技人员、农业院校师生及高级农业技术推广和管理人员。

本刊为“农业科学中文核心期刊”、“中国科技核心期刊”、“中国科技精品期刊”，现已被英国《国际农业与生物技术文摘》数据库(CABI)、美国《化学文摘》数据库(CA)、美国《剑桥科学文摘》数据库(CSA)、俄罗斯《文摘杂志》(AJ)数据库、日本《科学技术》数据库(JST)、波兰《哥白尼索引》数据库(IC)、《中国科学引文数据库》(核心库)等国内外多家权威性检索系统收录。影响因子排名已连续 3 年居全国农业期刊前 10 位。

本刊为双月刊，单月中旬出版，A4 开本，180 页码。每册定价 20.00 元，全年 120 元，国内刊号：CN61-1359/S，国际刊号：1009-1041。全国各地邮局均可订阅，邮发代号：52-66。漏订者可直接汇款至编辑部补订。国外总发行：北京中国国际图书贸易总公司，代号：1479B。

热忱欢迎国内外专家随时指导和赐稿，亦欢迎各有关课题组、单位和个人出版专辑、刊登广告。

地址：陕西杨凌 邠城路 3 号 《麦类作物学报》编辑部； 邮政编码：712100

联系人：华千勇 电话：(029)87082642(兼传真) E-mail：mlzw@chinajournal.net.cn

网址：<http://www.tcrop.net>；<http://mlzwx.alljournals.ac.cn/>(有在线投稿、在线查询稿件等在线办公系统)