



## 研究报告

## Research Report

# 烤烟易烤性连锁标记的适用性验证

王春凯<sup>1,2</sup>, 任民<sup>1</sup>, 徐秀红<sup>1,3</sup>, 许家来<sup>3</sup>, 王传义<sup>1</sup>, 李青山<sup>1,2</sup>

1. 中国农业科学院烟草研究所, 农业部烟草生物学与加工重点实验室, 青岛, 266101
2. 中国农业科学院研究生院, 北京, 10081
3. 山东烟草研究院, 济南, 250098

✉ 通讯作者: [xuxiuhong@caas.cn](mailto:xuxiuhong@caas.cn)      ✉ 作者

分子植物育种, 2016年, 第14卷, 第3篇      doi: 10.5376/mpb.cn.2016.14.0003

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

王春凯等, 2016, 烤烟易烤性连锁标记的适用性验证, 分子植物育种(online), 14(3): 1016-1023 (doi: 10.5376/mpb.cn. 2016.14.0003)

引用格式(英文):

Wang et al., 2016, Validation on Applicability of Markers Linked to Easy Curing of Cured Tobacco, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding), 14(3): 1016-1023 (doi: 10.5376/mpb.cn2016.14.0003)

**摘要** 烤烟的易烤性影响了烘烤过程中的变黄过程, 直接影响烤后烟叶的外观质量。本研究对5个与烤烟易烤性紧密连锁的分子标记进行了有效性检测。结果表明, 在云烟85和大白筋599组合的F<sub>2</sub>群体中利用亲本带型进行分离群体分组, 除标记PT53143外, 其余4个标记其组间易烤性差异均达到显著以上水平; 在自然群体中, 以易烤品种云烟85的等位基因型为优异基因型, 根据供试品种含有优异基因型位点的数量多寡可将24份品种分为两组, 且两组之间易烤性差异达到了显著水平, 进一步的遗传多样性分析揭示了易烤性较好一组的供试位点明显趋向保守, 存在典型的选择牵连效应, 推测供试位点附近极有可能存在与易烤性调控有关的基因。本研究不但验证了供试标记的可用性, 同时也提出了一种利用供试标记进行烤烟易烤性分子鉴定和筛选的策略, 为今后烤烟品种易烤性改良和新品种选育提供了一定的技术基础。

**关键词** 烤烟; 易烤性; SSR分子标记; 适用性

## Validation on Applicability of Markers Linked to Easy Curing of Cured Tobacco

Wang Chunkai<sup>1,2</sup> Ren Min<sup>1</sup> Xu Xiuhong<sup>1,3</sup> Xu Jialai<sup>3</sup> Wang Chuanyi<sup>1</sup> Li Qingshan<sup>1,2</sup>

1. Tobacco Research Institute of CAAS, Key laboratory of Tobacco Biology and Processing of Ministry of Agriculture, Qingdao, 266101;
2. Graduate School of CAAS, Beijing, 100081;
3. Tobacco Research Institute of Shandong, Jinan, 250098

✉ Corresponding author, [xuxiuhong@caas.cn](mailto:xuxiuhong@caas.cn);      ✉ Authors

**Abstract** Exterior quality of cured tobacco was directly subject to easy curing that affects the yellowing process of curing. Five markers linked to easy curing were tested in efficiency. The results showed that the individuals in F<sub>2</sub> population by crossing Yunyan85 and Dabaijin599 were grouped according to the banding patterns of the two parents. Difference of easy curing was showed in significant level or above between two groups in four markers except for the marker PT53143. In natural population where the allele of easy curing cultivar Yun85 was defined as excellent genotype, 24 materials were grouped into two according to the number of excellent allele that the tested cultivars have, and difference between the two groups was in significant level. Furthermore, the genetic diversity analysis revealed obviously that the tested locus of the better group leaned into conservative, which was a typical symbol of hitchhiking effects. It was speculated that genes related to regulating easy curing exists probably near these locus. In the research, the availability of the tested markers have been verified and strategies of using tested markers to make identification and selection have been suggested to supply a technique foundation for promotion of easy curing potential and breeding.

**Keywords** Cured tobacco; Easy curing; SSR molecular marker; Applicability

## 研究背景

烟草作为重要的经济作物, 其烟叶品质备受关注, 而烘烤过程是影响烟叶品质的关键环节。生产实践中, 根据烟叶的烘烤特性来制定相应的烘烤工艺。易烤性作为烘烤特性的重要组成部分, 体现在烘烤过程中的变黄期中, 烟叶的变黄、脱水的难易程度及同步程度(倪超等, 2011), 主要受

收稿日期: 2016年01月13日

接受日期: 2016年02月15日

发表日期: 2016年02月20日

基金项目: 本研究由国家烟草专卖局烟草基因组计划重大专项(110201301008[JY-08]); 中国烟草总公司科技重点项目(110201002017)和国家公益性行业(农业)科研专项(201203091)共同资助。



品种基因型的影响。因此, 选育出易烤性好的品种成为保障烤后烟叶品质的重要环节。但是, 针对易烤性直接开展鉴定和选择, 存在着成本高、耗时长、易受环境影响等困难, 因此烤烟品种的易烤性育种和品种改良长期难以取得突破性进展。随着分子标记技术的出现, 为人们从分子水平上研究和鉴定烟草性状变异提供了技术基础。利用与烤烟易烤性紧密连锁的分子标记或功能标记, 可以在苗期、早代、室内进行有效的选择, 从而加速育种过程提高育种效率, 还可以避免环境条件的干扰。

目前, 烟草分子标记的开发和高密度遗传图谱的构建已经取得很大进展(Lin et al., 2001; Julio et al., 2006; Bindler et al., 2007; Bindler et al., 2011; Julio et al., 2006; 马红勃等, 2008), 而且不同类型的遗传图谱已经成功地应用到某些重要性状的 QTL 定位研究中(肖炳光等, 2006; 肖炳光等, 2007), 其中, 谭效磊等 (2012) 利用易烤性好的烤烟品种云烟 85 和易烤性差的烤烟品种大白筋 599 杂交得到的 F<sub>2</sub> 群体, 借助 SSR 分子标记技术, 构建了一个 17 个连锁群、75 个标记的烤烟遗传连锁图, 对烤烟易烤性进行了 QTL 定位分析, 共检测到 4 个 QTL。中国农业科学院烟草研究所还利用相同的群体, 在谭晓磊的研究基础上, 扩大了样本容量和标记密度, 成功定位了一系列与烤烟易烤性相关的 QTL 位点, 具有良好的应用前景(将另文发表)。通常情况下, 任何连锁标记在进入应用之前都必须进行适用性验证(Zhang et al., 2003; Romagosa et al., 1999), 但是目前关于烤烟易烤性相关标记的有效性验证还尚未有报道。为此本研究对检测出的 5 个遗传贡献率较高, 较稳定的 SSR 标记在分离群体和自然群体中开展了有效性和适用性验证研究。

## 1 结果与分析

### 1.1 供试群体易烤性表型鉴定

供试 F<sub>2</sub> 群体的易烤性变黄指数平均值为

表 1 F<sub>2</sub> 群体表型正态分布检验

Table 1 Test of normal distribution of phenotype in F<sub>2</sub> population

	容量	均值	标准差	极大值	极小值	K-S 值	P
	Volume	Mean	Std.	Max	Min	K-S value	
F <sub>2</sub> 群体	200	55.72%	15.87%	96.04%	55.95%	1.046	0.223
Population F <sub>2</sub>							

55.72%, 变异幅度为 19.52%~89.52%, 其次数分布如图 1 所示, 经检验符合正态分布(表 1)。供试自然群体的易烤性变黄指数平均值为 79.12%, 最大值是秦烟 96, 变黄指数为 96.04%, 最小值是革新三号, 变黄指数为 55.95% (图 2)。

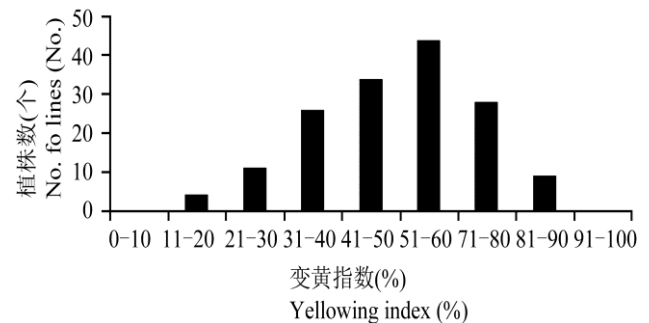


图 1 F<sub>2</sub> 群体变黄指数次数分布

Figure 1 Distribution of the number of yellowing index in F<sub>2</sub> population

### 1.2 供试标记的遗传多样性分析

对 5 个供试 SSR 标记, 在自然群体上的遗传多样性进行了分析(表 2)。结果表明: 在供试群体中共扩增到 12 条多态性位点(条带), PT20391 和 Sca878 均检测到 3 个多态性位点, 其余引物各检测到 2 个多态性位点。供试群体的总体遗传多样性 Nei 指数为 0.4178, Shannon 指数为 0.6634。标记 PT20391 和 Sca878 的遗传多样性最为丰富。聚类分析结果如图 3 所示, 供试群体在图中虚线所示的位置可分为 2 个类群, 类群 I 包含了易烤亲本云烟 85 等 12 个品种, 类群 II 包含了不易烤亲本大白筋 599 等 12 个品种。由图 3 可知, 2 个类群间存在较大的遗传差异, 图中类群 II 的品种聚类关系非常发散, 说明具有较高的遗传多样性; 而类群 I 的品种都聚集在一起, 说明该类群的遗传多样性非常低。分别统计 2 个类群的遗传多样性也说明, 类群 II 的遗传多样性高于类群 I。类群 II 的 Nei 指数为 0.453 2, Shannon 指数为 0.664 4, 类群 I 的 Nei 指数为 0.017 4, Shannon 指数为 0.057 4。

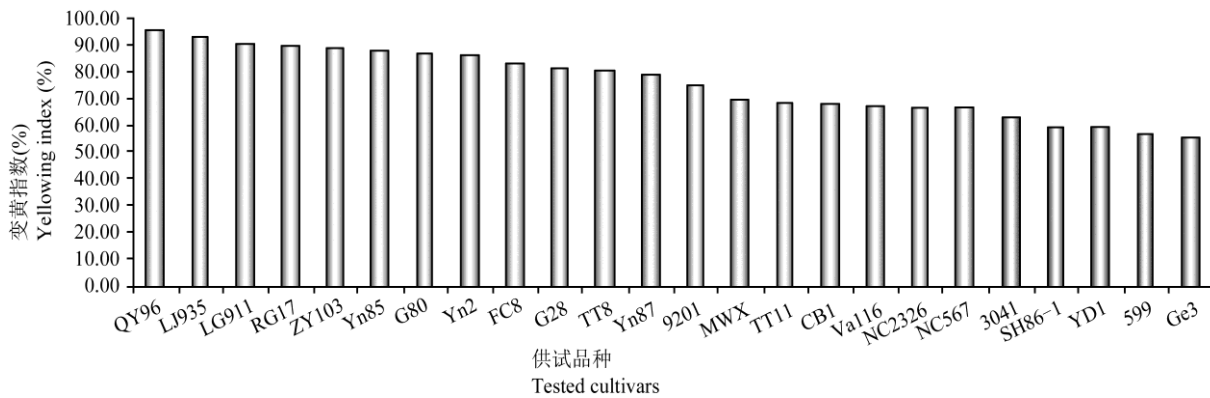


图 2 供试自然群体变黄指数分布

Figure 2 Distribution of yellowing index in tested natural population

表 2 供试群体内遗传多样性指数

Table 2 Genetic diversity index within tested population

类群	份数	Nei 指数	Shannon 指数
Group	No.	Nei index	Shannon index
类群 I	12	0.0174	0.0574
Group I			
类群 II	12	0.4532	0.6644
Group II			
总群体	24	0.4178	0.6634
Total			

### 1.3 基于分离群体的供试标记选择效率验证

逐一 对 5 个 供 试 SSR 标 记 进 行  $F_2$  分 离 群 体 分 型, 分 别 去 掉 杂 合 个 体 后, 依 据 亲 本 云 烟 85 和 大 白 筋 599 的 带 型, 将 供 试 群 体 分 成 两 组。计 算 两 组 材 料 的 易 烤 性 均 值 并 做 方 差 分 析(表 3)。除 标 记 PT53143 外, 其 余 标 记 PT51976、Sca878、PT55400、PT20391 的 两 种 带 型 个 体 间 易 烤 性 均 值 差 异 均 达 显 著 或 极 显 著 水 平。表 明 利 用 后 述 4 个 SSR 标 记

对分离群体材料易烤性选择是有效的。

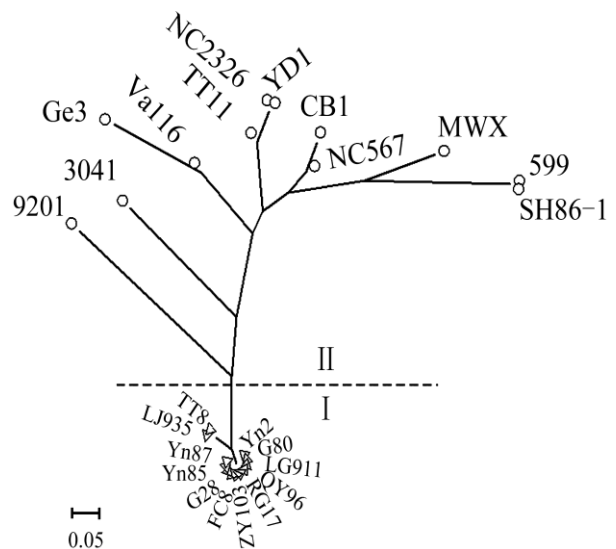


图 3 24 份供试材料的聚类关系

Figure3 Cluster relation of 24 tested materials

表 3 5 对 SSR 引物不同基因型间的变黄指数方差分析

Table3 Variation analysis of yellowing index of marker genotype of five pairs of SSR primers

标记	基因型	个体数	平均值	F 值	P
Markers	Genotype	No. of plants	Mean	F value	
PT51976	+	45	64.63	9.289**	0.003
	-	35	55.33		
Sca878	+	50	60.44	4.918*	0.029
	-	47	53.97		
PT55400	+	39	61.58	11.420**	0.001
	-	37	50.03		
PT53143	+	47	60.06	0.470ns	0.495
	-	53	57.93		
PT20391	+	46	62.40	4.170*	0.044
	-	58	53.05		

注: +代表与母本云烟 85 一致的带型; -代表与父本大白筋 599 一致的带型

Note: + represents the type same with female parent Yun85 and - represents the type same with male parent Dabaijin599



#### 1.4 基于自然群体的供试标记选择效率验证

为了进一步验证 5 个供试 SSR 对烤烟品种易烤性评价与鉴定的有效性, 本研究又对由 24 份烤烟品种组成的供试自然群体进行了标记扩增和检测。统计供试品种中来源于云烟 85 的目标 QTL 等位位点的数量, 分型情况(表 4)。结果表明, 全部供试材料可分为 2 组极端类型。一组含有全部目标 QTL 等位位点(组 I, 有效位点数等于 5), 包括云烟 85 等 12 份品种; 另一组不含或含有少量目标 QTL 等位位点(组 II, 有效位点数小于等于 2), 包括剩余的 12 份品种。进而对组 I 和组 II 间易烤性差异进行方差分析, 结果表明, 组 I 的易烤性好于组 II, 且差异达到极显著水平(图 4; 表 5)。此外, 该分组方式也与 1.2 中的聚类结果完全一致。

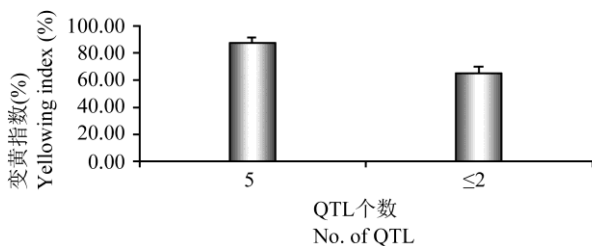


图 4 两组供试烤烟品种变黄指数的均值比较

Figure 4 Comparison of yellowing index mean between the two groups

## 2 讨论

烤烟易烤性连锁标记的获得, 可以进行分子标记辅助育种, 提高育种效率。在筛选与易烤性相关的标记的同时, 需要对已有分子标记的效应进行检验和验证。因为影响分子辅助选择育种的因素较复杂, 其主要的原因包括: 首先, 表型的遗传率影响分子标记的选择效率, 过高过低的遗传率都会影响选择效率, 应在中度(0.3~0.4)为好 (Moreau et al., 1998)。其次, 标记与目的基因的连锁的紧密程度会影响分子标记的选择效率, 连锁越紧密, 选择的可靠性会越高。还有分子标记的数目对标记的选择效率也有影响, 利用 6 个标记时效率最佳, 过多的分子标记在低世代时选择效率降低, 过少的标记同样也会降低选择效率 (Gimelfarb and Lande, 1994)。因此, 为了将分子标记的鉴定和分子标记辅助选择有效的结合, 本研究对 5 个与易烤性连锁的标记在  $F_2$  群体和自然群体中进行应用性验证。 $F_2$  群体验证的结果发现,

除标记 PT53143 外, 其余标记 PT51976、Sca878、PT55400、PT20391 的两种带型个体间易烤性均值差异均达显著或极显著水平, 说明分子标记在  $F_2$  群体上具有一定的选择效率, 可以有效地区分易烤性性状不同的单株。在自然群体上, 根据含云烟 85 的目标 QTL 等位位点的数量多寡将 24 个品种分为两类, 并且两类群体的易烤性均值差异达到极显著水平。进一步证明分子标记在种质资源的筛选是有效的。通过对自然群体的遗传多样性分析和聚类分析还发现, 包含易烤亲本云烟 85 的类群遗传多样性显著低于不易烤亲本的类群, 这种结果符合选择牵连效应 (Palaisa et al., 2004; Lukens and Doebley, 2001; Andolfatto, 2001), 进而推测在标记的周围很有可能存在与易烤性相关的基因。

本研究所验证的 5 个分子标记可以应用于对种质资源的筛选与鉴定, 根据含有目的基因的数量, 可以作为选择易烤性好坏的评价依据。在种质资源的分子鉴定和育种群体的分子筛选时, 可以选择含有全部优异等位位点的材料, 淘汰不含或含有少量优异等位位点的材料。由于目前所用标记还属于初定位, 距离目的基因还有较长距离。接下来还应进行 QTL 的精细定位研究以及目的基因的分子克隆。从而获得更加有效的连锁标记或功能标记, 以提高选择效率和准确性, 最终实现个体水平的精确选择。

## 3 材料与方法

### 3.1 供试材料

#### 3.1.1 供试分离群体

分离群体以云烟 85 (易烤性好) 和大白筋 599 (易烤性差) 为亲本, 构建了  $F_2$  群体, 共含有 200 个单株, 于 2014 年种植在中国农业科学院烟草研究所青岛即墨试验农场。

#### 3.1.2 供试自然群体

根据种质鉴定记录, 从中国烟草种质资源中期库中挑选出了 24 份易烤性较好和较差的品种资源(表 6), 于 2014 年种植在山东诸城试验农场。

### 3.2 用于易烤性验证的分子标记

供试分子标记来自中国农业科学院烟草研究所已检测到与易烤性紧密相关的标记(表 7)。所用 SSR 引物包括中国农业科学院烟草研究所自主开发引物和 Bindler 等(2007, 2011)发布的引物。





表 4 24 份供试品种变黄指数和检测到的 QTL 数量

Table 4 The number of QTL detected and yellowing index of 24 tested cultivars

品种 Varieties	变黄指数(%) Yellowing index	有效位点数 No. of effective locus	PT51976	Sca878	PT55400	PT53143	PT20391
Yn85	88.18	5	1	1	1	1	1
Yn87	79.38	5	1	1	1	1	1
G28	81.82	5	1	1	1	1	1
FC8	83.23	5	1	1	1	1	1
LG911	90.99	5	1	1	1	1	1
G80	87.14	5	1	1	1	1	1
RG17	90.00	5	1	1	1	1	1
TT8	81.08	5	1	1	1	1	1
ZY103	89.25	5	1	1	1	1	1
Yn2	86.46	5	1	1	1	1	1
QY96	96.04	5	1	1	1	1	1
LG935	93.23	5	1	1	1	1	1
9201	75.65	2	0	0	1	0	1
NC567	66.85	2	1	0	0	1	0
CB1	68.06	2	1	0	0	1	0
Va116	67.80	2	1	0	0	1	0
TT11	68.93	2	1	0	0	0	1
3041	63.21	2	0	0	1	1	0
NC2326	67.14	2	1	0	0	0	1
YD1	59.58	2	1	0	0	0	1
Ge3	55.95	1	1	0	0	0	0
MWX	70.00	1	0	0	0	1	0
599	57.12	0	0	0	0	0	0
SH86-1	59.76	0	0	0	0	0	0

表 5 两组供试烤烟品种变黄指数差异比较

Table5 Variation of yellowing index between the two groups

类别 Group	有效等位位点数 No. of effective locus	个体数 No. of plants	平均值 Mean	F 值 F value	P
组 I Group I	5 个	12	87.23	97.522**	0.000
组 II Group II	≤2 个	12	65.00		

注: \*: 5%水平上显著差异; \*\*: 1%水平上极显著差异

Note: \*: Significant difference at the level of 5%, \*\*: Significant difference at the level of 1%

### 3.3 易烤性表型鉴定

F<sub>2</sub> 分离群体采用苗期暗箱试验变黄指数作为衡量烟叶易烤性的测定指标(倪超等, 2011)。自然群体采用成熟期烟叶暗箱试验变黄指数作为衡量烟叶易烤性的测定指标, 每 24 h 测定一次变黄比例, 累计测 9 次算出变黄指数, 取前 4 次变黄稳

定期数值算出变黄指数(徐秀红等, 2014)。

### 3.4 DNA 提取及 SSR 分析

DNA 提取按照杨本超等(2005)的方法进行提取。PCR 反应体系和程序按照谭效磊(2012)的方法进行。



### 3.5 统计分析方法

使用 PopGene3.2 软件计算出遗传多样性 Nei 指数和 Shannon 指数。聚类分析使用 Powermarker 软件以 NJ 法进行。方差分析和正态分布检验使用 SPSS19.0 软件进行。

### 作者贡献

王春凯是本研究的实验设计和实验研究的执行人;任民协助完成数据分析;徐秀红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;许家来、王传义、李青山协助和参与实验的过程。全体作者都阅读并同意最终的文本。

### 致谢

本研究由国家烟草专卖局烟草基因组计划重大专项(110201301008[JY-08]);中国烟草总公司科技重点项目(110201002017)和国家公益性行业(农业)科研专项(201203091)共同资助。

### 参考文献

- Andolfatto P., 2001, Adaptive hitchhiking effects on genome variability, *Current Opinion in Genetics and Development*, 11: 635-641  
[http://dx.doi.org/10.1016/S0959-437X\(00\)00246-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0959-437X(00)00246-X)
- Bindler G., Plieske J., Bakaher N., Gunduz I., Ivanov N., Vander H.R., Ganal M., Donini P., 2011, A high density genetic map of tobacco(*Nicotiana tabacum* L.) obtained from large scale microsatellite marker development, *TAG*, 123(2): 219-230
- Bindler G., Vander H.R., Gunduz I., Plieske J., Ganal M., Rossi L., Gadani F., Donini P., 2007, A microsatellite marker based linkage map of tobacco, *TAG*, 114:341-349  
<http://dx.doi.org/10.1007/s00122-006-0437-5>
- Gimelfab A., Lande R., 1994, Simulation of marker assisted selection in hybrid population, *Gent. Res*, 63: 39-47
- Julio E., Denoyes-Rothan B., Verrier J.L., De Borne F.D., 2006, Detection of QTLs linked to leaf and smoke properties in *Nicotiana tabacum* based on a study of 114 recombinant inbred Lines, *Molecular Breeding*, 18: 69-91  
<http://dx.doi.org/10.1007/s11032-006-9019-0>
- Julio E., Verrier J.L., De Borne F.D., 2006, Development of SCAR markers linked to three disease resistances based on AFLP within *Nicotiana tabacum* L, *TAG*, 112: 335-346.,

表 6 24 份烟草种质名称和种质类型

Table6 Name and type of 24 germplasms

代号 Code	种质名称 Name	种质类型 Type
G28	Speight G-28	引进 Import
Yn85	云烟 85 Yunyan 85	选育 Breeding
Yn87	云烟 87 Yunyan 87	选育 Breeding
FC8	FC8	选育 Breeding
LG911	龙江 911 Longjiang 911	选育 Breeding
G80	Speight G-80	引进 Import
RG17	RG17	引进 Import
TT8	台烟八号 Tanyan 8	选育 Breeding
ZY103	中烟 103 Zhongyan 103	选育 Breeding
Yn2	云烟 2 号 Yunyan 2	选育 Breeding
QY96	秦烟 96 Qinyan 96	选育 Breeding
LJ935	龙江 935 Longjiang 935	选育 Breeding
9201	9201	选育 Breeding
NC567	NC567	引进 Import
CB1	翠碧 1 号 CuiBi 1	地方 Local
Va116	Va116	引进 Import
TT11	台烟十一号 Tanyan 11	选育 Breeding
3041	82-3041	选育 Breeding
NC2326	NC2326	引进 Import
YD1	永定 1 号 Yongding 1	选育 Breeding
Ge3	革新 3 号 Gexin 3	选育 Breeding
MWX	满屋香 Manwuxiang	选育 Breeding
599	大白筋 599 Dabaijin 599	选育 Breeding
SH86-1	SH.86-1	选育 Breeding



表 7 用于扩增的 5 对 SSR 引物序列信息及其对应的 QTL

Table7 Sequence and QTL of the 5 pairs of SSR primers used for amplification

标记 Markers	QTL 名称 Name	遗传贡献率(%) Genetic contribution (%)	正向引物序列 Sequence of forward primers	反向引物序列 Sequence of reverse primers
PT51976	qECP-22	22.23	CAGAGGGTAGTGAAGTATTC AATTT	GTTATCAATGCCCTGCCCT
Sca878	qqECP-15-2	11.96	AAGGGACGTAGGAAAGCTG CTACT	GTATTACCCGTAAGAACCGGTGTG
PT55400	qECP-15	32.51	ACTTAATGTCCCGACATCGC	CAAGTTAAAGCAGGTAAATAATATCCA
PT53143	qECP-19	8.55	ATTTGGACAGGGCTTTGTGT	AAGAGTGTTCCTAAACGCC
PT20391	qECP-8-1	7.01	ACTTTCCCCCATCTTCACCT	ACCAGGGGCTACCTGTCTTT

Lin T.Y, Lin T.Y., Kao Y.Y., Lin S., Lin R.F., Chen C.M., Huang C.H., Wang C.K., Lin Y.Z., 2001, A genetic linkage map of *Nicotiana plumbaginifolia*/*Nicotiana longiflora* based on RFLP and RAPD markers, *Theor. Appl. Genet.*, 103: 905-911  
<http://dx.doi.org/10.1007/s001220100618>

Lukens L.N., Doebley J., 2001, Molecular evolution of the teosinte branched gene among maize and related grasses, *Molecular Biology and Evolution*, 18: 627-638  
<http://dx.doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003843>

Ma H.B., Qi J.M., Li Y.K., Liang J.X. Wang T., Lan T., Chen S.H., Tao A.F., Lin L.H., Wu J.M., 2008, Construction of A Molecular Genetic Linkage Map of Tobacco Based on SRAP and ISSR Markers, *Zuowu Xuebao (Journal of Triticeae Crops)*, 34(11): 1958-1963 (马红勃, 祁建民, 李延坤, 梁景霞, 王涛, 兰涛, 陈顺辉, 陶爱芬, 林荔辉, 吴建梅, 2008, 烟草 SRAP 和 ISSR 分子遗传连锁图谱构建, *作物学报*, 34(11):1958-1963)

Moreau L., Charcosset A., Hospital F., Gallais A., 1998, Marker-assisted selection efficiency in population of finite size, *Genet.*, 148:1353-1365

Ni C., Xu X.H., Zhang X.W., Wang Y.J., Wang C.Y., Jia X.H., Zhang Z.F., Yue S., Zhang L., Zhang B.Q., Zhang Y.Y., 2011, Genetic Analysis of Easy Curing Potential in Flued-cured Tobacco with the Mixed Major-gene Plus Polygene Inheritance Model, *Zhongguo Yancao Kexue(Chinese Tobacco Science)*, 32(1): 1-4(倪超, 徐秀红, 张兴伟, 王英俊, 王传义, 贾兴华, 张忠锋, 岳山, 张琳, 张本强, 张艳艳, 2011, 烤烟品种易烤性相关性状的主基因+多基因遗传分析, *中国烟草科学*, 32(1): 1-4)

Palaisa K., Morgante M., Tinggey S., Rafalski A., 2004,

Long-range patterns of diversity and linkage disequilibrium surrounding the maize Y1 gene are indicative of an asymmetric selective sweep, *PNAS*, 101: 9885-9890

<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0307839101>

Romagosa I, Han F., Ullrich S.E., Hayes P.M., Wesenberg D.M., 1999, Verification of yield QTL through realized molecular marker-assisted selection responses in a barley cross, *Molecular Breeding*, 5:143-152  
<http://dx.doi.org/10.1023/A:1009684108922>

Tan X.L., Xu X.H., Wang N.C., Zhang X.W., Ren J., Xiao B.G., Xu J.L., Wang W.F., Wang C.Y., Hao X.W., Zhang Z.F., 2012, QTLs Analysis of the Easy Curing Potential in Flued-cured Tobacco, *Fenzi Zhiwu Yuzhong(Molecular Plant Breeding)*, 10(2):201-206 (谭效磊, 徐秀红, 王暖春, 张兴伟, 任杰, 肖炳光, 许家来, 王卫锋, 王传义, 郝贤伟, 张忠锋, 2012, 烤烟易烤性 QTL 定位分析, *分子植物育种*, 10(2): 201-206)

Xiao B.G., Lu X.P., Jiao F.C., Li Y.P., Sun Y.H., Guo Z.K., 2008, Preliminary QTL Analysis of Several Chemical Components in Flue-Cured Tobacco(*Nicotiana tabacum* L.), *Zuowu Xuebao(Journal of Triticeae Crops)*, 34(10):1762-1769(肖炳光, 卢秀萍, 焦芳麟, 李永平, 孙玉合, 郭兆奎, 2008, 烤烟几种化学成分的 QTL 初步分析, *作物学报*, 34(10):1762-1769)

Xiao B.G., Xu Z.L., Chen X.J., Shen A.H., Li Y.P., Zhu J., 2006, Genetic linkage map constructed by using a DH population for the flue-cured tobacco, *Zhongguo Yancao Xuebao(ACTA Tabacaria Sinica)*, 12(4): 35-40 (肖炳光, 徐照丽, 陈学军, 申爱荣, 李永平, 朱军, 2006, 利用



- DH 群体构建烤烟分子标记遗传连锁图, 中国烟草学报, 12(4):35-40
- Xu X.H., Xu J.L., Yang Y.H., Liu L., Hao X.W., Fu Q.J., 2014, Relationship between curing traits of and mind chemical components in flue-cured tobacco leaves, *Zhongguo Yancao Xuebao (ACTA Tabacaria Sinica)*, 20(6): 103-106 (徐秀红, 许家来, 杨永花, 刘莉, 郝贤伟, 付秋娟, 2014, 烤烟烘烤性状与烟叶化学成分的相关性, 中国烟草学报, 20(6): 103-106)
- Yang B.C., Xiao B.G., Chen X.J., Shi C.H., 2005, Genetic Diversity of Flue-cured Tobacco Varieties Based on ISSR Markers, *Yichuan (Hereditas)*, 27(5): 753-758(杨本超, 肖炳光, 陈学军, 石春海, 2005, 基于 ISSR 标记的烤烟种质遗传多样性研究, 遗传, 27(5):753-758)
- Zhang T.Z., Yuan Y.L., Yu J., Guo W., Kohel R.J., 2003, Molecular tagging of a major QTL for fiber strength in upland cotton and its marker-assisted selection, *Theor. Appl. Genet.*, 106: 262-268