

烟草种质资源分子标记与配合力遗传效应研究进展

刘中华^{1,2}, 祁建民^{1,3}, 陶爱芬¹, 方平平¹, 周东新⁴, 王涛⁵

1 福建农林大学作物科学学院, 福州市金山 350013; 2 福建省农业科学院作物研究所, 福州 350002;

3 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002; 4 福建龙岩烟草分公司, 龙岩 364000; 5 福建浦城县烟草公司, 浦城 353400

摘要: 综述了烟草种质资源分子标记与配合力遗传效应研究进展, 并对存在问题进行了讨论, 提出了 (1) 在重视种质资源搜集、保存的同时, 深化遗传资源鉴定与利用, 发掘现有各类烟草种质资源有利基因和特异种质, 拓展烟草遗传改良亲本的来源; (2) 充分了解亲本之间的遗传差异, 选配出强优势杂种组合, 促进烟草杂种优势研究的发展; (3) 加强 DNA 分子标记技术与烟草杂种优势利用的基础理论研究, 拓展 DNA 分子标记技术在烟草上应用的广度和深度。

关键词: 烟草 种质资源 分子标记 配合力 杂种优势

中图分类号: S572.02 文献标识码: A 文章编号: 1004-5708(2007)05-0065-06

Research progress on combining ability and molecular markers assisted of tobacco germplasm evaluation

LIU Zhong-hua^{1,2}, QI Jian-min^{1,3}, TAO Ai-fen¹, FANG Ping-ping¹, ZHOU Dong-xin⁴, WANG Tao⁵

1 College of Crop Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350013, China;

2 Crop Institute of Crop Sciences, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China;

3 College of Life Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

4 Longyan Tobacco Branch Company, Longyan 364000, China;

5 Fujian Pucheng Tobacco Company, Pucheng 353400, China

Abstract: Progress on combining ability and molecular markers assisted tobacco germplasm evaluation was discussed. It indicated that: (1) Importance need to be attached to collecting and cousing germplasm, intensive identification and utilization of germplasm, identifying useful genes and special germplasm and broadening the origins of genetic cross parents of tobacco. (2) Understanding of inheritance difference, in order to promote the development of the tobacco heterosis. (3) Research on molecular marker technology and heterosis utilization of tobacco should be strengthened.

Key words: tobacco; germplasm; molecular markers; combining ability; heterosis

烟草 (*Nicotiana tabacum*) 为茄科烟属一年生或多年生重要经济作物。我国是世界上最大的烟草生产国和消费国, 烟草的种植面积和总量占全世界的 1/3 以上。由于对烟草种质资源遗传多样性与亲缘关系缺乏明晰的了解, 品种配合力也不清楚。因此, 杂交育种的

亲本利用存在盲目性大、预见性差等问题^[1]。仅以亲本表型差异选配杂交组合, 其杂交后代所选育材料在产量、品质及抗性等方面往往难以达到预期的育种目标。为提高我国烟草基础科学核心竞争力, 必须十分重视烟草分子生物学基础科学和烟草种质资源遗传多样性与亲缘关系的研究, 尤其要加强烟草配合力、遗传效应及杂种优势的利用研究, 这对提高我国烟草育种效率和水平有十分重要的科学意义。本文重点综述和讨论了烟草种质资源分子标记与杂种优势利用进展, 以期对烟草遗传育种科学的发展提供一些有益的见解。

作者简介: 刘中华, 男, 硕士, 研究方向: 烟草遗传育种、生化与分子生物学。E-mail: lhl8620@163.com

祁建民 (通讯作者), 男, 研究员, 博士生导师, 研究方向: 作物遗传育种、生化与分子生物学。E-mail: Qijm863@sina.com

收稿日期: 2006-05-16

1 烟草种质资源遗传多样性分子标记研究

种质资源遗传多样性是生物多样性研究的核心,它可反映出物种的遗传基础、育种潜力和利用价值,对有利基因的发掘、保护和利用具有重要意义^[2]。由于分子标记能直接从DNA水平上反映作物的遗传变异^[3]和亲缘关系,因此近十多年来DNA分子标记的研究和应用得到了广泛重视,并取得了较大进展^[4]。Coussirat^[5]对32个烟草品种进行了RAPD分析,从160个引物中筛选出9个(5.63%)引物扩增的29条带显示了品种间的多态性,聚类分析可将32个烟草品种区别开来。许明辉等^[6]对来源于中国和美国的23个烤烟和晒晾烟品种进行了RAPD分析。结果表明:在235个随机引物中筛选出多态性引物16个,扩增出128条带,其中46条带在品种间表现多态性。建议将RAPD技术应用于烟草品种鉴定。肖炳光等^[7]利用RAPD标记研究了29个烤烟品种的分子指纹和遗传关系,将参试品种分为3个类群,并发现云南烤烟品种存在遗传基础狭窄的问题,建议选用一些遗传关系较远的品种进行亲本选配。王志德等^[8]对24个不同类型烟草核心种质进行了RAPD标记,得出种质间遗传差异并不完全取决于烟草栽培类型间的差异,而与种质间的遗传演化关系有关,野生种与栽培种间存在较大的遗传差异。杨本超等^[9]利用ISSR标记分析了24份有代表性烤烟品种的遗传多样性,分子聚类分析表明,24个烤烟品种可分为5类,类群内品种间遗传多样性较低,需要拓宽烤烟种质的遗传基础。同时,利用2个多态性好的ISSR引物可以将这24份烤烟品种区分开,每个品种都有各自独特的指纹图谱,表明ISSR标记适于烟草品种鉴定和遗传多样性研究。祁建民等^[10]应用ISSR标记,对烟草属(*Nicotiana*)4个种30份材料的遗传多样性进行分析,结果显示:种间遗传相似系数在0.20~0.92之间,表现出丰富的遗传多态性。系统聚类结果显示,*N. glutinosa*、*N. suaveolens*、*N. Gossei*3个野生种间存在较大的遗传差异,遗传相似系数在0.20~0.58之间;27份栽培品种种内遗传相似性相对较高,在0.52~0.92之间,显示出栽培种内的遗传基础相对比较狭窄,较好地揭示烟草属种间或栽培种间的遗传多样性与亲缘关系,并发现了台烟7号、Samsun、白肋21等品种与其它栽培品种遗传差异较大,较接近野生种与栽培种的遗传差异,可为烟草遗传育种和遗传连锁图谱构建的杂交亲本选择提供参考依据。肖炳光等^[11]利用DH群体构建了烤烟分子标记遗传

连锁图,该研究以烤烟品种SpeightG28和NC2326杂交得到的137个DH系作为作图群体材料,通过ISSR和RAPD标记的遗传连锁分析,构建了包括27个连锁群,由10个ISSR标记和147个RAPD标记组成的烤烟分子标记遗传连锁图。该图谱覆盖长度1838.2cm,平均图距14.1cm,这是国内外构建的第一张烤烟分子标记连锁图。

2 烟草配合力育种研究

2.1 烟草配合力育种成效

配合力可分为一般配合力和特殊配合力2种,品种的配合力优劣关系到烟草育种的成效,研究烟草有关性状的配合力遗传效应,可为烟草配合力育种和杂种优势利用亲本选配提供科学依据。我国烟草育种自1990年以来取得了较大进展,1995~1997年3年间共审定(认定)广遵4号(MSG-28×NC82)、豫烟2号(许金5号×G-70)、V(外引)、吉烟5号(净叶黄×G-28)、遵烟1号(G-28系选)、云烟85(云烟2号×K326)、云烟317(云烟4号×K326)、贵烟11号[(76D-1×77E-1)F6×NC89]、吉烟7号[(G-28×8258)×吉烟1号]、龙江915(MSNC89×中烟90)、鄂烟2号(Ky14×L8)等11个品种,平均每年审定(认定)3.7个,除去白肋烟、外引和系选之外,杂交育成的烤烟品种6个,平均每年审定(认定)2个。其中配合力研究在烟草杂交种选育中起到重要的作用,一些高配合力烟草亲本如K326、NC82、G-28、NC89等在烟草杂交育种的应用起到重要作用,提高了我国烟草育种的效率。

2.2 烟草产量性状配合力的遗传效应

烟草产量构成性状主要包括烟草的株高、节距、叶数、叶长、叶宽、叶面积和茎围等。国内多数研究表明烟草大部分产量相关性状为加性遗传效应,杂种优势较小,少数产量相关性状以加性效应为主并含有非加性效应,国外的研究结果表明这些性状不但受加性效应的多基因控制,有的还受到显性效应和非等位基因互作效应的控制。陈顺辉等^[12]按Griffing(II)方法对5个烤烟品种10个数量性状进行了配合力研究。结果表明在株高、节距、叶数、腰叶长、腰叶宽5个农艺性状中多数农艺性状为加性遗传所支配。杨跃等^[13]采用双列杂交Griffing4设计对烤烟红花大金元、K326等6个杂交亲本的株高、叶数、叶长、叶宽、叶面积和茎围6个农艺性状的研究表明叶片数、叶长和茎围以加性效应为主,株高、叶宽和叶面积受加性效应与非加性效应共同控制。张晨东等^[14]、肖炳光等^[15]和李国民

等^[16]研究认为烟草产量性状以基因的加性效应占主导地位,改良这些性状时应以选育定型品种为主;肖炳光在研究中还发现株高、腰叶长、腰叶宽等性状以基因的非加性效应也占相当比重,因而除选育定型品种外,利用杂种优势来改良这些性状也是一条有效的途径。李国民等^[16]认为杂交育种中亲本性状的优劣对后代影响较大,对于丰产性而言,凡是与产量相关的各性状的GCA效应值高的亲本配制的组合,F1多数表现为丰产,其优良性状的加性遗传效应可以有效的遗传。曾慕衡等^[17]对5个烤烟品种采用部分双列杂交,得到10个杂交组合并对叶长、叶宽和单叶重配合力进行方差分析,结果表明,叶长的GCA方差和SCA方差较高,而叶宽和叶重的配合力方差值较低,说明前者受环境条件的影响较后者大。Amarnath等^[18]用双列杂交设计对烟草的产量性状如株高、叶长、叶宽以及茎粗等进行了研究,结果分析表明这些性状不但受加性效应的多基因控制,有的还受到显性效应和非等位基因互作效应的控制。

2.3 烟草品质关键性状配合力的遗传效应

优质低害是烟草遗传改良的关键。一个优质品种应具备烟叶外观质量好、内在化学成分协调、烟叶可用性高等特点,这些品质性状包括烟叶中所含的氮、还原糖、烟碱、蛋白质、硝酸盐等,还有一些其他的化学物质如石油醚提取物成分和香气成分。陈顺辉等^[12]和杨跃等^[13]研究表明,总糖、总氮、烟碱、蛋白质等品质相关性状受加性效应和非加性效应基因的共同控制。李虎林等^[19]对烟草总氮含量、生物碱含量的杂种优势和配合力的研究表明,总氮含量、生物碱含量表现负向杂种优势,对品质改良有利,GCA差异极显著,且GCA的方差均大于SCA的方差。GCA效应白肋烟表现为减少,而晒红烟表现为增加。肖炳光等^[15]研究认为,烟碱、蛋白质等性状以基因的加性效应占主导地位,改良这些性状时应以选育定型品种为主。李国民等^[16]研究认为,凡是与品质相关的各性状如总糖量、烟碱量等GCA效应值稍高,而总氮量稍低的亲本配制的组合F1,多数表现为品质较优。许自成等^[20]以遗传基础差异较大的6个烤烟品种为亲本材料,配制了15个双列杂交组合,研究表明各亲本石油醚提取物质量分数的表现是基因型和环境共同作用的结果;许健等^[21]利用6个烤烟品种(系),配制成15个双列杂交组合,研究认为,总氮性状以基因的加性效应占主导地位;而总糖、上中等烟比例、烟碱的GCA/SCA小于1,这说明在特定的组合中,可利用F1代组合间的杂种优势。

2.4 烟草经济价值性状配合力的遗传效应

烟草经济价值性状主要包括:产值、上等烟、均价、级指等。许美玲等^[22]选用7个烤烟品种作亲本,采用Griffing方法I,利用7×7完全双列杂交,研究表明主要经济价值性状均受基因加性效应、非加性效应以及反交效应的共同作用,或者说遗传特性同时受细胞核和细胞质共同作用。产值的特殊配合力高低与一般配合力有一定关系,一般配合力较高的亲本,其正交和反交的产值效应都较高;一般配合力较低的亲本,其特殊配合力有高低。从相关分析的结果来看,与产值密切相关的性状是产量、上等烟比例、均价和级指,也就是说,产量越高,上等烟比例越高,均价和级指越高,所获得的收益就越好。而均价与级指、上等烟比例与级指、产量与上等烟比例、产量与叶宽之间又密切相关。所以,在选择亲本时必须全面考虑。肖炳光等^[15]研究表明,产值、上等烟比例等性状以基因的加性效应占主导地位,改良这些性状时应以选育定型品种为主;而均价性状基因的非加性效应也占相当比重,因而除选育定型品种外,杂种优势利用对改良这些性状也是一条有效的途径。

2.5 烟草其他性状配合力遗传效应

除了烟草产量、品质及经济性性状价值等方面的配合力研究外,有学者还对烤烟腺毛密度进行了配合力分析。史宏志等^[23]认为烟草的叶片、茎和花等器官上分布有许多腺毛,其中有些可分泌型腺毛对烟叶香气质量的形成具有重要的影响;关于腺毛密度的遗传研究则报道较少,王宝华等^[24]认为腰叶腺毛密度变化较小,可作为取样观察的适宜部位,腺毛密度与烟叶经济性性状、化学成分和安全性存在相关关系。许自成等^[25]侧重研究了烤烟腺毛密度的遗传变异特点,对不同烤烟亲本间的配合力效应进行了分析,结果表明,21个供试材料的腺毛密度在基因型间存在本质差异,不同亲本腺毛密度的一般配合力方差和特殊配合力方差均达到极显著水平,亲本间的一般配合力效应差异显著。此外,Dobhal等^[26]使用完全双列杂交设计对黄花烟草田间抗赤星病的遗传特性进行了研究,结果表明这些性状不但受加性效应的多基因控制,有的还受到显性效应和非等位基因互作效应的控制。

3 讨论

3.1 关于烟草种质分子标记与遗传基础狭窄问题

DNA分子标记作为新发展起来的一种遗传标记形式,在农业科学研究中的应用已越来越广泛。烟草

核心种质分子标记可以分析烟草亲本遗传差异与亲缘关系,对于烟草种质资源利用、烟草杂交亲本选择及杂种优势利用都有重要的应用价值。但目前一些学者仅利用部分烟草种质资源为材料进行分子标记分析,得出了遗传基础狭窄的结论。笔者认为,这一结论的形成与其所选用的材料较少(多数在30份材料以内)、类型单一有关,其结论只能涵盖所研究的品种范围,不能概全整个烟草种质资源,否则会造成误导。笔者近年对烟草种质资源的分子标记的研究表明,即使在栽培种内不同类型品种间基因组DNA的遗传多态性仍存在中等程度的遗传差异。只有对烟草种质资源不同类型群体(基因库)进行随机抽样并保证有足够大容量,利用多种标记进行分析,才能得出无偏的科学结论。最近我们利用ISSR和SRAP标记对96份种质材料进行研究,发现烟草野生种基因组多态性较丰富,与栽培种遗传差异很大,即使是栽培种内品种间不少品种仍存在中等程度的遗传差异性与遗传多样性。利用种间杂交创造新种质,将野生种质中抗性、特殊品质等有利基因转移到栽培品种中去,这将对深化烟草种质资源基础科学研究,促进烟草分子标记辅助育种和烟草遗传连锁图谱构建有重要的科学意义。

3.2 关于烟草配合力遗传效应与杂种优势利用的问题

3.2.1 烟草配合力遗传效应问题

多数学者在烟草产量与品质性状配合力研究中表明,其产量与品质性状的遗传主要由加性效应的多基因决定,少数研究表明是以加性效应为主、或含有非加性效应。因而,许多学者认为,烟草配合力育种的方向以选育优良定型品种为主,以选配可在生产上直接利用的杂交种为辅。但是不同性状的遗传特点是不同的,同一性状由于杂交亲本不同、被测子代群体性质的差异及环境影响等也可能得出不同的试验结果^[15]。因此,有的研究者认为烟草多数性状的一般配合力较显著,以加性效应为主,从而肯定了定型品种选育是主导方向,而显性效应、非加性效应较小,因而烟草杂种优势利用前景不容乐观。杂种优势是生物界的普遍规律,许多作物上的成功应用都已充分说明。

笔者认为只有在明确基因组遗传差异的基础上,选用遗传差异大的亲本杂交,并在大量的测交,或完成更多亲本的配合力研究的基础上,才可有效利用一般配合力显著的亲本进行常规育种,而利用特殊配合力好的亲本进行强优势杂交组合的筛选,才能得出科学无偏的结论,有利促进杂种优势的利用的研究,推动烟

草杂种优势利用的发展。除此之外,笔者认为应重视广泛搜集种质资源,拓宽烟草遗传改良亲本来源,深化遗传资源鉴定与利用,发掘现有各类烟草特异种质资源的有利基因,采用现代生物学技术,将有特异有利基因转移到推广的品种中,才能选育出综合性状优良的烟草新品种。由于烟草的主要性状一般为数量性状,受微效多基因控制,所以在常规杂交育种基础上,还应加强烟草雄性不育系的研究和利用,综合利用生物技术的有效方法,创造不同类型的细胞质雄性不育系,并利用类型间的杂交提高烟草品质和产量,实现烟草杂种优势利用。此外,烟草远缘杂交育种是拓宽烟草育种遗传基础的有效手段之一^[27],烟草和不同属以上植物进行远缘杂交虽然难度大、成功几率小,但也有成功的报道^[28-38],至于种间的杂交报道则是更多。除了烟草育种上应该走低害、优质、多抗的育种道路之外,笔者认为烟厂企业应重视烟草育种成果利用,发展多品牌、注重多品位,走低害、特用卷烟的烟草科学的方向,通过多方面的努力才能促进烟草遗传育种和成果转化利用工作的发展。

3.2.2 烟草杂种优势利用问题

现代杂种优势理论认为,杂种优势的大小主要取决于3个方面,一是亲本间遗传距离的大小,二是亲本基因的纯合性,三是性状之间的连锁关系^[39]。烟草杂种优势研究进展较慢的原因主要有以下3点:其一是亲本使用相对集中,遗传基础相对狭窄,我国烟草种质资源拥有量虽然已有4000多份,但育种工作中常反复利用少数核心亲本,由于遗传基础狭窄,亲缘关系过近或遗传差异小,因而影响育种的效率和杂种优势的利用;其二是种质创新意识薄弱,在我国生态条件迥异、烟草常年种植的自然群体中,不乏大量的优异变异个体,但是很少有重视收集;其三是由于卷烟厂在选定品种或烟叶配比定型后,较难再选用其它品种,这也制约了烟草遗传育种学科的发展。

充分了解亲本之间的遗传差异,才能选配出强优势杂种组合。本文作者祁建民等^[10]利用RAPD、ISSR和SRAP 3种分子标记方法分别用30和94份烟草种质资源的遗传多态性进行了研究,结果表明,分子标记是检测品种间遗传差异的有效方法。Lee等^[40]和Smith等^[41]研究认为,亲本间RFLP遗传距离和杂种优势有着显著的正相关性,可用于杂种优势的预测。因此,我们可以利用分子标记方法,对烟草核心种质基因组DNA进行分子标记分析,明确其遗传多样性与亲缘关系,根据亲本之间分子标记分析的遗传差异结果,预测

它们之间杂种优势的可能,这样可以提高育种的预见性和效率,促进烟草杂种优势研究的发展。

3.3 关于分子标记预测烟草杂种优势的问题

杂种优势的预测是一个古老而又新颖的课题,如何迅速而准确地筛选优良亲本、预测所配组合的优势历来为育种工作者所关心。以往的表型性状田间鉴定和同工酶标记等方法存在很大的局限性,难以有效地应用于遗传距离与杂种优势关系的研究上;以 DNA 结构多态性为基础的分子标记的发展,为这一研究提供了新的手段。利用分子标记预测作物杂种优势总共有 4 种方法:遗传距离法、杂种优势类群法、遗传距离法和杂种优势类群相结合的方法以及 QTL(Quantitative trait loci 数量性状位点)法。在这方面虽然已有大量的文献报道,但结果并不一致。

谭静等^[42]研究表明 SSR 分子标记遗传距离与杂交组合 F₁ 产量及产量特殊配合力之间呈极显著正相关,相关程度为中度相关。Lee 等^[40]、Smith 等^[41]对玉米的研究结果表明杂种表现与亲本遗传距离间(基因型杂合程度)存在高度相关性。Melchinger 等^[43]和 Boppenmaier 等^[44]结果指出,亲本间 RFLP 的遗传距离和 F₁ 表现的关系取决于研究中所用的亲本来源,在同一杂种优势群内的自交系间杂交,杂种优势表现与亲本的遗传距离存在较高的相关性,而在不同优势群间,遗传距离与杂种优势相关性低甚至不相关。张志清等^[45]研究表明,除穗粒重外,各性状杂种优势与 SSR 标记揭示的亲本间遗传距离的相关系数均不显著,说明难以利用 SSR 标记遗传距离预测小麦杂种优势。

笔者认为这些结果与所研究的植物不同有关,出现目前这种状况主要有以下几点原因:其一, DNA 分子标记技术在国内烟草研究中的应用还在起步阶段,且主要集中在品种的鉴定方面^[6,46-49]。在烟草育种及品种基因组 DNA 指纹图谱绘制上的相关研究较少,所以应该拓展 DNA 分子标记技术在烟草上应用的广度和深度;其二,遗传杂合性是杂种优势的遗传基础, QTL 杂合时可以表现出杂种优势^[50],应进一步研究与杂种优势有关的数量性状位点(QTL),开展基于 QTL 的杂种优势类群和遗传距离相结合的研究,从而使分子标记技术预测优势组合成为可能;其三,现有已研究的烟草亲本材料遗传基础狭窄,导致对分子标记技术在烟草上应用的客观评价的歧异。所以必须深化种质资源研究,拓宽烟草杂交亲本的应用范围,引入不同遗传背景的烟草种质,加强 DNA 分子标记技术与烟草杂

种优势利用的基础理论研究。

参考文献

- [1] 王元英,周健.中美主要烟草品种亲源分析与烟草育种[J].中国烟草学报,1995,2(3):11-22.
- [2] 姬广海,钱君,张世光,等.云南水稻抗白叶枯病品种的遗传多样性初报[J].中国水稻科学,2003,17(2):118-122.
- [3] 徐秀红,王洪刚,王元英.分子标记技术在烟草抗病虫害研究中的应用进展[J].中国烟草学报,2004,10(6):33-39.
- [4] 王军卫,张改生,刘宏伟,等.分子标记在作物遗传育种中的应用进展[J].陕西农业科学,2001(1):1-5.
- [5] Cossirat J C. Genetic diversity and varietal identification in the species *Nicotiana tabacum* by RAPD markers[J]. Annaesdll Tabac Section2,1994,26:1-7.
- [6] 许明辉,郑民慧,刘彦中.烟草品种 RAPD 分子标记多态性与品种鉴定[J].种子,1998,9(5):23-25.
- [7] 肖炳光,卢江平,卢秀萍,等.烤烟品种的 RAPD 分析[J].中国烟草学报,2000,2(2):10-15.
- [8] 王志德,牟建民,戴培刚,等.部分烟草核心种质 RAPD 分析[J].中国烟草学报,2003,9(4):20-25.
- [9] 杨本超,肖炳光,陈学军,等.基于 ISSR 标记的烤烟种质遗传多样性研究[J].遗传,2005,27(5):753-758.
- [10] 祁建民,王涛,陈顺辉,等.部分烟草种质遗传多样性与亲缘关系的 ISSR 标记分析[J].作物学报,2006,32(3):373-378.
- [11] 肖炳光,徐照丽,陈学军,等.利用 DH 群体构建烤烟分子标记连锁图[J].中国烟草学报,2006,12(4):35-40.
- [12] 陈顺辉,巫升鑫,倪金应,等.烤烟主要数量性状的配合力研究[J].中国烟草学报,2004,10(3):25-28.
- [13] 杨跃,王毅,尹天水.烤烟常用亲本农艺性状的配合力分析[J].云南农业大学学报,2003,18(3):264-269.
- [14] 张晨东,张燕春,肖炳光.烤烟亲本配合力及杂种优势分析[J].河南农业大学学报,1999,33(4):389-391.
- [15] 肖炳光,张春燕,卢秀萍,等.烤烟产质性状的双列杂交分析[J].烟草科技,2000(6):36-38.
- [16] 李国民,田峰,李鸣,等.杂交一代亲本主要化学成分和产量性状的配合力研究[J].吉首大学学报(自然科学版),1998,19(2):24-29.
- [17] 曾慕衡,马守才,刘景春.烤烟品种间杂种优势及其配合力研究[J].西北农业大学学报,1994,22(4):75-78.
- [18] Amarnath S,Subrahmanyam G S. Combining ability for seedling traits in chewing tobacco(*Nicotiana tabacum* L.)[J]. Annals of Agricultural Research,1992,13(4):330-334.
- [19] 李虎林,朴世领,李莲花,等.烟草叶片中全氮含量和生物碱含量的杂种优势及配合力分析[J].吉林农业大学学报,2003,25(3):266-269.
- [20] 许自成,刘桂珍,马京民,等.烤烟叶片石油醚提物质

- 量分数的遗传变异及稳定性分析[J]. 郑州轻工业学院学报(自然科学版) 2004, 19(3): 25-29.
- [21] 许健, 杨德, 张锦伟. 烤烟亲本配合力的双列杂交分析[J]. 烟草科技 2004, 1: 29-32.
- [22] 许美玲, 赵立红, 张晨东, 等. 烤烟主要性状配合力和相关性研究[J]. 植物遗传资源学报 2004, 3(3): 256-26.
- [23] 史宏志, 官春云. 烟草腺毛分泌物的化学成分及遗传[J]. 作物研究 1995, 9(3): 46-49.
- [24] 王宝华, 吴帼英, 黄静勋. 烤烟烟叶腺毛的密度及其与烟叶品质和化学成分的关系[J]. 中国烟草, 1998(2): 1-6.
- [25] 许自成, 肖汉乾, 丁永乐, 等. 烤烟腺毛密度的遗传变异及配合力效应分析[J]. 河南农业大学学报 2002, 36(3): 210-213.
- [26] Dobhal V K, Dilip Monga. Genetic analysis of field resistance to brown spot caused by *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler in *Nicotiana Lin*[J]. Tobacco Research 1991, 17(1): 11-15.
- [27] 徐秀红. 烟草远缘杂交概况[J]. 中国烟草科学, 2003, (3): 18-21.
- [28] 荣廷玉. 烤烟与高粱、玉米、曼陀罗远缘杂交获得成功[J]. 云南农业科技 1979(4): 20.
- [29] 荣廷玉, 张崇范. 烤烟与玉米及高粱的杂交[J]. 西南农业学报 1992, 5(4): 14-18.
- [30] 吴伯骥, 崔亚亚, 陈毅平. 人工促使烟草和菠菜胚性细胞间染色体穿壁实现植株再生——一项新的细胞工程技术(LB技术)[J]. 中国科学(B辑), 1987(10): 1068-1073.
- [31] 崔亚亚, 白云, 陈毅平, 等. LB技术获得的科间植物[烟草(+)菠菜]F₂、F₃代植株与亲本呼吸代谢途径及叶绿素含量的遗传分析[J]. 遗传 1992, 14(2): 1-3.
- [32] 谢明唐, 吴伯骥. 菠菜+烟草杂交植株与亲本的RUBP-casecaae等电聚焦模式和免疫化学特性的比较分析[J]. 科学通报, 1990(20): 1591-1594.
- [33] 陈学平, 王彦亭. 烟草育种学[M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2002: 64.
- [34] 魏治中. 烟草与药用植物的科间杂种染色体数目变化与性状变异[J]. 山西农业大学学报 1993, 13(3): 195-198.
- [35] 孙勇如, 黄美娟, 李文彬, 等. 粉蓝烟草与矮牵牛的属间体细胞杂种植株的再生[J]. 遗传学报 1982, 9(4): 284-288.
- [36] 夏镇澳, 宛新杉, 王辅德, 等. 烟草与龙葵细胞杂交和新品系694-L选育的研究[J]. 中国农业科学 1993, 26(5): 45-50.
- [37] 刘宝, 邢苗, 张忠恒, 等. 烟草和枸杞属间原生质体电融合再生杂种植株[J]. 植物学报 1995, 37(4): 259-266.
- [38] 谢航, 刘宝, 张忠恒, 等. 波缘烟草和枸杞属间原生质体融合再生杂种小植株[J]. 作物学报 1996, 22(1): 1.
- [39] 王荣, 孟和. 杂种优势与分子标记关系的研究[J]. 畜牧与饲料科学 2005(1): 38-40.
- [40] Lee M, Gedshalk E B, Lamkey K R, et al. Association of restriction fragment length polymorphisms among maize inbreds with agronomic performance of their crosses[J]. Crop Sci 1989(29): 1067-1071.
- [41] Smith O S, Smith J C S, Bowen S L, et al. Similarities among a group of elite maize inbreds as measured by pedigree grain yield, grain yield heterosis[J]. Theor Appl Genet 1990(80): 833-840.
- [42] 谭静, 番兴明, 杨峻芸, 等. 玉米分子标记遗传距离与产量杂种优势关系的研究[J]. 西南农业学报, 2004, 17(3): 278-281.
- [43] Melchinger A E, Lee M, Lamkey K R, et al. Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: Relation to estimated genetic effects in maize inbreds[J]. Crop Sci 1990, 30: 1033-1040.
- [44] Boppenmaier J, Melchinger A E, Seitz G, et al. Genetic diversity for RFLPs in European maize inbreds. II: Performance of crosses within versus between heterotic groups for grain traits[J]. Plant Breeding 1993, 111: 217-226.
- [45] 张志清, 郑有良. SSR标记遗传距离与小麦杂种优势相关分析[J]. 四川农业大学学报 2003, 21(1): 6-9.
- [46] 许明辉, 郑民慧, 刘广田. 烟草品种RAPD分子标记遗传差异研究[J]. 农业生物技术学报 1998, 5(3): 281-285.
- [47] 汪安云, 肖炳光, 李天飞. 烤烟品种的RAPD引物筛选[J]. 中国烟草学报 2000, 6(4): 7-11.
- [48] 梁明山, 刘煜, 侯留记. 烟草品种的DNA指纹图谱和品种鉴定[J]. 烟草科技 2001(1): 34-37.
- [49] 何川生, 张汉尧, 许介眉. 烟草RAPD分析影响因子初探和优化程序[J]. 中国烟草科学 2001(1): 37-40.
- [50] 孙其信, 倪中福, 陈希勇, 等. 冬小麦部分基因杂合性与杂种优势表达[J]. 中国农业大学学报 1997, 2(1): 64-116.