

# *Malus asiatica* × *M. domestica* 种间杂种苹果斑点 落叶病感病性的 QTL 定位

敬小康 吕松 刘欣颖 王忆 吴婷 张新忠 韩振海 李天红\*

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193)

**摘要** 为进一步研究苹果斑点落叶病感病性遗传规律,采用 1 株苹果斑点落叶病菌株对‘紫塞明珠’×‘富士’(*Malus asiatica* × *M. domestica*)的 1 071 株杂交实生树的离体叶片进行斑点落叶病的接种鉴定,将表型数据结合本实验室之前构建的遗传连锁图谱及基因型数据,进行 QTL 区间作图分析。采用 Regression 和 Mixture model 2 种算法共得到与苹果斑点落叶病感病性相关的 QTL 位点 18 个,分布在 LG07、LG08、LG09、LG12 和 LG17 等 5 个连锁群上。Mixture model 算法与 Regression 算法所得微效 QTL 位点重叠或完全重合。Regression 算法未能定位到主效 QTL 位点,而 Mixture model 算法在发病率和严重度 2 个感病指标均检测到 2 个主效 QTL 位点。发病率与病情指数性状的遗传控制基本相同,严重度则表现为相对独立性状。

**关键词** 苹果斑点落叶病;早期落叶病害;感病性;QTL;区间作图

中图分类号 S 661.1

文章编号 1007-4333(2014)06-0140-08

文献标志码 A

## Mapping quantitative trait loci associated with *Alternaria* leaf blotch susceptibility in a *Malus asiatica* × *M. domestica* interspecific population

JING Xiao-kang, LÜ Song, LIU Xin-ying, WANG Yi, WU Ting,  
ZHANG Xin-zhong, HAN Zhen-hai, LI Tian-hong\*

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

**Abstract** This paper focused on understanding the susceptibility inheritance rule of *Alternaria* leaf blotch. One strain of *A. mali* was inoculated on the detached leaves of 1 071 seedlings of *M. asiatica* ‘Zisai pearl’ × *M. domestica* ‘Red Fuji’ and then measured the infection rate, disease severity, disease index. Interval mapping of QTL were processed with the phenotypic data, the genetic map of the population and parental genotype data. The 18 QTLs related to the susceptibility of *Malus domestica* to *Alternaria* leaf blotch were mapped with both regression algorithm and mixture model algorithm. They were located in LG07 LG08 LG09 LG12 and LG17. The minor QTLs mapped within regression were totally or partially overlapped with those by mixture model. Regression algorithm did not give the major QTLs. However, two major QTLs were mapped with the mixture model algorithm in infection rate and disease severity. There were some similarities and differences between the outcomes of regression algorithm and mixture model algorithm. In general, the mixture model algorithm was more comprehensive and precise than regression algorithm. The genetic control of infection rate was fundamentally same as that of disease index, while disease severity was independent.

**Key words** *Alternaria mali*; leaf defoliation diseases; susceptibility; quantitative trait loci; interval mapping

收稿日期: 2014-02-25

基金项目: 公益性行业专项(201003021,201303093); 国家“863”课题(2011AA001204)

第一作者: 敬小康, 硕士研究生, E-mail: jingxiaok@aliyun.com

通讯作者: 李天红, 教授, 主要从事果树逆境生理与分子生物学研究, E-mail: lith@cau.edu.cn

苹果斑点落叶病(*Alternaria mali*)于1956年在日本岩手县首次发现<sup>[1]</sup>,是一种在世界范围内发生,在亚洲产区危害严重的苹果早期落叶病害<sup>[2-4]</sup>。

苹果属植物中抗斑点落叶病的资源丰富,但主栽品种均不抗病。接种鉴定的结果表明国光、乔纳金、首红和新红星等感病性强,金冠、嘎啦和长富2等中感,艾达红、惠丰王林和红玉等表现高抗<sup>[5-6]</sup>。采用苹果斑点落叶病发病田间调查,发现元帅系品种感病最重,富士系中,除长富6号以外,其余品种感病较轻,金冠系抗性中等,国光系介于感病与中等抗病之间,且同一系中各品种间抗性相差不大<sup>[7]</sup>。

不同分离群体苹果斑点落叶病抗病性遗传规律存在差异。Saito等<sup>[8]</sup>认为苹果斑点落叶病的抗病性由隐性单基因控制。而采用斑点落叶病发病田间调查,发现斑点落叶病的抗病性为数量性状,且含有主效抗病基因,抗病品种秦冠作为母本可以显著提高杂交后代平均抗病性,且抗性在不同年份表现一致<sup>[9]</sup>。本实验室之前用紫塞明珠×富士(*Malus asiatica* × *M. domestica*)实生树群体进行离体接种苹果斑点落叶病菌试验,结果中发病:不发病的分离比符合3:1,发病/不发病表现为质量性状,发病对不发病表现为显性。发病亚群体的严重度表现为多基因数量性状,主基因、多基因遗传力分别为86.33%和10.51%<sup>[6]</sup>。

苹果斑点落叶病 QTL 及分子标记研究取得进展<sup>[10-12]</sup>。赵磊等<sup>[13]</sup>进行了苹果早期落叶病抗性随机扩增多态性(RAPD)标记筛选获得了一个与苹果抗斑点落叶病基因连锁的 S428-854 标记。此标记随后被转化为重复性和特异性更好的 SCAR 标记,命名为 SCAR470,该标记可以用于苹果斑点落叶病的分子鉴定<sup>[14]</sup>。

沙果(*Malus asiatica* Nakai)种内有一些栽培类型,如小关门甜槟子,对斑点落叶病表现抗病。紫塞明珠是 *M. asiatica* 栽培品种,对苹果斑点落叶病表现为感病<sup>[6]</sup>。本研究在利用紫塞明珠×富士杂种后代进行感病性遗传分析的基础上,进行 QTL 分析,进一步研究苹果斑点落叶病感病性遗传规律,并探讨斑点落叶病感病性在区间作图法不同算法模型下的 QTL 定位结果差异,以期为苹果抗性品种育种早期选择提供更多基础研究依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 苹果斑点落叶病抗病性离体接种试验

#### 1.1.1 病原菌的分离纯化与鉴定

2011年6月在河北昌黎田间采集苹果斑点落叶病典型病叶为分离苹果斑点落叶病菌(*Alternaria mali*)的材料。取发病叶片的病健交界处组织,剪成约5 mm<sup>2</sup>的组织块,首先在75%酒精中浸润30 s,然后将组织块浸泡于0.1%升汞30 s,最后,使用灭菌蒸馏水将组织块漂洗3遍,并将其置于PDA平板倒置培养。培养3~7 d后,使用接种针挑取单一菌落边缘菌饼置于新的PDA平板培养,待菌落长满培养皿,产孢后镜检观察菌丝及分生孢子形态,进行显微鉴定<sup>[4]</sup>。以2个苹果品种昌红和Gala的完全展开幼叶为试材,进行病原回接验证。

#### 1.1.2 植物材料

紫塞明珠×富士杂交实生树1089株,2007年杂交,翌年定植于田间。株行距0.5 m×2.0 m,进行常规田间管理和病虫害防治。2011年8月采取实生树完全展开的幼叶,3次生物学重复,每重复3片叶,保湿带回实验室用于接种。

#### 1.1.3 接种物的制备

菌株分离纯化及扩繁所用培养基为PDA固体培养基<sup>[15]</sup>。病原菌营养生长阶段条件为28℃,光、暗各12 h,相对湿度80%以上。培养3~4 d待菌落长满培养皿,进行1周暗培养促使分生孢子大量产生。使用接种针刮擦菌落表面收集菌丝和分生孢子于15 mL离心管中,加适量灭菌蒸馏水,振荡混匀,之后使用双层纱布过滤并收集滤液,用血球计数板在10×20倍显微镜下计数,然后将悬浮液调节至2×10<sup>5</sup>个孢子/mL,28℃恒温培养10 h,萌发率达到10%即为可用<sup>[5,9]</sup>。

#### 1.1.4 接种方法

叶片用2×10<sup>5</sup>个孢子/mL的萌发孢子悬液正反面均匀喷雾接种<sup>[5]</sup>,以喷灭菌水为对照,接种后叶片正面朝上放置在铺有湿毛巾的搪瓷托盘中,将托盘用保鲜膜封闭,保持其相对湿度<sup>[16]</sup>,于人工气候箱(Z-380c,江南仪器厂,宁波)28℃下饱和湿度培养,光、暗各12 h。接种第7天进行发病情况调查,记录发病率及严重度(病斑面积/叶面积)数据,病斑面积及叶面积采用透明方格法进行测量<sup>[6]</sup>。

## 1.2 统计分析

以发病率、严重度和病情指数 3 个指标进行叶片离体接种抗病性综合评价。

计算公式:

$$\text{发病率}/\% = \text{发病叶片数}/\text{接种叶片数} \times 100$$

$$\text{严重度} = \sum(\text{每叶病斑面积}/\text{每叶面积})/\text{发病叶片数}$$

$$\text{病情指数} = 100 \times \sum(\text{各级病叶数} \times \text{各级代表值})/(\text{调查总叶数} \times \text{最高级代表值})$$

叶片病害分级:0 级,无病斑;1 级,1~2 个病斑;3 级,3~4 个病斑;5 级,5~6 个病斑;7 级,7~10 个病斑;9 级,>10 个病斑。

选取杂交实生树群体抗病性离体接种鉴定结果的发病严重度数据,进行重复间与实生树间的差异显著性测验。

## 1.3 QTL 定位

本研究引用实验室之前构建的遗传连锁图谱,母本紫塞明珠遗传连锁图全长 1 313.6 cM,共有 753 个标记,标记间平均遗传距离为 1.74 cM;父本富士遗传连锁图全长 1 457.5 cM,共有 790 个标记,标记间平均遗传距离为 1.84 cM(尚未发表)。

通过杂种实生树感病性离体接种鉴定获得 251

株作图群体单株的发病率、严重度及病情指数数据,将其分别与遗传连锁图谱和亲本基因型数据结合,用 MapQTL<sup>®</sup> 6 软件<sup>[17]</sup>进行 QTL 分析。苹果品种基因型高度杂合,难以获得 F<sub>2</sub> 代群体,本研究 QTL 定位分析采用的是紫塞明珠×富士 F<sub>1</sub> 代杂交实生树群体,而且本群体的亲本基因型数据为 CP 类型,因此,MapQTL 软件分析时宜采用区间作图法,该作图法有 Regression 和 Mixture model 2 种算法<sup>[14]</sup>。因暂无文献证据证明本群体适宜哪种算法,本研究同时采用 Regression 和 Mixture model 2 种算法进行尝试和比较<sup>[18-19]</sup>,设定 LOD 临界值均为 2.8。用 Map chart version 2.0 将 QTL 位点与连锁群共同作图表示<sup>[20,22]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 差异显著性测验

对紫塞明珠×富士杂交实生树群体 1 071 个单株离体接种鉴定的发病严重度数据进行方差分析的结果表明:实生树单株间发病严重度呈极显著水平差异,重复间差异不显著(表 1)。而发病率和病情指数 2 个指标在群体中的分离不显著,重复间的差异不显著。

表 1 紫塞明珠×富士 F<sub>1</sub> 群体接种苹果斑点落叶病严重度表型 F 检验

Table 1 F test of the severity of F<sub>1</sub> segregating progeny of 'Zisai pearl'×'Fuji' inoculated with *Alternaria mali*

变异来源 Variation Source	自由度 DF	方差 SS	均方 MS	F	F <sub>0.05</sub>	F <sub>0.01</sub>
植株材料	1 070	428.93	0.401	1.475**	1.00	1.00
重复	2	0.11	0.056	0.207	3.00	4.61
误差	2 140	581.71	0.272			

### 2.2 QTL 定位

在苹果斑点落叶病感病性相关 QTL 定位中,分别以严重度、发病率、病情指数 3 个感病指标进行区间作图 QTL 分析,选择 Regression 和 Mixture model 2 种算法。

采用 Regression 算法进行 QTL 分析,发病率、严重度和病情指数 3 个感病性指标均未能定位到主效 QTL 位点。在母本紫塞明珠和父本富士的 LG12 均检测到发病率的微效 QTL 位点 *Irf12(R)* 和 *Irz12(R)*,共解释 18.9% 的表型变异,并且

*Irf12(R)* 和 *Irz12(R)* 在整合图谱上的位置几乎重合(表 2 和图 1)。同时,在双亲的 LG12 均检测到病情指数的微效 QTL 位点 *Dif12(R)* 和 *Dis12(R)*,均可解释 12.2% 的表型变异。*Dif12(R)* 和 *Dis12(R)* 分别与发病率相关的 QTL *Irf12(R)* 和 *Irz12(R)* 完全重合(表 2 和图 1)。共检测到 4 个与严重度相关的 QTL 位点,分别在母本紫塞明珠的 LG07、LG08 和 LG09 和父本富士的 LG09 上,共解释 29.3% 的表型变异,其中 *Dsf09(R)* 与 *Dsz09(R)* 在整合图谱上几乎重合(表 2 和图 1)。

**表 2 ‘紫塞明珠’X‘富士’F1 代与苹果斑点落叶病抗性相关的 Regression 算法 QTL 位点**  
 Table 2 QTLs of susceptibility to *Alternaria mali* in ‘Zisai pearl’×‘Fuji’  
 population detected by regression model

性状 Trait	QTL	连锁群 Group	峰值/cM Position	最近标记 Nearest marker	LOD 值 LOD score	贡献率/% Var.
发病率	Irf12(R)	F12	42.544	CH01g12	4.09	8.9
	Irz12(R)	Z12	30.720	CH01d09	4.61	8.9
严重度	Dsf09(R)	F12	85.921	CN928134	3.21	7.0
	Dsz07(R)	Z07	50.038	CN914458z	4.09	8.9
	Dsz08(R)	Z08	32.118	CTG1064499z	2.91	6.4
	Dsz09(R)	Z09	76.567	CN928134	3.21	7.0
病情指数	Dif12(R)	F12	42.544	CH01g12	4.92	12.2
	Diz12(R)	Z12	30.720	CH01d09	5.69	12.2

注: QTL 名称由感病指标缩写、亲本中文名称首字母、连锁群号和算法简写组成。其中, Ir, Ds 及 Di 分别表示发病率、严重度和病情指数; z 和 f 分别表示母本紫塞明珠及父本富士; M 和 R 分别表示 Mixture Model 算法及 Regression 算法。

Note: Name of QTLs composes of the acronym of infection index, the first letter of chinese name of parent, the number of linkage and the abbreviation of algorithm. Ir, Ds and Di represent Infection rate, Disease severity and Disease index, respectively. z and f mean *Malus asiatica* and *Fuji*. M stands for the algorithm of Mixture Model, while R is for Regression.

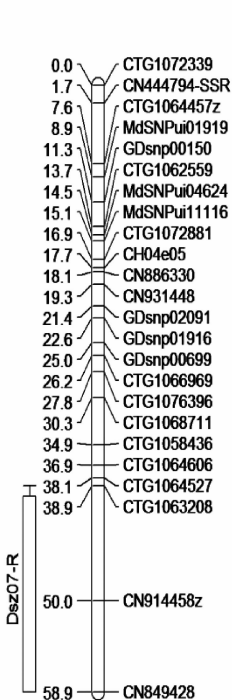
采用 Mixture model 算法, 在母本紫塞明珠的 LG17 检测到发病率相关的主效 QTL 1 个, 命名为 *Irz17(M)*, 在 LG12 检测到微效 QTL 位点 *Irz12(M)*; 同时, 在父本富士的 LG07 和 LG12 分别检测到发病率相关的主效 QTL 位点 *Irf07(M)* 和微效

QTL 位点 *Irf12(M)* (表 3 和图 1)。其中微效 QTL *Irz12(M)* 与 *Irf12(M)* 基本重合 (图 1), 共解释 19.1% 的表型变异, 并且 *Irf12(M)* 和 *Irz12(M)* 在整合图谱上的位置几乎重合 (表 3 和图 1)。发病率相关 QTL 位点的贡献率共可解释 149.4% 的表型变异。

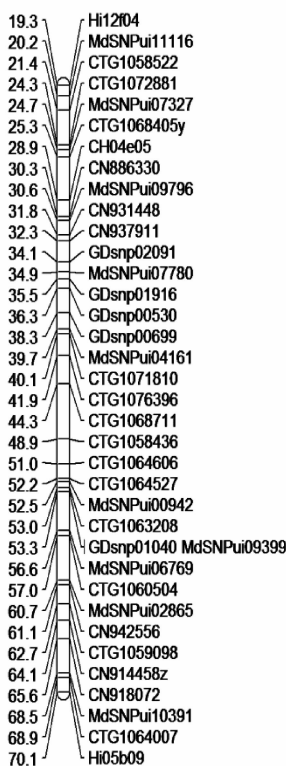
**表 3 ‘紫塞明珠’X‘富士’F1 代与苹果斑点落叶病抗性相关的 Mixture Model 算法 QTL 位点**  
 Table 3 QTLs of susceptibility to *Alternaria mali* in ‘Zisai pearl’×‘Fuji’  
 population detected by Mixture Model

性状 Trait	QTL	连锁群 Group	峰值/cM Position	最近标记 Nearest marker	LOD 值 LOD score	贡献率/% Var.
发病率	Irf12(M)	F12	42.544	CH01g12	4.09	8.9
	Irz12(M)	Z12	30.720	CH01d09	4.65	10.2
	Irf07(M)	F07	71.703	MdSNPui06769	3.80	64.3
	Irz17(M)	Z17	12.941	CTG1069827	5.51	66.0
严重度	Dsf07(M)	F07	71.703	MdSNPui06769	4.75	65.4
	Dsf09(M)	F09	85.921	CN928134	3.21	7.0
	Dsz09(M)	Z09	76.567	CN928134	3.21	7.1
	Dsz17(M)	Z17	12.941	CTG1069827	4.89	65.9
病情指数	Dif12(M)	F12	42.544	CH01g12	4.92	10.6
	Diz12(M)	Z12	30.720	CH01d09	5.69	12.2

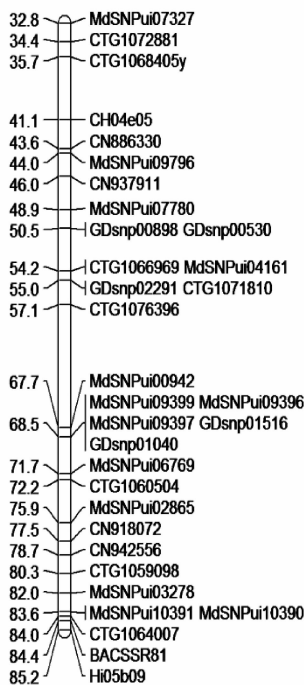
LG07-P1



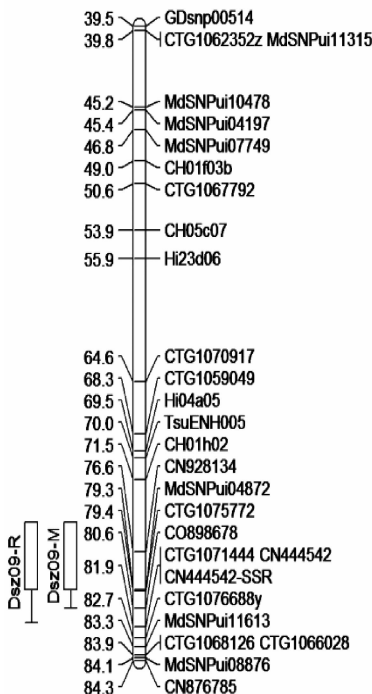
LG07



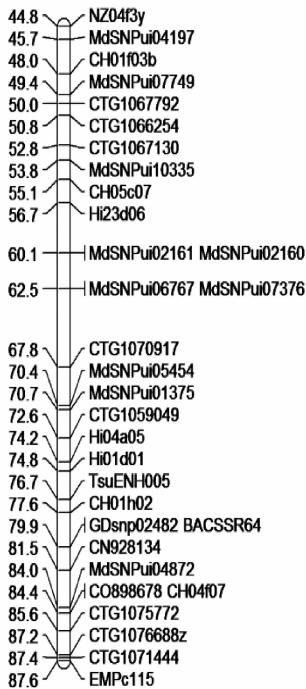
LG07-P2



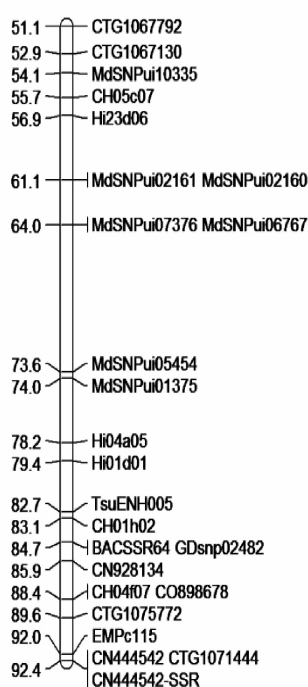
LG09-P1

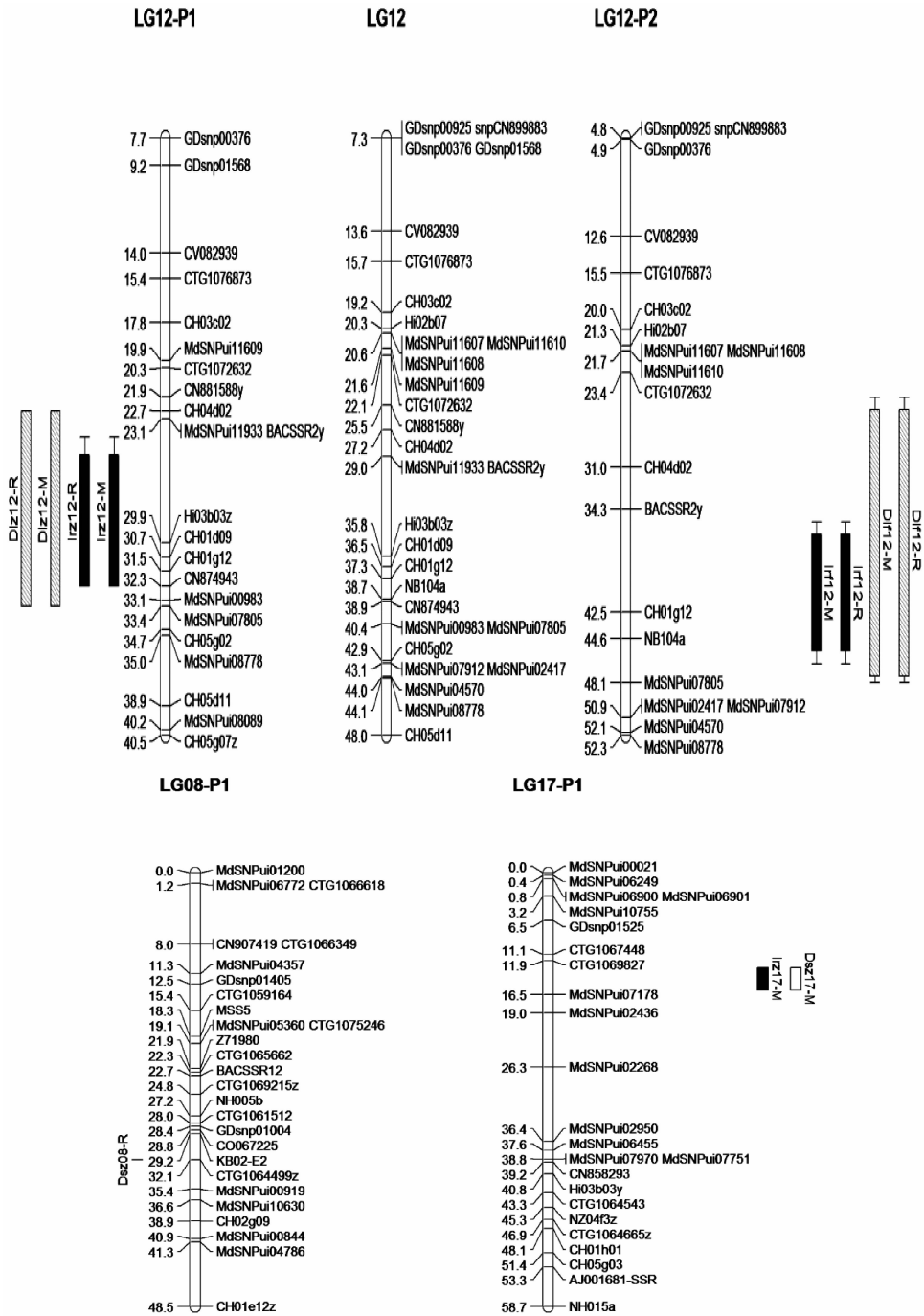


LG09



LG09-P2





注:1)QTL 名称由感病指标缩写、亲本中文名称首字母、连锁群号和算法简写组成。其中,Ir,Ds 及 Di 分别表示发病率、严重度和病情指数;z 和 f 分别表示母本紫塞明珠及父本富士;M 和 R 分别表示 Mixture model 算法及 Regression 算法;2)QTL 位点由不同的条形在连锁群左右两侧标示,其中条形框的长度表示 LOD-1 的置信区间,延长线表示 LOD-2 的置信区间;3)不同的填充方式代表不同的感病指标,空白的为严重度,黑色填充的为发病率,斜线的为病情指数。

Note:1)Name of QTLs composes of the acronym of infection index,the first letter of chinese name of parent,the number of linkage and the abbreviation of algorithm. Ir,Ds and Di represent Infection rate,Disease severity and Disease index, respectively. z and f mean 'Zisai pearl' and 'Fuji'. M stands for the algorithm of Mixture Model, while R is for Regression;2) QTLs are represented by boxes on the left and right side of linkage groups,in which length represents the LOD-1 confidence interval and extended lines represent the LOD-2 confidence interval;3) Different fillstyles represent different infection index. Boxes representing QTLs for disease severity are blank,infection rate are black-filled and disease index are diagonal hatch.

图 1 紫塞明珠 × 富士杂种实生群体与苹果斑点落叶病抗性相关 QTL 分布图

Fig. 1 QTLs distribution of the susceptibility to apple *Alternaria* blotch in 'Zisai pearl' × 'Fuji' interspecific population

在亲本紫塞明珠的 LG17 检测到严重度相关的主效 QTL 1 个,命名为  $Dsz17(M)$ ,在 LG09 检测到微效 QTL 位点  $Dsz09(M)$ ;同时,在父本富士的 LG07 和 LG09 分别检测到严重度相关的主效 QTL 位点  $Dsf07(M)$  和微效位点  $Dsf09(M)$  (表 3 和图 1)。其中,微效 QTL  $Dsf09(M)$  和  $Dsz09(M)$  临近标记相同(表 3),共解释 14.1% 的表型变异,且  $Dsf09(M)$  和  $Dsz09(M)$  在整合图谱上的位置完全重合(图 1)。发病率和严重度相关主效 QTL 位点分别对应,标记一致且在图谱上位置完全重合(表 3 和图 1)。

在亲本紫塞明珠 LG12 检测到病情指数相关微效 QTL 位点  $Diz12(M)$ ;同时,在父本富士的 LG12 检测到病情指数相关微效 QTL 位点  $Dif12(M)$  (表 3 和图 1)。同时,微效 QTL  $Diz12(M)$  与  $Dif12(M)$  共解释 22.8% 的表型变异,并且  $Irf12(M)$  和  $Irz12(M)$  在整合图谱上的位置几乎重合(表 3 和图 1)。

### 3 讨论

本研究 QTL 定位分析采用区间作图法 Regression 和 Mixture model 2 种算法进行分析<sup>[14]</sup>。结果表明 Regression 和 Mixture model 2 种算法结果表现出一定的相似性和差异性。2 种算法检测到 3 个感病性指标的微效 QTL 位点完全一致,与前人对此软件应用的效果相符<sup>[21]</sup>。但是,Regression 算法未能检测到主效 QTL 位点,而 Mixture model 算法在 3 个感病性指标均检测到主效 QTL 位点。这就验证了苹果斑点落叶病感病性存在主基因分离的遗传特性<sup>[6,9]</sup>。MapQTL 软件的 Regression 算法除了具有计算速度快及占用内存小的优点以外,在计算的精确度与准确度方面均不如 Mixture model 算法<sup>[22-24]</sup>。根据本研究所得结果,建议采用 Regression 算法对表型数据进行初步定位,然后用 Mixture Model 算法进行进一步定位,结合二者结果,相互验证获得最终结果。

发病率与病情指数密切相关,而与严重度表现为相对独立性状。基于 Mixture Model 算法,共检测到与发病率相关的 QTL 位点 4 个,与病情指数相关的 QTL 位点 2 个,其中病情指数相关 QTL 位点与发病率相关 QTL 位点中的 2 个完全重合,表明发病率与病情指数性状的遗传控制基本相同。相反,在严重度相关的 4 个 QTL 位点中,2 个微效

QTL 位点  $Dsf09(M)$  和  $Dsz09(M)$  与发病率无关,而发病率相关微效 QTL 位点  $Irf12(M)$  和  $Irz12(M)$  与严重度无关。2 个主效 QTL 位点  $Dsf07(M)$  和  $Dsz17(M)$  分别与发病率相关的主效 QTL 位点  $Irf07(M)$  和  $Irz17(M)$  重合。而在 Regression 算法中,发病率与病情指数相关 QTL 位点完全重合,且与严重度相关 QTL 位点完全无关联。因此,推测发病率与病情指数在遗传控制上密切关联,而严重度表现为独立性状。在以后的感病性评价中,发病率与病情指数仅选其一即可。2 个亲本对苹果斑点落叶病的抗性各异,富士属于中等抗性,而紫塞明珠则是中等感病<sup>[6]</sup>。3 个感病性指标在母本紫塞明珠上分布的 QTL 位点均多于父本富士,与亲本本身的感病性差异相符。

Li 等<sup>[25]</sup>报道的与苹果斑点落叶病感病性相关的标记 CH05g07,在已发布的苹果基因组中查找,发现该标记位于母本 Huacui 的 LG14,与本研究结果中的苹果斑点落叶病感病性相关 QTL 无关联。由于采用不同的作图群体,相同的标记较少,本研究所得的 QTL 结果难以与更多其他研究结果比较分析。按照之前遗传分析结果,本群体斑点落叶病发病与不发病表现质量性状,表型变异涉及 2 个主基因位点分离<sup>[6]</sup>。而本研究采用 Mixture model 算法,发病率与严重度性状均检测到 2 个主效 QTL,各自可解释 130% 左右的表型变异,与遗传分析结果相符。但贡献率过高的原因尚不能确定,有待进一步研究确认。

### 参 考 文 献

- [1] Sawamura K. Studies on apple *Alternaria* blotch caused by *Alternaria mali* Roberts [J]. Bulletin of the Faculty of Agriculture, Hiroshima University, 1972, 18: 152-235
- [2] Soleimani M J, Esmailzadeh M. First report of *Alternaria mali* causing apple leaf blotch disease in Iran [J]. Australasian Plant Disease Notes, 2007, 2(1): 57-58
- [3] Bulajic A, Filajdic N, Babovic M, et al. First report of *Alternaria mali* on apples in Yugoslavia [J]. Plant Disease, 1996, 80(6): 709
- [4] Sutton T B. Identification and distribution of *Alternaria mali* on apples in North Carolina and susceptibility of different varieties of apples to *Alternaria* blotch [J]. Plant Disease, 1991, 75(10): 1045-1048
- [5] Abe K, Iwanami H, Kotoda N, et al. Evaluation of apple genotypes and *Malus* species for resistance to *Alternaria*

- blotch caused by *Alternaria alternata* apple pathotype using detached - leaf method[J]. *Plant breeding*, 2010, 129(2): 208-218
- [6] 吕松, 王忆, 张新忠, 等. 苹果斑点落叶病抗病性种质评价及遗传分析[J]. *中国农业大学学报*, 2012, 17(4): 68-74
- [7] 赵进春, 龚欣, 刘立军, 等. 苹果不同品种斑点落叶病发病情况调查[J]. *中国南方果树*, 2001, 30(6): 58-59
- [8] Saito K I, Niizeki M. Fundamental studies on breeding of the apple XI Genetic analysis of resistance to *Alternaria* blotch (*Alternaria mali* Roberts) in the interspecific crosses [J]. *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Hirosaki University*, 1988, 50: 27-34
- [9] 张坤, 党志国, 赵磊, 等. 富士、秦冠苹果对早期落叶病抗性的遗传分析[J]. *西北林学院学报*, 2007, 22(4): 128-130
- [10] 刘广华. 红玉 × 金冠 F1 杂交群体苹果腐烂病抗性的遗传分析及 QTL 定位[D]. 北京: 中国农业大学, 2010
- [11] Calenge F, Faure A, Goerre M, et al. Quantitative trait loci (QTL) analysis reveals both broad-spectrum and isolate-specific QTL for scab resistance in an apple progeny challenged with eight isolates of *Venturia inaequalis* [J]. *Phytopathology*, 2004, 94(4): 370-379
- [12] Peil A, Flachowsky H, Hanke M V, et al. Inoculation of *Malus* × *Robusta* 5 progeny with a strain breaking resistance to fire blight reveals a minor QTL on LG5 [C]//XII International Workshop on Fire Blight, 2010: 357-362
- [13] 赵磊, 赵政阳, 党志国, 等. 秦冠、富士苹果杂交后代抗早期落叶病的遗传分析[J]. *西北农业学报*, 2008, 17(2): 197-201
- [14] 祁楠, 万怡震, 高华, 等. 苹果抗斑点落叶病基因的一个 RAPD 标记的 SCAR 转换[J]. *西北农业学报*, 2010, 19(6): 106-109
- [15] 吴桂本, 王英姿, 王培松, 等. 苹果斑点落叶病菌的分化及生物学研究[J]. *中国果树*, 1999(4): 11-15
- [16] 寿园园, 李春敏, 赵永波, 等. 苹果抗褐斑病离体鉴定的方法[J]. *果树学报*, 2009, 26(6): 912-914
- [17] Van O J W. MapQTL<sup>®</sup> 6, Software for the mapping of quantitative trait loci in experimental populations of diploid species[J]. *Kyazma B V, Wageningen, Netherlands*, 2009
- [18] Xu S. A comment on the simple regression method for interval mapping[J]. *Genetics*, 1995, 141(4): 1657-1659
- [19] Jansen R C. Interval mapping of multiple quantitative trait loci[J]. *Genetics*, 1993, 135(1): 205-211
- [20] Voorrips R E. Map Chart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs [J]. *Journal of Heredity*, 2002, 93(1): 77-78
- [21] Kao C H. On the differences between maximum likelihood and regression interval mapping in the analysis of quantitative trait loci[J]. *Genetics*, 2000, 156: 855-865
- [22] Segura V, Denancé C, Durel C E, et al. Wide range QTL analysis for complex architectural traits in a 1-year-old apple progeny[J]. *Genome*, 2007, 50(2): 159-171
- [23] Haley C S, Knott S A. A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers[J]. *Heredity*, 1992, 69(4): 315-324
- [24] Hackett C A. Model diagnostics for fitting QTL models to trait and marker data by interval mapping [J]. *Heredity*, 1997, 79: 319-328
- [25] Li Y, Zhang L Y, Zhang Z, et al. A simple sequence repeat marker linked to the susceptibility of apple to *Alternaria* blotch caused by *Alternaria alternata* apple pathotype[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2011, 136(2): 109-115

责任编辑: 王燕华