

## 评述与展望

### Reviews and Progress

## 甘蔗基因定位研究进展及展望

吴建涛<sup>✉</sup>, 杨俊贤<sup>✉</sup>, 刘福业<sup>✉</sup>, 齐永文<sup>✉</sup>, 邓海华<sup>✉</sup>

广州甘蔗糖业研究所/广东省甘蔗改良与生物炼制重点实验室, 广州, 510316

<sup>✉</sup> 通讯作者: siriwu@126.com; <sup>✉</sup> 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 81 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0081

收稿日期: 2011 年 06 月 08 日

接受日期: 2011 年 06 月 20 日

发表日期: 2011 年 06 月 23 日

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:

吴建涛等, 2011, 甘蔗基因定位研究进展及展望, 分子植物育种 Vol.9 No.81 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0081)

**摘要** 甘蔗(*Saccharum* spp.)是世界上主要的糖料作物之一, 与其他作物相比, 甘蔗的染色体数目多样, 基因组庞大, 遗传基础复杂, 繁殖系数低, 开花习性特殊, 生长期长, 易受环境影响, 开展甘蔗遗传学与基因定位研究显得非常困难。近年来, 随着生物技术的发展以及各种分子标记的应用, 甘蔗基因定位研究工作取得了显著的进步, 获得了一些与甘蔗抗病、产量、蔗糖分等主要农艺性状基因相关的分子标记。本文总结了甘蔗病害、产量、蔗糖分等三方面的基因定位研究进展, 并对该研究中存在的问题进行了讨论, 以期为今后开展甘蔗基因定位研究和分子标记辅助选择育种提供理论基础。

**关键词** 甘蔗; 基因定位; 研究进展; 展望

## Gene Mapping Research Progress and Prospect in Sugarcane

Wu Jiantao<sup>✉</sup>, Yang Junxian<sup>✉</sup>, Liu Fuye<sup>✉</sup>, Qi Yongwen<sup>✉</sup>, Deng Haihua<sup>✉</sup>

Guangzhou Sugarcane Industry Research Institute, Guangdong Key Lab of Sugarcane Improvement & Biorefinery, Guangzhou, 510316, P.R. China

<sup>✉</sup> Corresponding author, siriwu@126.com; <sup>✉</sup> Authors

**Abstract** Sugarcane (*Saccharum* spp.) is one of the major sugar-yielding crops in the world. Compared with other crops, sugarcane has diversified chromosomes and enormous genome, so its genetic mechanism is much more complex. Besides, the reproduction coefficient of sugarcane is very low and its flowering habit is so unique. Moreover, the life cycle of sugarcane is quite long and its growth is easily affected by the environment. Therefore it is of great difficulty to carry out the genetic and gene mapping studies of sugarcane. In recent years, some progress has been made in sugarcane gene mapping with the development of biotechnology and the use of various molecular markers. Some molecular markers relating to the major agronomic traits such as disease-resistant, yield and sucrose content were developed. In this paper, we summarized the progress in the three above aspects and discussed the problems met in these studies. We hope to lay a foundation for the gene mapping and marker-assisted selection breeding in sugarcane.

**Keywords** Sugarcane; Gene Mapping; Progress; Prospect

## 研究背景

甘蔗(*Saccharum* spp.)是含有3~5个种血缘的高度杂合的多倍体作物, 具有非常庞大的基因组, 大约有80~130条染色体和10<sup>9</sup> bp的基因组(D'Hont et al., 1996), 其中约5%~10%来自细茎野生种(*S. spontaneum*)的血缘(Simmonds, 1976)。由于没有纯合体的品系, 用传统的表现型标记进行遗传研究很困难, 甚至是不可能的。分子标记技术的出现, 为深入研究甘蔗性状的复杂遗传规律提供了条件, 通过研究分子标记和目标性状的关系, 筛选与目标性状紧密连锁的标记, 进行基因定位研究, 育种工作

者利用分子标记可在杂交后代中早期选择具有目标性状的个体, 加快育种进程。所以, 利用分子遗传标记对甘蔗的性状进行基因定位和利用分子标记开展辅助选择育种越来越受到甘蔗育种界的重视(邓海华等, 2001)。但是, 利用分子标记进行基因定位时, 由于甘蔗基因组庞大, 需要相当多的分子标记才能覆盖整个基因组并获得较高密度的连锁遗传图。而且, 甘蔗基因位点高度杂合, 一个基因座位上有多个等位基因控制, 基因型难以确定。目前, 甘蔗基因定位中利用的主要是一剂单剂量分子标记, 当两个甘蔗品种(杂合体)杂交时, 利用单剂量

标记分析  $F_1$  群体, 其分离行为与二倍体作物中与隐性亲本回交的  $BC_1$  代情况相似(Wu et al., 1992; Wu et al., 2000)。近年来, 随着生物技术的发展, 开发出了 AFLP、SSR、DArT、TRAP 等多种分子标记, 这些标记的开发利用促进了甘蔗基因定位的发展。

## 1 甘蔗病害相关性状基因定位

世界甘蔗糖业最大的威胁来自于甘蔗病害。病原入侵甘蔗组织内部, 致使甘蔗首先在生理上、组织上和形态上发生病理变化, 然后表现各种病症病害。病害发生后, 因大多数杀菌剂无法进入甘蔗组织内部发挥作用, 导致用药剂防治效果亦不理想。选育抗病品种是防治甘蔗病害的重要手段之一, 利用抗病基因定位结果进行标记辅助选择, 能够在生长早期鉴定抗病个体, 提高抗病品种育种进度(Manigbas and Villegas, 2007)。甘蔗育种家一直对甘蔗抗病育种中抗病性状基因定位研究非常重视。

Daugrois 等(1996)利用 128 个 RFLPs 和 1 个同工酶标记在栽培品种 R570 中找到了一个抗锈病的主基因, 该基因与 RFLP 标记 CDSR29 探针紧密连锁, 遗传距离为 10 cM, 这是在甘蔗中鉴定的第一个单基因遗传的抗病性基因。

Mudge 等(1996)利用热带种 La Purple (*S. officinarum*) 和大茎野生种 Molokai 5829 (*S. robustum*) 构建了一个  $F_1$  定位群体(共 84 株), 在 1840 个标记中鉴定出 279 个单剂量标记。连锁分析结果表明, 控制眼点病感染性的位点与一个 RAPD 标记 181s260 与紧密连锁, 遗传距离为 7.3 cM。

Asnaghi 等(2004)在抗褐色锈病的甘蔗栽培品种 R570 自交形成的分离群体(共 658 株)中, 利用 443 个 AFLP 标记和群体分离分析法(Bulked Segregant Analysis, BSA), 鉴定出 8 个 AFLP 标记与抗性基因(*Bru1*)连锁, 遗传距离在 10 cM 范围内, 其中基因两侧最近的标记遗传距离分别为 1.9 cM 和 2.2 cM, 这是在甘蔗上鉴定的第一个主效基因。

Raboin 等(2006)利用甘蔗栽培新品种 R570 和栽培老品种 MQ76-53 杂交群体(共 198 株)和 1666 个多态性标记(包括 37 个 AFLP 引物复合体, 46 个 SSRs 和 9 个 RFLP 探针)构建了两个品种的遗传图谱, 其中 R570 遗传图谱有 86 个连锁群(包含 424 个单剂量标记)和 MQ76-53 遗传图谱有 105 个连锁群(包含 536 个单剂量标记), 图谱累计长度分别为 3

144 cM 和 4 329 cM。并对 R570 最新图谱和以前基于 R570 自交群体的遗传图谱进行了整合。两个控制孟德尔遗传性状被定位于 MQ76-53 图谱上, 其中一个控制红色茎秆颜色的基因与一个 AFLP 标记连锁(遗传距离为 6.5 cM), 一个新的抗褐色锈病基因与另一个 AFLP 连锁(遗传距离为 23 cM), 这是在甘蔗上鉴定的第二个主效基因。

Nibouche 等(2010)利用抗甘蔗条螟的品种 R570 自交构建了一个 147 株的分离群体, 用单因素分析方法分析 1405 个多态性标记与群体抗条螟性状的相关性, 其中发现 9 个 QTA (Quantitative Trait Allele)与性状具有较强的关联性(解释 6%~10% 的变异), 分布在具有八个同源染色体组的多倍体 R570 基因组的五个上, 其中 2 个 QTAs 分布在两个典型的抗性基因类似簇中, 8 个 QTAs 能够解释整个表型方差的 42%。

## 2 甘蔗产量相关性状基因定位

甘蔗产量相关性状主要包括株高(茎长)、茎重, 有效茎数, 总生物量、纤维含量和灰分含量等, 这些性状直接决定着甘蔗产量, 对甘蔗产量相关性状进行选择是甘蔗产量育种研究的重点之一, 但是这些性状大多是数量性状, 受多基因控制, 遗传基础复杂, 易受到环境影响, 进行遗传研究十分困难。在科学家的努力下, 甘蔗产量相关性状基因定位研究也取得了一些进展。

Ming 等(2002)利用甘蔗和割手密种间杂交构建了两个群体(分别有 264 株和 239 株), 利用 735 个 DNA 标记鉴定了 102 个产量性状(比如茎重, 茎数, 纤维含量和灰分含量等)相关 QTLs, 其中 31 个能够被定位到甘蔗连锁图谱, 41 个与分离的 DNA 标记关联。61 个定位的 QTLs 中有 50 个聚集到七个甘蔗同源连锁群的 12 个基因组区段上。

Aitken 等(2008)为了研究复杂多倍体甘蔗的产量相关性状的遗传规律, 利用一个澳大利亚甘蔗品种 Q165 和一个甘蔗品种 IJ76-154 杂交构建了一个 227 株的分离群体, 调查了 3 年的茎重、茎径、茎数、茎长和总生物量等性状数据。利用 1000 多个 AFLP 和 SSR 标记扫描群体鉴定 QTLs, 应用交换检验方法对至少一个性状进行检测, 发现在 5% 临界值有 27 个区段显著关联, 单个区段可以解释 4-10% 的表型方差, 与年份有 46% 的一致性。27 个

基因组区段定位于八个同源连锁群中六个的 22 个基因组区段上, 这表明大量的等位位点或数量性状等位位点(QTA)控制这些性状, 鉴定的 QTL 中, 都有 1-3 个等位位点控制着性状。在这个群体中, 利用 SSR 或 SNP 标记定位了一个预测基因的等位基因, *TEOSINTE BRANCHED 1(TB1)*, 这个基因在玉米中是控制分蘖的主效基因。两个等位基因都与茎数表现很强的相关性, 但是甘蔗中 *TB1* 并不是一个控制分蘖的主效基因, 只具有微小不稳定效应。

### 3 甘蔗蔗糖分相关性状基因定位

生产蔗糖是甘蔗的主要用途, 甘蔗蔗糖分含量是评定甘蔗品种优劣的重要指标之一, 选育高糖分甘蔗一直是国内外育种家的重点研究方向。在甘蔗常规育种中, 利用蔗糖分相关性状定位结果作为辅助手段可应用于高糖品种选育。因此对甘蔗糖分相关性状进行遗传研究具有重要的意义。

Ming 等(2001)利用多倍体甘蔗属种间杂交构建了两个  $F_1$  群体(*S. officinarum* ‘Green German’×*S. spontaneum* ‘IND 81-146’ 和 *S. spontaneum* ‘PIN 84-1’×*S. officinarum* ‘Muntok Java’, 分别有 264 株和 236 株), 用 31 个不同的探针检测, 发现有 36 个位点与糖分含量极显著相关。大多数 QTLs 位点表现与亲本表型相同的效应, 偶尔有超亲 QTLs 具有消除栽培品种不利等位基因或导入从外来种属优良等位基因的机会。在最高糖基因型中发现的糖含量 QTLs 比在较低糖基因型中少, 可能是因为在前期选择中很多优良的等位基因被固定, 例如提高糖分含量的等位基因(QTLs)可能是一个控制糖分含量基因簇。比较这些 QTLs 与先前玉米中定位的 QTLs 和突变表明, 种子作物和生物量作物在碳水化合物沉积方面的遗传变异具有部分重叠。但是很多 QTLs 并没有找到相似的候选基因, 需要通过其它方法分离控制营养组织高糖含量基因。

Aitken 等(2006)利用甘蔗高糖栽培品种 Q165 和甘蔗无性系 IJ76-514 杂交的群体和 1000 个 AFLP 标记和 SSR 标记构建了遗传图谱, 测定了两年的不同发育时期的糖分含量, 鉴定出 37 个 QTLs 与糖分含量相关, 其中 30 个 QTLs 分布在八个连锁群组中六个的 12 个基因组区域。每个 QTL 能够解释 3%~9% 表型方差, 大多数与早期和成熟期的糖分含量显著相关, 8 个与早期糖分含量相关, 9 个与成

熟期糖分含量相关。包含所有 QTLs 的遗传模型能够解释全部表型方差的 37%~66%。

Piperidis 等(2008)探索了用比较作图研究甘蔗 QTLs 发掘和遗传图谱扩大, 把 1000 多个 SSR 和 AFLP 标记标注在澳大利亚甘蔗种群 Q3(其糖分含量相关性状高度分离)上, 构建了两个亲本的连锁图谱, Q117(母本)和 MQ77-340(父本)的图谱分别包含近 400 个标记, 这些标记分布到大约 100 个连锁群上, 其中近一半可标注于基于 SSRs 的同源连锁群上。利用常规 SSR 和 AFLP 标记, 把 Q3 亲本图谱和法国栽培种 R570、澳大利亚栽培品种 Q165 遗传图谱整合。比较作图后, Q117 所有的 10 个同源连锁群和 MQ77-340 所有的 8 个同源连锁群被重新整合在八个预测甘蔗同源连锁群中七个上, 这也表明有一个甘蔗同源连锁群没有包含任何 Q3 亲本图谱。对 Q3 群体三个与糖分含量性状相关 QTL 分析, 鉴定出 75 个标记性状连锁组(MTAs), 分布在每一个图谱上的 18 个染色体区域或候选 QTL。在四个图谱中, 鉴定的 QTLs 位置几乎相同, 并且在两个或三图谱上的八个同源连锁群中两个被检测到是控制糖分含量的, 表明控制糖分含量相关的性状位点就在这些同源连锁群上。

### 4 甘蔗基因定位研究的挑战

甘蔗中基因定位研究工作面临着很多挑战, 甘蔗遗传背景高度杂合, 是含有多个种血缘的异源多倍体, 后代性状遗传非常复杂, 连锁累赘现象严重。其高度异源多倍体导致在每一个基因座位上都有很多等位基因共存, 在一个特定位点上, 单个等位基因的效应只有在超过所有其它分离的等位基因效应的背景下才可能检测到(D'Hont et al., 2001; Hoarau et al., 2002)。因此, 甘蔗杂交后代性状遗传异常复杂。甘蔗基因组的庞大和复杂性, 建立标记与目标性状连锁费用昂贵, 对甘蔗全基因组测序成本较大, 无法大规模开发分子标记, 且甘蔗基因定位研究中应用的大多数是单剂量标记。如果分子标记之间具有严格的组合特异性将会给基因定位结果的应用带来更大的难度。甘蔗开花习性特殊, 亲本开花较难、花期不遇、花粉量少、花粉活性低, 且组合间可能存在一些未知的因素影响, 导致很多优良亲本组合无法利用。甘蔗植株高大, 生长周期长, 繁殖系数低, 易受环境影响, 环境方差较大,

为了得到可靠的性状数据, 育种工作者必须进行多年多点的田间试验(李奇伟等, 2003)。同时由于基因表达受环境因素的影响, 含有相同标记的个体在不同环境下表型可能会不同, 不同环境下同一材料筛选的目标性状紧密连锁的分子标记也可能不同(邓海华等, 2001)。这些都严重阻碍着甘蔗遗传研究工作的发展。

## 5 甘蔗基因定位研究的展望

随着科学技术的不断进步, 越来越多的生物技术应用于作物的遗传研究。分子生物学和生物信息学的发展, 促进了更多新型分子标记在甘蔗遗传研究中的应用(Alwala et al., 2006a; Alwala et al., 2006b; Andru et al., 2011; Cordeiro et al., 2006a; Cordeiro et al., 2006b; Heller-Uszynska et al., 2005; Heller-Uszynska et al., 2007; Khan et al., 2011; Oliveira et al., 2007), 如单核苷酸多态性(Single Nucleotide Polymorphism, SNP)、酶切扩增多态性序列(Cleaved Amplified Polymorphic Sequence, CAPS), 表达序列标签(Expressed Sequence Tags, ESTs)、DNA 差异芯片显示技术(Diversity Arrays Technology, DArT)、靶区域扩增多态性(Target Region Amplification Polymorphism, TRAP)等。同时测序技术发展, 测序成本降低, 也为甘蔗标记的大量开发提供了可能。

目前, 甘蔗界交流与合作日益增多, 对甘蔗育种研究投入越来越多, 多年多点协作育种试验逐渐开展, 研究同一群体在不同环境下性状的表型差异也变得可能(Wang et al., 2008)。随着统计学研究和相关作图软件的进步, 对多年多点性状数据的处理整合能力日益增强。这些使甘蔗基因定位群体的田间试验更加完善。

甘蔗亲本材料开花习性研究是甘蔗杂交育种中重要的研究内容, 甘蔗血缘关系复杂, 不同血缘关系开花习性不一致, 导致很多亲本组合无法使用。通过研究亲本材料开花习性, 构建优良的亲本组合, 既可用于甘蔗杂交育种, 又可用于甘蔗基因定位群体的构建。

甘蔗商业品种都来源于少量的原始种, 并且可追溯到为数不多(约 10 个)的共同祖先(Sreenivasan et al., 1987)。甘蔗是无性繁殖, 其世代较短, 拥有较强的连锁不平衡, 使基于连锁不平衡(Linkage

Disequilibrium, LD)的关联分析能够较好地在甘蔗遗传研究中的得到应用(Glaszmann et al., 2009; Raboin et al., 2008; Wei et al., 2010)。随着大量新型分子标记开发利用, 关联分析和连锁分析在甘蔗遗传研究中的应用将越来越广泛。

生物技术的发展, 生物信息学的进步, 测序成本的降低, 大量新型标记的应用, 能够较好地解决甘蔗基因组庞大及其遗传基础复杂性的问题。同时其他植物例如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、高粱(*Sorghum bicolor*)等全基因组测序和数据库完善, 为甘蔗遗传研究的开展提供了借鉴意义。科研育种单位的协作, 田间试验设计的完善, 统计学研究的进步, 使在田间试验中获得了更多的表型与环境信息。利用各种品种资源材料例如国内外自然原种、甘蔗及其近缘属野生植物材料、杂交品种等, 研究优良亲本材料开花习性, 使得各种优良亲本组合能够不断在杂交育种和遗传研究中应用。目前, 主要利用连锁分析方法进行甘蔗基因定位研究, 甘蔗高度连锁不平衡, 使关联分析方法能够较好地在甘蔗基因定位研究中发挥作用。甘蔗基因定位结果将为甘蔗分子标记辅助选择育种和基因图位克隆研究奠定基础。

## 作者贡献

吴建涛、杨俊贤是本研究的实验设计和实验研究的执行人; 吴建涛完成数据分析, 论文初稿的写作; 刘福业、齐永文、邓海华参与实验设计, 试验结果分析; 杨俊贤、邓海华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。

## 致谢

本研究由广东省科技计划项目(2009B020201002), 国家自然科学基金(30800700)和现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-20-1-4)共同资助; 同时感谢本单位吴文龙、潘方胤、陈健文、陈月桂、谭佳娜、陈勇生、谢静以及北京市农林科学院林业果树研究所胡广隆博士对论文写作的指正与修改。

## 参考文献

- Aitken K.S., Hermann S., Karno K., Bonnett G.D., McIntyre L.C., and Jackson P.A., 2008, Genetic control of yield related stalk traits in sugarcane, *Theor. Appl. Genet.*, 117(7): 1191-1203  
Aitken K.S., Jackson P.A., and McIntyre C.L., 2006, Quantitative trait loci identified for sugar related traits in a

- sugarcane (*Saccharum* spp.) cultivar×*Saccharum officinarum* population, *Theor. Appl. Genet.*, 112(7): 1306-1317
- Alwala S., Kimbeng C.A., Gravois K.A., and Bischoff K.P., 2006a, Trap, a new tool for sugarcane breeding: comparison with AFLP and coefficient of parentage, *Journal American Society Sugar Cane Technologists*, 26: 62-86
- Alwala S., Suman A., Arro J.A., Veremis J.C., and Kimbeng C.A., 2006b, Target region amplification polymorphism (TRAP) for assessing genetic diversity in sugarcane germplasm collections, *Crop Sci.*, 46(1): 448-455
- Andru S., Pan Y.B., Thongthawee S., Burner D.M., and Kimbeng C.A., 2011, Genetic analysis of the sugarcane (*Saccharum* spp.) cultivar 'LCP 85-384'. I. Linkage mapping using AFLP, SSR, and TRAP markers, *Theor. Appl. Genet.*, 123(1): 77-93
- Asnaghi C., Roques D., Ruffel S., Kaye C., Hoarau J.Y., Telismart H., Girard J.C., Raboin L.M., Risterucci A.M., Grivet L., and D'Hont A., 2004, Targeted mapping of a sugarcane rust resistance gene (Bru1) using bulked segregant analysis and AFLP markers, *Theor. Appl. Genet.*, 108(4): 759-764
- Cordeiro G.M., Elliott F., McIntyre C.L., Casu R.E., and Henry R.J., 2006a, Characterisation of single nucleotide polymorphisms in sugarcane ESTs, *Theor. Appl. Genet.*, 113(2): 331-343
- Cordeiro G.M., Elliott F.G., Kennedy B.G., and Henry R.J., 2006b, SNP analysis tools for functional analysis of sugarcane genes, *Plant and Animal Genome XIV Conference Abstracts*, San Diego, California, USA, pp.w21
- Daugrois J.H., Grivet L., Roques D., Hoarau J.Y., Lombard H., Glaszmann J.C., and D'Hont A., 1996, A putative major gene for rust resistance linked with a RFLP marker in sugarcane cultivar 'R570', *Theor. Appl. Genet.*, 92(8): 1059-1064
- Deng H.H., Wu K.K., and Wenslaff T., 2001, Preliminary studies on QTL mapping and marker-assisted selection in sugarcane, *Ganzhe Tangye (Sugarcane and Canesugar)*, (1): 1-11 (邓海华, Wu K.K., Wenslaff T., 2001, 甘蔗QTL 定位与标记辅助选择的初步研究, 甘蔗糖业, (1): 1-11)
- D'Hont A., Garsmeur O., Raboin L.M., Paulet F., Begum D., Wing R., and Glaszmann J.C., 2001, Chromosome walking towards a major resistance gene for common rust of sugarcane, *International Society of Sugar Cane Technologists, Proceedings of the XXIV Congress*, Brisbane, Australia, pp.315-317
- D'Hont A., Grivet L., Feldmann P., Rao S., Berding N., and Glaszmann J.C., 1996, Characterisation of the double genome structure of modern sugarcane cultivars (*Saccharum* spp.) by molecular cytogenetics, *Molecular and General Genetics*, 250(4): 405-413
- Glaszmann J.C., Raboin L.M., Costet L., Hoarau J.Y., Butterfield M., and DHont A., 2009, Linkage disequilibrium mapping and tagging in sugarcane, *Plant and Animal Genomes XVII Conference Abstracts*, San Diego, California, USA, pp.233
- Heller-Uszynska K., Caig V., Carling J., Evers M., Uszynski G., Piperidis G., Gilmour R., Aitken K., Jackson P., Huttner E., and Kilian A., 2007, Diversity Arrays Technology (DArT) for high throughput, whole-genome molecular analysis in sugarcane, *Plant and Animal Genomes XV Conference Abstracts*, San Diego, California, USA, pp.188
- Heller-Uszynska K., Wenzl P., Huttner E., and Kilian A., 2005, Development of diversity arrays technology (DArT) for sugarcane, *Plant & Animal Genomes XIII Conference Abstracts*, San Diego, California, USA, pp.w155
- Hoarau J.Y., Grivet L., Offmann B., Raboin L.M., Diorflar J.P., Payet J., Hellmann M., D'Hont A., and Glaszmann J.C., 2002, Genetic dissection of a modern sugarcane cultivar (*Saccharum* spp.) II. Detection of QTLs for yield components, *Theor. Appl. Genet.*, 105(6): 1027-1037
- Khan I.A., Bibi S., Yasmeen S., Seema N., Khatri A., Siddiqui M.A., Nizamani G.S., and Afghan S., 2011, Identification of elite sugarcane clones through TRAP, *Pakistan J. Bot.*, 43(1): 261-269
- Li Q.W., Chen Z.Y., and Liang H., eds., 2003, *Modern Technology For Sugarcane Improvement*. Guangzhou, Huanan Ligong Daxue Chubanshe (South China University of Technology Press), Guangzhou, China, pp.71-86 (李奇伟, 陈子云, 梁洪, 编著, 2003, 现代甘蔗品种改良技术, 华南理工大学出版社, 中国, 广州, pp.71-86)
- Manigbas N.L., and Villegas L.C., 2007, Molecular markers for improving selection of sugarcane varieties with downy mildew resistance, *Philippine Journal of Crop Science*, 32(1): 3-11
- Ming R., Liu S.C., Moore P.H., Irvine J.E., and Paterson A.H., 2001, QTL analysis in a complex autopolyploid: Genetic control of sugar content in sugarcane, *Genome Res.*, 11(12): 2075-2084
- Ming R., Wang W., Draye X., Moore H., Irvine E., and Paterson H., 2002, Molecular dissection of complex traits in autopolyploids: Mapping QTLs affecting sugar yield

- and related traits in sugarcane, *Theor. Appl. Genet.*, 105(2-3): 332-345
- Mudge J., Andersen W.R., Kehrer R.L., and Fairbanks D.J., 1996, A RAPD genetic map of *Saccharum officinarum*, *Crop Sci.*, 36(5): 1362-1366
- Nibouche S., Raboin L.M., Hoarau J.Y., D'Hont A., and Costet L., 2010, Quantitative trait loci for sugarcane resistance to the spotted stem borer *Chilo sacchariphagus*, *Mol. Breeding*, 17: 1-7
- Oliveira K.M., Pinto L.R., Marconi T.G., Margarido G.R.A., Pastina M.M., Teixeira L.H.M., Figueira A.V., Ulian E.C., Garcia A.A.F., and Souza A.P., 2007, Functional integrated genetic linkage map based on EST-markers for a sugarcane (*Saccharum* spp.) commercial cross, *Mol. Breeding*, 20(3): 189-208
- Piperidis N., Jackson P.A., D'Hont A., Besse P., Hoarau J.Y., Courtois B., Aitken K.S., and McIntyre C.L., 2008, Comparative genetics in sugarcane enables structured map enhancement and validation of marker-trait associations, *Mol. Breeding*, 21(2): 233-247
- Raboin L.M., Oliveira K.M., Lecunff L., Telismart H., Roques D., Butterfield M., Hoarau J.Y., and D'Hont A., 2006, Genetic mapping in sugarcane, a high polyploid, using bi-parental progeny: identification of a gene controlling stalk colour and a new rust resistance gene, *Theor. Appl. Genet.*, 112(7): 1382-1391
- Raboin L.M., Pauquet J., Butterfield M., D'Hont A., and Glaszmann J.C., 2008, Analysis of genome-wide linkage disequilibrium in the highly polyploid sugarcane, *Theor. Appl. Genet.*, 116(5): 701-714
- Simmonds N.W., 1976, Evolution of crop plants, Longman Group Ltd, London, UK, pp.104-408
- Sreenivasan T.V., Ahloowalia B.S., and Heinz D.J., 1987, Cytogenetics, In: Heinz D.J., eds., Sugarcane Improvement through Breeding, Elsevier, Amsterdam, USA, pp.211-253
- Wang L.P., Jackson P.A., Lu X., Fan Y.H., Foreman J.W., Chen X.K., Deng H.H., Fu C., Ma L., and Aitken K.S., 2008, Evaluation of sugarcane × *Saccharum spontaneum* progeny for biomass composition and yield components, *Crop Sci.*, 48(3): 951-961
- Wei X., Jackson P.A., Hermann S., Kilian A., Heller-Uszynska K., and Deomano E., 2010, Simultaneously accounting for population structure, genotype by environment interaction, and spatial variation in marker-trait associations in sugarcane, *Genome*, 53(11): 973-981
- Wu K.K., Burnquist W., Sorrells M.E., Tew T.L., Moore P.H., and Tanksley S.D., 1992, The detection and estimation of linkage in polyploids using single-dose restriction fragments, *Theor. Appl. Genet.*, 83(3): 293-300
- Wu K.K., Deng H.H., Wenslaff T., and Moore P.H., 2000, The basic theory for selecting single-dose molecular markers as a marker-assisted selection tool for QTL, *Sugar Cane International*, January, pp.13-20

