

## 研究报告

## Research Report

# 基于重测序的烟草赤星病抗性关联 SNP 位点挖掘

王文静<sup>1</sup> 王凤龙<sup>1</sup> 焦芳婵<sup>2</sup> 孙光军<sup>3</sup> 宋光龙<sup>3</sup> 陈风雷<sup>3</sup> 王卫民<sup>4</sup> 吴晶晶<sup>4</sup> 王晓强<sup>1\*</sup>

1 中国农业科学院烟草研究所, 青岛, 266101; 2 云南省烟草农业科学研究院, 昆明, 650021; 3 中国烟草总公司贵州省公司, 贵阳, 550004; 4 浙江中烟工业有限责任公司, 杭州, 310000

\* 通信作者, wangxiaoliang@caas.cn

**摘要** 赤星病是烟草上的重要叶部病害, 每年给烟草生产造成巨大损失, 培育抗赤星病品种是防治烟草赤星病为害的根本措施, 而对赤星病抗性关联遗传位点的发掘、鉴定和利用是培育抗赤星病烟草品种的关键基础。本研究利用抗赤星病的烟草材料 Beinhart 1000-1 和加工品质好但不抗赤星病的烟草品种 K326, 通过种间杂交和 F1 代自交分离, 创建了 Beinhart 1000-1 和 K326 的 F2 代杂交分离群体。随后, 通过赤星病抗病性鉴定, 在 F2 代分离群体中选择了 19 株抗赤星病材料和 19 株感赤星病材料, 分别进行了基因组 DNA 提取, 并通过 BSA 法进行了基因组重测序。在重测序数据分析基础上结合表型鉴定结果, 鉴定出差异 SNP 位点约 170 万个, 进行了烟草赤星病抗性关联 SNP 位点分析, 找到赤星病抗性相关基因 10 个, 促进了烟草抗赤星病分子育种的发展。

**关键词** 烟草赤星病; 重测序; SNP

## Identification of SNPs Associated with Tobacco Brown-Spot Resistance Based on Re-sequencing

Wang Wenjing<sup>1</sup> Wang Fenglong<sup>1</sup> Jiao Fangchan<sup>2</sup> Sun Guangjun<sup>3</sup> Song Guanglong<sup>3</sup> Chen Fenglei<sup>3</sup> Wang Weimin<sup>4</sup> Wu Jingjing<sup>4</sup> Wang Xiaoliang<sup>1\*</sup>

1 Tobacco Research Institute, CAAS, Qingdao 266101; 2 Yunnan Academy of Tobacco Agriculture Sciences, Kunming, 650021; 3 Guizhou Tobacco company, Guiyang, 550004; 4 Zhengjiang Zhongyan Industry Co. Ltd, Hangzhou, 310000

\* Corresponding author, wangxiaoliang@caas.cn

DOI: 10.5376/mpb.cn.2021.19.0016

**Abstract** Brown-spot is an important leaf disease to tobacco, which causes huge yield loss on tobacco production annually. Development of brown-spot resistant cultivars is a great measure to reduce the yield reduction caused by this pathogen. Thus, identification and utilization of brown-spot resistance genes is of great value to tobacco resistance breeding. To identify brown-spot resistance molecular markers, we developed an F2 population with tobacco cultivars Beinhart 1000-1, an important brown-spot resistant cultivar, and K326, a brown-spot susceptible cultivar with good industrial processing qualities, in this study. And, 19 resistant lines and 19 susceptible lines were obtained by brown-spot resistance screening and were subjected to genomic re-sequencing. Then, marker-trait association analyses was carried out based on the phenotypic characteristics and the genomic re-sequencing data to identify SNPs associated with tobacco brown-spot resistance. These assays

本文首次发表在《分子与植物育种》上, 现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License, 协议对其进行授权, 再次发表与传播

收稿日期: 2021 年 4 月 6 日; 接受日期: 2021 年 4 月 6 日; 发表日期: 2021 年 4 月 13 日

引用格式: 王文静, 王凤龙, 焦芳婵, 孙光军, 宋光龙, 陈风雷, 王卫民, 吴晶晶, 王晓强, 2021, 基于重测序的烟草赤星病抗性关联 SNP 位点分析, 分子植物育种(网络版), 19(16): 1-6 (doi: 10.5376/mpb.cn.2021.19.0016) (Wang W.J., Wang F.L., Jiao F.C., Sun G.J., Song G.L., Chen F.L., Wang W.M., Wu J.J., and Wang X.Q., 2021, Identification of SNPs associated with tobacco brown-spot resistance based on re-sequencing, Fengzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding (online)), 19(16): 1-6 (doi: 10.5376/mpb.cn.2021.19.0016))

identified ~1.7 million differential SNPs and 10 genes associated with tobacco brown-spot resistance. Findings of this study are helpful for tobacco resistance breeding against brown-spot.

**Keywords** Tobacco brown spot; Re-sequencing; SNPs

赤星病是烟草(*Nicotiana tabacum* L.)生产上最具破坏性的叶部病害之一,广泛分布在世界各大烟区。该病主要在烟草生长后期发生,在条件适宜的年份经常大流行,给烟草产业造成巨大损失。目前对烟草赤星病的防治主要包括:种植抗病品种、使用化学药剂和采取合理栽培措施等手段,但是,从环境安全、农业生产及经济效益等方面考虑,培育烟草抗赤星病品种是最根本的解决方法。

在作物育种方面,分子育种技术可以克服育种周期长、偶然性大和效率低下等缺点,是一种高效的育种方法。然而,有关烟草赤星病抗性的形成机制多集中在传统遗传学领域,研究不够深入,抗病基因的鉴定还比较欠缺,限制了烟草的赤星病抗性分子育种进程。因此,对烟草赤星病抗性关联遗传位点进行发掘、鉴定和利用,开展烟草赤星病抗性分子育种,是解决烟草赤星病抗性的重要技术路径。随着分子生物学技术的发展,从基因组水平上对育种亲本进行系统的分析发掘与利用亲本中的抗性基因已成为一种重要研究方法,特别是近年来测序技术的飞速发展,已发展出多种高通量的分子标记鉴定技术,可以对亲本的抗性标记位点进行快速、全面的分析,推动分子育种工作进度。重测序是对基因组序列已知物种的不同个体进行基因组测序,分析个体或群体基因组序列差异性,揭示基因组水平分子突变和变异的高通量测序方法,目前已成为挖掘作物育种亲本分子标记的重要手段,并在水稻(*Oryza sativa* L.) (Qiu et al., 2017)、大豆 [*Glycine max* (Linn.) Merr.] (Torkmaneh et al., 2018)、番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) (张国儒等, 2019)、马铃薯 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) (尹明华等, 2020)、油菜 (*Brassica napus* L.) (胡鸣等, 2018)等作物上得到了应用。

雪茄烟 Beinhart 10001-1 是一个重要的抗赤星病烟草种质资源,在烟草赤星病抗病育种中具有重要应用价值,但对其抗赤星病的分子机制研究有限,赤星病抗性相关基因尚不明确(高亭亭等, 2014)。为挖掘烟草的赤星病抗性关联位点,本研究选用加工品质好但易感赤星病的烟草品种 K326 与 Beinhart1000-1 进行杂交构建了 F2 代杂交分离群体,并对 F2 代杂交分离群体进行了赤星病抗、感材料的鉴定,将筛选出的赤星病抗、感材料单株及对照材料进

行基因组重测序分析,挖掘鉴定样本赤星病抗性关联 SNP 位点,鉴定抗病候选基因,为抗赤星病烟草品种的培育奠定基础。

## 1 结果与分析

### 1.1 分离群体的构建及抗感性材料鉴定筛选

对 500 株 F2 代杂交分离单株的叶片赤星病接种试验表明 F2 代植株对赤星病产生了抗性分离,约有 19 株高抗赤星病烟草,186 株抗性较高,190 株抗性较低,及 20 株易感赤星病单株,另有一些难于判别的材料未作统计。随后,选取 19 株高抗植株和 19 株易感植株,提取了叶片材料基因组 DNA,将 DNA 样品送往天津诺禾致源生物公司进行重测序。提取的样品 DNA 电泳结果(部分)如图 1 所示。

### 1.2 基因组重测序及测序数据质量评估

本次测序共产生 233.952 G 的 raw data (初级测序数据),及 232.83 G 的 clean data (处理后测序数据),各样本的 raw data 在 40.693 ~96.656 G 之间,测序质量评估值为 Q20  $\geq$  97.03%、Q30  $\geq$  93.31%,GC 含量在 39.51%~39.63%之间(表 1)。因此,本次测序所获数据 GC 分布正常,测序数据量足,可用于进一步的数据分析。

### 1.3 与参考基因组比对情况

目前公开的栽培烟草基因组数据主要有白肋烟 TN90 和烤烟 K326 的基因组数据,相关信息可在 Sol Genomics Network (<https://solgenomics.net/>)网站查阅。本研究以 K326 的基因组数据作为参考基因组,参考基因组大小为 3 752 655 195 bp (表 2),分析结果显示重测序样本的数据与参考基因组的数据比对率在 98.53%~99.23%之间(表 3)。比对结果正常,可用于后续的变异位点检测及赤星病抗性关联位点分析。

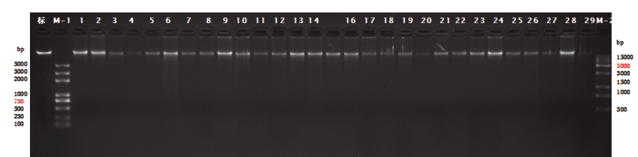


图 1 提取的重测序样品 DNA 电泳  
Figure 1 Electrophoresis of DNA samples

表 1 重测序数据质量评估数据表

Table 1 Statistics of quality evaluation of sequencing data

样本	原始测序长(bp)	过滤后数据(bp)	有效率 (%)	碱基错误率(%)	Q20 (%)	Q30 (%)	GC 含量(%)
sample	Raw bases (bp)	Clean bases (bp)	Effective rate (%)	Error rate (%)			GC content (%)
Beinhart	40 693 812 600	40 487 590 800	99.51	0.02	97.03	93.31	39.63
M1-19	96 601 975 200	96 136 657 500	99.52	0.02	97.67	94.75	39.54
R1-19	96 656 274 900	96 206 166 000	99.53	0.02	97.68	94.78	39.51
K326	49 708 476 900	49 208 598 000	99.00	0.02	96.93	93.21	40.88

表 2 参考基因组基本情况

Table 2 Basic statistics of reference genome

序列总数	基因组组装总长度	GC 含量(%)	N 区比例(%)	50%组装序列逾越值	90%组装序列逾越值
Seq number	Total length	GC contents (%)	Gap rate (%)	N50 length	N90 length
382 373	3 752 655 195	39.02	4.11	346 290	14 544

表 3 重测序深度及基因组覆盖度统计

Table 3 Statistics of sequencing depth and coverage

样本	比对条数	总条数	比对率(%)	平均测序深度	1X 覆盖度(%)	4X 覆盖度(%)
Sample	Mapped reads	Total reads	Mapping rate (%)	Average depth (X)	Coverage 1X (%)	Coverage 4X (%)
K326	324 912 310	328 057 320	99.04	10.63	97.94	88.97
Beinhart	265 943 761	269 917 272	98.53	9.16	98.16	89.78
M1-19	635 621 372	640 911 050	99.17	17.9	99.4	98.17
R1-19	636 404 620	641 374 440	99.23	17.66	99.4	98.14

## 1.4 SNP 位点检测及注释

通过赤星病抗、感两个群体的重测序数据与参考基因组数据的比对, 2 个样本共检测到 1 695 975 个 SNP 位点, 其中转换型 SNP 位点有 1 141 360 个, 颠换型 SNP 位点有 554 615 个, 转换型 SNP 位点数量与颠换型 SNP 位点数量的比率为 2.057。结果分析发现, SNP 位点的变异主要集中在基因间区, 其比例约占总数的 95.51%; 其次是内含子区域, 其比例约占总数的 2.25%; 发生在基因上下游 1 kb 区域内的变异位点共有 8 800 多个, 其比例约占总数的 0.52%; 发生在外显子区域的同义与非同义 SNP 变异位点约占总数的 1.22% (表 4)。基因间区及内含子区域的变异大多与基因表达和转录水平的剪切调控有关, 大量变异位点发生在这两个区域初步表明用于建库重测序的 Beinhart1000-1 和 K326 之间的差异与转录水平的调控高度相关。

## 1.5 烟草赤星病抗性关联基因筛选

基因差异是生物特性的决定因子, 然而, 有关赤星病抗性的研究主要还集中在传统遗传学研究, 明确的赤星病抗性决定基因还未得到克隆鉴定。本研

究在比较分析 Beinhart1000-1 和 K326 的赤星病抗、感分离群体的 SNP 位点差异基础上, 鉴定了 10 个赤星病抗性关联基因, 这些基因涉及到生物体内的多个重要生物过程, 包括: 蛋白泛素化降解系统、能量代谢、钾转运、精氨酸合成等与生物体重要生理过程相关的基因(表 5)。

## 2 讨论

雪茄烟品种 Beinhart1000-1 是重要的抗赤星病资源, 多年来各国科学家对其进行了大量研究工作。第一张烟草 SSR 遗传图谱于 2007 年公布(Bindler et al., 2007), 相比于其他主要农作物, 烟草 QTL 定位研究起步较晚。高亭亭等(2014)的研究结果表明 Beinhart1000-1 的赤星病抗性由显性基因控制, 共获得 2 个抗赤星病 QTL 位点, 分别位于 7 号和 15 号连锁群上。童治军等(2019)利用 Beinhart1000-1 和感病烤烟品种红花大金元创建的 F2 单株群体构建了一张包含 670 个 SSR 标记的烟草遗传连锁图谱, 通过全基因组检测获得 2 个与烟草赤星病抗性相关的 QTL, 分别位于第 20 和 23 连锁群上, 且这 2 个 QTL 等位基因均来自抗病亲本 Beinhart1000-1。净叶黄是另一

表 4 SNP 统计注释

Table 4 SNP statistical annotation results

变异位点分类	变异位点数量
Category	Number of SNPs
基因上游 1 kb 区	8429
Upstream 1 kb	
外显子区	-
Exonic	
终止密码子获得	101
Stop gain	
终止密码子丧失	40
Stop loss	
同义变异	12 151
Synonymous	
非同义变异	8 494
Non-synonymous	
内含子区	38 113
Intronic	
剪接位点	29
Splicing	
基因下游 1 kb 区	8646
Downstream 1 kb	
同属两个基因上下游 1 kb 区	204
upstream/downstream	
基因间区	1 619 768
Intergenic	
转换	1 141 360
Ts, transitions	
颠换	554 615
Tv, transversions	
转换/颠换比	2.057
ts/tv	
差异总数	1 695 975
Total	

个我国烟草育种上应用的主要赤星病抗源,近几年对其遗传规律也进行了相关研究。蒋彩虹等(2012)的研究结果表明净叶黄对赤星病的抗性由单基因和微效多基因调控,并定位到一个与抗性基因相关的 SSR 分子标记。冯莹等(2015)的研究结果表明净叶黄和 Beinhart1000-1 的赤星病抗性均受两对加性-完全显性主基因+加性-显性多基因控制,表明赤星病的抗性遗传以主基因效应为主,并且受环境影响较大。以上研究主要集中在传统遗传学研究领域,对抗性基因的 QTL 分布进行了研究,但并没有鉴定到具体的抗性相关基因。

本研究采用高通量重测序方法对由 19 个抗赤

星病烟草和 19 个感赤星病烟草构成的群体材料进行 SNP 差异位点分析,并对烟草的赤星病抗性关联基因进行了鉴定。测序结果显示不同抗性的烟草群体之间存在着全基因组水平的丰富变异,各样本的差异 SNP 位点数目约 170 万。在分析烟草赤星病抗、感群体的 SNP 差异位点基础上,本研究共鉴定出 10 个赤星病抗性关联基因,其中包括精氨酸琥珀酸合成酶,这与精氨酸可以调节植物抗病性的研究结果相一致,精氨酸及其代谢产物能够调节植物的抗病性,外源精胺可通过活性氧(ROS)激活植物防卫基因和超敏反应(hypersensitive response, HR),实现系统获得抗性(杨洪强和高华君,2007);筛选到的抗性基因还包括 E3 泛素连接酶 MARCH8 类似物,前人研究证实泛素蛋白酶系统参与植物胁迫感应并激活其下游反应,与植物抗病性密切相关(胡婷丽等,2014)。此外,本研究筛选到的钾转运因子 6 类似物、肌醇需求酶 1、能量代谢相关基因 ADP-核糖基化因子等是生物体内重要生理过程的组成蛋白。综上所述,本研究筛选到的基因涉及的信号通路有泛素化、能量代谢、叶绿体、微量元素运输等重要生物过程,表明烟草体内重要信号通路参与了对赤星病的抗性调控,对揭示烟草抗赤星病机理有重要意义,为烟草抗赤星病分子育种提供一定基础。

### 3 材料与方法

#### 3.1 试验材料

本实验以烟草抗性品种 Beinhart 1000-1 和 K326 为试验材料,这两个品种均为烟草所植保中心自己保存。试验中所用的烟草赤星病病原菌在烟草研究所植物保护中心实验室自己保存。

#### 3.2 分离群体抗感性材料的鉴定筛选

通过人工杂交的方式创建烟草赤星病抗性材料 Beinhart1000-1 与易感材料 K326 的 F1 代材料,并通过 F1 代材料的自交培育了 Beinhart1000-1 和 K326 的 F2 代分离群体 500 株。利用人工接种鉴定的方法对获得的 F2 代杂交群体材料进行赤星病抗、感材料的鉴定,分别选取有代表性的抗性材料和敏感材料,用于后面的重测序分析。

#### 3.3 DNA 提取与质量检测

从 500 株烟草 F2 代中筛选出 19 株高抗赤星病植株和 19 株感病植株作为试验样品。使用 CTAB 法提取样品叶片材料基因组 DNA,将 DNA 合格样品

表 5 赤星病抗性关联基因注释

Table 5 Annotation of brown spot resistance associated genes

变异类型	基因 ID	染色体	参照碱基	变异碱基	候选基因	长度
Mutation type	Gene ID	Chromosome	Reference base	Variant base	Candidate gene	Length
非同义变异 Nonsynonymous	gene_83097	Ntab-K326_	T	C	解毒因子 35	1524
		AWOJ-SS9444			DETOXIFICATION 35-like	
	gene_13202	Ntab-K326_	A	G	精氨基琥珀酸裂合酶	927
		AWOJ-SS12881			Argininosuccinate lyase, chloroplastic	
基因上游区 Upstream	gene_18929	Ntab-K326_	T	C	肌醇需求酶	2253
		AWOJ-SS14378			Serine threonine- kinase endoribonuclease IRE1a isoform X1	
	gene_31909	Ntab-K326_	T	C	SGT1 同源物	1113
基因上游区 Upstream	gene_14532	Ntab-K326_	C	T	托品酮还原酶同源异构体	930
		AWOJ-SS132			Tropinone reductase homolog isoform X1	
	gene_54445	Ntab-K326_	A	G	长链生物合成 2a	966
		AWOJ-SS350			Long chain base biosynthesis 2a	
	gene_56603	Ntab-K326_	C	A	ADP-核糖基化因子	414
		AWOJ-SS3753			ADP-ribosylation factor 8A	
	gene_23035	Ntab-K326_	T	G	钾转运因子 6	780
		AWOJ-SS15732			Potassium transporter 6-like	
gene_35149	Ntab-K326_	C	T	E3 泛素连接酶 MARCH8	621	
	AWOJ-SS18578			E3 ubiquitin- ligase MARCH8-like		
gene_3738	Ntab-K326_	T	C	环核苷酸门控离子通道 1	1473	
	AWOJ-SS1077			Cyclic nucleotide-gated ion channel 1-like		

送往天津诺禾致源生物公司进行重测序。

### 3.4 文库构建与测序

文库的构建采用 TruSeq Library Construction Kit 进行。将质量检验合格的 DNA 样品通过 Covaris 破碎机随机打断成长度为 350 bp 的片段，然后严格按照 TruSeq Library Construction Kit 说明书的步骤完成整个文库的制备。构建好的文库通过 illumina HiSeqTM PE150 进行测序。

### 3.5 SNP 检测及注释结果统计

将有效测序数据通过 BWA 软件 (参数: mem-t 4-k 32-M) 比对到参考基因组。再通过 ANNOVAR 软件工具对检测出的基因变异进行功能注释，寻找所测样本与参考基因组之间存在的差异性基因。

### 作者贡献

王文静是本研究的实验设计和实验研究的执行人;王凤龙,焦芳婵及孙光军完成数据分析,论文初稿的写作;宋光龙,陈风雷,王卫民和吴晶晶参与实验设计,试验结果分析以及参与论文修改;王晓强是

项目的构思者及负责人,指导实验设计,数据分析,论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

### 基金项目

本研究由中国农业科学院创新团队经费 (ASTIP-TRIC04)、中国烟草总公司云南省公司项目 " 优质抗病烤烟新品种选育 " (2019530000241001)、中国烟草总公司贵州省公司项目 " 贵州烟草叶斑类病害成灾规律与绿色防控技术示范 "(201920)共同资助。

### 参考文献

- Bindler G., Hoeven R van der., Gunduz I., Plieske J., Ganai M., Rossi L., Gadani F., and Donini P., 2007, A microsatellite marker based linkage map of tobacco. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(2): 341-349.
- Feng Y., Jiang C.H., Cheng L.R., Yang A.G., Zheng J.Y., Zhao Q.H., Yang X.F., Yin H.L., and Feng Q.F., 2015, Genetic analysis of two resistance sources to tobacco brown spot, *Zhongguo Yancao Kexue (Chinese Tobacco Science)*, 36 (5): 1-7. (冯莹, 蒋彩虹, 程立锐, 杨爱国, 郑吉云, 赵清海, 杨修峰, 尹华玲, 冯全福, 2015, 两个烟草赤星病抗源的遗

- 传分析, 中国烟草科学, 36(5): 1-7.)
- Gao T.T., Jiang C.H., Luo C.G., Yang A.G., Cheng L.R., and Dai S.S., 2014, Mapping of quantitative trait loci affecting resistance to brown spot in tobacco line Beinhart1000-1, *Zhuoguo Yancao Xuebao (Acta Tabacaria Sinica)*, 20 (2): 104-107. (高亭亭, 蒋彩虹, 罗成刚, 杨爱国, 程立锐, 代帅帅, 2014, Beinhart1000-1 抗赤星病基因的 QTL 定位, 中国烟草学报, 20(2):104-107.)
- Hu M., Yao S.L., Ceng X.H., Liu Y.Y., Ma L.X., Xiang Y., Huang J.Y., Tong C.B., and Liu S.Y., 2018, Genomic variation of spring, semi-winter and winter *Brassica napus* by high-depth DNA re-sequencing, *Zhongguo Youliao Zuowu Xuebao (Chinese Journal of Oil Crop Sciences)*, 40 (4): 469-478. (胡鸣, 姚圣黎, 程晓晖, 刘越英, 马立新, 向阳, 黄军艳, 童超波, 刘胜毅, 2018, 基于高深度重测序的春性、半冬性和冬性甘蓝型油菜基因组遗传变异分析, 中国油料作物学报, 40(4): 469-478.)
- Hu T.L., Li W., Liu X. L., and Dai L.Y., 2014, The role of ubiquitination in plant disease resistance, *Weishengwuxue Tongbao (Microbiology China)*, 41 (6): 1175-1179. (胡婷丽, 李魏, 刘雄伦, 戴良英, 2014, 泛素化在植物抗病中的作用, 微生物学通报, 41(6): 1175-1179)
- Jiang C.H., Luo C.G., Ren M., Yang A.G., Feng Q.F., and Wang Y.Y., 2012, A SSR Marker Tightly Linked to the Resistant Gene of Jingyechuang on Tobacco Brown Spot, *Zhongguo Yancao Kexue (Chinese tobacco science)*, 33(1): 19-22. (蒋彩虹, 罗成刚, 任民, 杨爱国, 冯全福, 王元英, 2012, 一个与净叶黄抗赤星病基因紧密连锁的 SSR 标记, 中国烟草科学, 33(1): 19-22.)
- Qiu J., Zhou Y.J., Mao L.F., Ye C.Y., Wang W.D., Zhang J.P., Yu Y.Y., F F., Wang Y.F., Qian F.J., Qi T., Wu S.L., Sultana M.H., Cao Y.N., Wang Y., Timko M. P., Ge S., Fan L. J., and Lu Y.L., 2017, Genomic variation associated with local adaptation of weedy rice during de-domestication, *Nature Communications*, 15323: 1-12.
- Tong Z.J., Zhang Y.H., Chen X.J., Zeng J.M., Fang D.H., and Xiao B.G., 2019, Mapping of quantitative trait loci conferring resistance to brown spot in cigar tobacco cultivar Beinhart1000-1, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 45 (3): 477-482. (童治军, 张谊寒, 陈学军, 曾建敏, 方敦煌, 肖炳光, 2019, 雪茄烟品种 Beinhart1000-1 赤星病抗性基因的 QTL 定位, 作物学报, 45(3): 477-482.)
- Torkamaneh D., Laroche J., Tardivel A., O'Donoghue L., Cober E., Rajcan I., and Belzile F., 2018, Comprehensive description of genomewide nucleotide and structural variation in short-season soybean, *Plant Biotechnology Journal*, 16: 749-759.
- Yang H.Q., and Gao H.J., 2007, Physiological function of arginine and its metabolites in plants, *Zhiwu Shengli Yu Fenzi Shengwuxue Xuebao (Journal of Plant Physiology and Molecular Biology)*, 33 (1): 1-8. (杨洪强, 高华君, 2007, 植物精氨酸及其代谢产物的生理功能, 植物生理与分子生物学学报, 33: 1-8.)
- Yin M.H., Wang Q., Zhang H.L., Cai X.H., Xu C.Q., Chen F.L., Liu S.Y., Zhang Q.W., Cai H., and Chen R.H., 2020, Whole genome re-sequencing analysis of alpine potato and local farm potato in Huaiyu mountain under high altitude habitats, *Jiyinzuxue Yu Yingyong Shengwuxue (Genomics and Applied Biology)*, 39(3): 1198-1207. (尹明华, 王钦, 张红蕾, 蔡晓华, 徐呈琦, 陈芳丽, 刘舒雅, 张启薇, 蔡红, 陈荣华, 2020, 高海拔生境下怀玉山高山马铃薯和本土农家薯的全基因组重测序分析, 基因组学与应用生物学, 39(3): 1198-1207.)
- Zhang G.R., Tang Y.P., Yang T., Patiguli, Wang B., Li N., Wang J., Li X.Q., Yu Q.H., and Yang S.B., 2019, Development of InDel markers for tomato based on re-sequencing data, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 17 (14): 4692-4697. (张国儒, 唐亚萍, 杨涛, 帕提古丽, 王柏柯, 李宁, 王娟, 李晓琴, 余庆辉, 杨生保, 2019, 基于重测序番茄 InDel 标记的开发, 分子植物育种, 17(14): 4692-4697.)