

## 评述与展望

### Review and Progress

# 作物基因聚合育种的研究进展

鲁秀梅 张宁 陈劲枫\* 钱春桃\*

南京农业大学园艺学院, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京, 210095

\* 通讯作者, chuntaoq@njau.edu.cn; jfchen@njau.edu.cn

**摘要** 聚合多个有效基因,不仅可以提高作物的抗性,而且可以提高作物的产量和营养品质。尤其是在抗病方面,单基因长时间反复利用容易丧失其抗病性,多基因聚合有利于拓宽抗谱,提高作物的抗性。此外,基因聚合育种与常规育种方法相结合已经成为今后育种主要方法。本研究介绍了作物基因聚合育种的主要方法、聚合基因的互作以及聚合基因在育种上的应用,对目前作物聚合育种存在的不足进行了分析,并对未来的聚合育种目标进行了展望,以期推动作物聚合育种的研究。基因聚合育种主要集中应用在大田作物上,在园艺作物上的研究应用较少,因此,需要加强对基因聚合育种的了解,促进基因聚合育种在园艺作物上的研究。

**关键词** 作物, 聚合育种, 抗病, 基因互作

## The Research Progress in Crops Pyramiding Breeding

Lu Xiumei Zhang Ning Chen Jinfeng\* Qian Chuntao\*

State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing, 210095

\* Corresponding authors, chuntaoq@njau.edu.cn; jfchen@njau.edu.cn

DOI: 10.13271/j.mpb.015.001445

**Abstract** Pyramiding multiple effective genes can improve not only the resistance of plants, but also the yield and nutritional quality of plants. Especially in the field of disease resistance, it is easy to lose the disease resistance of plants by repeatedly using the single gene for a long time. On the contrary, pyramiding multiple genes is beneficial to broadening the resistance spectrum and improving the resistance of plants. Furthermore, the combination of pyramiding breeding and conventional breeding methods has become the main method for breeding in the future. In this research, the primary methods of pyramiding breeding, interaction between pyramiding genes and application of pyramiding gene in breeding were reviewed. Deficiency about present plant pyramiding breeding have also been analyzed in this paper. In addition, the aims of pyramiding breeding in the future were discussed, in order to contribute to the research on the pyramiding breeding. Pyramiding breeding is mainly applied to field crops, but only a few of horticultural plants are involved in pyramiding breeding. Therefore, it is necessary to strengthen understanding of pyramiding breeding, so as to promote the research on the pyramiding breeding of horticultural plants.

**Keywords** Plant, Pyramiding breeding, Disease-resistance, Gene interaction

自然界中许多作物的抗性、品质和产量性状都是由多个基因共同控制的。在多个基因共同作用下,多种蛋白质或酶得以表达,从而决定生物的表型。育种家通过回交、远缘杂交、物理化学诱变等手段培育出优质高产并且兼具多种抗性的品种。随着人们生

活水平的提高,对作物品质的关注度也逐渐增加,粮食作物类和水果蔬菜既要求高产,又要求高质同时还要兼具抗病,然而往往高产的作物品质都不是很高,而品质高的作物又容易感病,病虫害必然会影响作物的品质和产量,严重时甚至会导致绝产(Zhang et

基金项目 本研究由国家自然科学基金新疆联合基金项目(U1178307)资助

引用格式 Lu X.M., Zhang N., Chen J.F., and Qian C.T., 2017, The research progress in crops pyramiding breeding, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 15(4): 1445-1454 (鲁秀梅, 张宁, 陈劲枫, 钱春桃, 2017, 作物基因聚合育种的研究进展, 分子植物育种, 15(4): 1445-1454)

al., 1997)。使用农药不仅会污染环境,而且长时间使用同一种农药会使作物产生抗药性,出现恶性病原菌,同时产生农药残留(Norton and Cosper, 1989; Keninath and Zitter, 1998)。为了解决这一问题,国内外研究者相继提出通过聚合基因育种来提高作物的抗性、产量和品质。培育出优质、高产、抗病虫害、抗非生物胁迫的优良作物品种是育种家们一直努力的目标,近十年来基因聚合越来越受到重视(图 1)。聚合育种的價值不可低估,尤其是可以提高对各种病害的抗性,可以减少流行病引起的危害(Prasanna et al., 2014),培育出抗性相对持久的优良品种(Singh et al., 2001),基因聚合育种已经成为现代作物育种的一个重要手段。

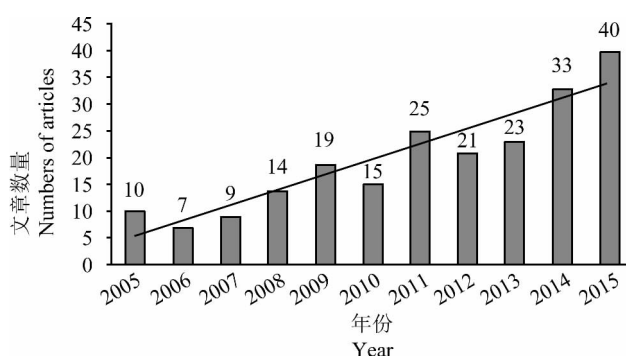


图 1 Pubmed 数据库 2005 年 ~2015 年基因聚合相关文章数量  
Figure 1 The numbers of articles about pyramiding gene in pubmed database from 2005 to 2015

但是并不是所有的基因聚合都能够成功,作物个体表型的可靠性,目标基因的表达,聚合基因间的遗传模式,目标性状和其他性状之间的基因多效性等都会影响基因聚合的效果(Ye and Smith, 2009)。如果目标基因和影响其他性状的不好的基因相连锁,那么就有可能影响育种目标,此外,当野生种作为供体与栽培种杂交后,染色体发生重组也会影响聚合基因的效率;聚合基因的持久性和育种成本之间也需要一个权衡;人为因素也会影响聚合基因的效果,如育种家鉴定理想基因型的能力等。而且目前对于基因聚合提高抗性、品质产量等方面的机制并不了解,为了更好的研究作物基因聚合育种,本研究对基因聚合育种的主要方法、聚合基因间的相互作用以及聚合基因育种的主要应用进行了简单的阐述,以期待为作物聚合基因育种提供一些研究基础与参考。

## 1 作物基因聚合育种的主要方法

基因聚合育种就是利用传统的回交、杂交、复交等手段将多个有利的基因聚合到一起,将分散在不

同亲本中的优异基因聚合到同一基因组,从而达到育种目标的一种手段(何光明等, 2004; 秦钢等, 2006; 徐兵划, 2014)。基因聚合育种的程序主要分为两部分,第一部分是目的基因的搜集聚合,第二部分是聚合基因的固定,即聚合基因的纯合。基因聚合育种主要包括传统聚合育种、分子标记辅助选择聚合育种以及遗传转化聚合育种 3 种方法。传统的聚合育种方法由于需要多次回交,因此选育目标植株的时间久,成本高,需要大量的人力物力(Yi et al., 2013),同时由于连锁累赘,回交几代后往往难以突破,因此通过传统育种方法聚合基因是困难的(Tanksley et al., 1989)并且易受环境、评价标准等因素的影响。而分子标记辅助选择聚合育种具有能够对基因型直接选择,快速准确,不易受环境影响等优点,可以在田间生长的任何时期进行,有效缩短了育种年限,有利于快速有效定向改良骨干系的抗病性,并为抗病新品种选育提供了良好的亲本材料(邓其明等, 2006)。因此,通过分子标记辅助选择基因聚合是更有效的遗传改良方法。并在水稻(秦钢等, 2007; Pradhan et al., 2015)、小麦(张增艳等, 2002; 朱晓娜等, 2008)、黑麦(Twardowska et al., 2005)、玉米(李莉等, 2012)等作物中取得了较好的效果。

此外,遗传转化聚合育种也是聚合育种的一种手段,传统育种的一个潜在的限制是只有相近的品种之间基因转移才能被完成。但是通过转基因的方法,2 个完全无关的品种间的基因也能够被转入,并且与传统育种和分子标记辅助育种相比,遗传转化育种可以更快的将目标基因聚合到一起。并在印度芥菜(Cao et al., 2008)、拟南芥(Poirier et al., 2000)、水稻(李进斌等, 2007)、烟草(苏宁等, 2002)等作物中广泛应用,取得了较好的效果。虽然转基因已经为聚合育种做出了巨大贡献,但是这些当中的大部分都是实验室的研究结果,仍需在田间进行试验鉴定。而且对于一些作物而言,由于作物自身原因,遗传转化聚合育种比较难以实现。

## 2 聚合基因之间的互作效应

虽然许多研究发现聚合基因育种可以提高作物的抗病性、抗虫性、对非生物胁迫的抗性以及品质和产量,但是并不是所有的基因聚合效果都是简单的相加,各聚合基因之间的互作有的是累加的加性效应,有的是大于累加的上位效应,有的甚至是小于累加的上位效应,结果往往小于它们单独存在时的效果。只有对不同 QTL 或基因间互作关系进行清晰的

认识,才能够合理的对 QTL 和基因进行组合,有效改良品种(殷跃军等, 2008)。Eshed 和 Zamir (1996)发现番茄中与产量性状相关的基因互作是加性效应和小于累加的负上位效应;Zhuang 等(2002)报道在对水稻的产量 QTLs 进行聚合时显示加性效应和上位效应;Miedaner 等(2006)发现小麦抗赤霉病的 3 个 QTLs 中的两个 QTLs 聚合时表现小于累加的负上位效应;Marcel 等(2008)聚合小麦抗叶锈病 QTLs 显示加性效应;Tan 等(2009)报道聚合土豆北方根结线虫  $R_{Mlt-1}$  和  $R_{Mlt-2}$  抗性基因后,与单个抗性基因相比并没有明显减少虫卵的繁殖数量;许峰等(2015)研究发现小麦抗赤霉病 QTL  $Fhb4$  和  $Fhb5$  之间存在明显的加性效应。

除了聚合基因之间的互作关系影响聚合效果之外,聚合基因的途径、基因型互作之间的方向、作物生长时期以及聚合基因的数量可能都会影响聚合基因的效果,Coupland (1995)发现在聚合同一途径的拟南芥开花基因时并不会影响拟南芥开花的时间,但是通过聚合不同途径的拟南芥开花基因时可以促进其提前开花;殷跃军等(2008)研究发现聚合 3 个水稻抗纹枯病 QTL 的植株的抗性并没有显著高于某些聚合 2 个抗水稻纹枯病 QTL 的植株;赵芳明等(2011)利用单片段代换系和双片段代换系分析水稻粒型性状 QTL 的加性效应和上位效应,发现同一个粒长 QTL 与不同的单片段代换系聚合时,产生的互作效应不同,只有与加性效应方向相同的粒长上位性互作时才可以有效改良水稻粒长;Boer 等(2014)在研究莠苣抗霜霉病 QTLs 互作时发现与聚合 2 个 QTLs 相比,聚合 3 个 QTLs 的植株的感病水平并没有显著降低,但是聚合 4 个 QTLs 的植株的感病水平显著降低,并发现不同组合的 QTL 之间的互作不同,而且聚合抗霜霉病莠苣在幼苗期和成株期的抗性不同。有关聚合基因之间的互作,国内的研究较少,国外研究占大多数。这些研究结果表明,在利用各自的基因进行聚合育种时,要考虑到目的基因聚合时的有效性和合理性,与聚合 3 个基因相比,有时候聚合两个基因的性价比更高。

### 3 基因聚合在育种中的应用

众多研究表明聚合不同的有利基因,可以进行品种改良,有效提高作物的抗性、品质产量及改善农艺性状(Bharani et al., 2010; Fu et al., 2011; Singh et al., 2012)。此外,基因聚合产生了一批有价值的育种基础材料,可以用于今后的育种研究,如高赖氨酸水

稻纯合系(陈锦珠, 2014),抗病的不育系新材料(Perez et al., 2008)等,聚合基因还可以用于研究基因间的互作,下面主要介绍一下聚合基因在育种中的应用。

#### 3.1 抗病聚合育种

多数实践表明,不管何种作物,品种的抗病性并不能持久,尤其是大面积种植单一品种时,会加速病原菌小种的定向化选择,从而使优势小种群增长,导致生产上抗病品种大面积应用一定年限之后往往丧失原有的抗病性,失去其应用价值。对于单一病害而言,作物持久抗病的遗传学基础分为两类,一类由抗病基因的数量决定,基因越多抗病性越持久;另一类由抗病基因的质量决定,由于有些抗病基因的结构、抗病机制比较复杂,就要求有一个抗性持久的品种。一个具有持久的抗性品种不但要求具有较多的抗病基因和较好质量的基因或者二者具其一,而且还需要具有抗多种病害的基因,才能保证品种能够使用较长的时间。因此,许多育种家开始将多个抗病基因聚合到同一个品种中,延长品种的使用寿命(王军等, 2011; 殷得所等, 2011)。研究发现,将不同抗性的基因聚合到同一品种中,有利于提高品种的抗性以及扩大抗谱,用于培育抗性持久与广谱抗性的品种(许勇等, 2000; Matsumoto et al., 2012)。因此,聚合抗病育种是抗病育种中的一个重要育种目标。

Gjr (1981)和 Katzir 等(1996)相继提出随着栽培环境和病原菌致病性的改变,携带有单一抗性基因的品种已经不能提供足够的、持久的抗病性进行抗病育种。为了解决作物单一抗源不足的问题,国内外研究者先后提出通过复合抗源来提高作物对病害的抗性(Wako et al., 2002; Lou et al., 2013)。苑冬冬(2012)利用 SSR 标记获得了多个聚合不同陆地棉抗黄萎病 QTL 组合的株系,发现聚合不同 QTL 组合,所获得的植株抗性不同,其中一部分组合表现为高抗水平;董娜等(2014)利用 SCAR 标记获得了聚合小麦抗白粉病基因  $Pm21$  和  $Pm13$  的植株,与单株相比,聚合植株的抗性更高;赵天龙等(2015)结合分子标记将水稻白叶枯病抗病基因  $Xa21$  和  $Xa23$  聚合到恢复系明恢 86 中,并最终得到 9 株含  $Xa21$ 、 $Xa23$  基因的聚合植株,聚合植株的抗性明显增强;Pradhan 等(2015)利用分子标记把 3 个水稻白叶枯病抗性基因  $Xa21$ 、 $xa13$  和  $xa5$  聚合到 Jalmagna 品种中,聚合这三个抗性基因的 Jalmagna 品种对白叶枯病表现出高抗并且具有 Jalmagna 的农艺性状;毕研飞等(2015)利用分子标记聚合了甜瓜蔓枯病抗性基因  $Gsb-6$

和 *Gsb-1* ,并将其转育到感病品种“白皮脆”中 ,有效提高了其对蔓枯病的抗性并且具有“白皮脆”的优良性状。除了聚合同一抗性基因拓宽抗谱 ,提高抗性及持久性之外 ,还可以通过聚合不同的抗病基因 ,实现作物对多种病害的抗性。

在实际生产过程中 ,一些作物往往会出现多种病害同时发生或相继发生的情况 ,因此 ,兼抗多种病害的优良品种才能具有较好的适应性。朱明涛等(2010)利用分子标记获得了抗烟草花叶病、抗枯萎病、抗根结线虫和抗叶霉病 4 个基因的番茄材料 ,所获得的植株都达到了抗性水平以上 ;余辉等(2014)利用分子标记和回交转育的手段获得了兼抗丝黑穗病和茎腐病的玉米材料 ,聚合成功的植株的抗病性显著高于单抗的植株 ;田大刚等(2014)利用分子标记辅助选择成功培育出聚合水稻抗稻瘟病基因 *Pi9* 和 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 改良系 ,聚合后的改良系抗性显著提高 ;陈宗祥等(2012)利用分子标记辅助选择聚合水稻抗纹枯病 QTL *qSB-9<sup>no</sup>* 和抗条纹叶枯病基因 *Stw-b<sup>i</sup>* ,聚合株系对纹枯病和条纹叶枯病的抗性水平显著提高。这些研究都为聚合抗病育种提供了较好的研究基础与指导 ,为抗病品种的选育和进一步聚合抗病基因提供了材料。

### 3.2 抗虫聚合育种

在实际生产过程中 ,虫害也经常伴随着病害一起发生 ,当害虫破坏作物组织对其造成伤口后 ,病害便容易从伤口处侵害植株 ,产生病害。此外 ,像蚜虫类、飞虱类的害虫还容易传染各种病毒 ,造成病毒病的扩散。与病害类似 ,虫害同样会降低作物的品质和产量 ,过度的使用农药来控制虫害会使害虫产生抗药性(Wu et al., 2009) ,形成超级害虫 ,并且会造成农药残留 ,因此许多研究者通过聚合多个抗虫基因提高作物的抗性和持久性。

Hu 等(2013)将水稻抗褐飞虱基因 *Bph14*、*Bph15*、*Bph18* 转入到恢复系 9311 中 ,聚合株系的抗虫性要高于携带单个抗性基因的株系 ;刘开雨等(2013)成功聚合了水稻抗白叶枯病基因 *Xa21*、*Xa23* 和抗褐飞虱基因 *Bph24(t)* ,聚合株系对白叶枯病达到高抗水平 ,对褐飞虱的抗性接近高抗水平 ;马文清等(2014)选育出聚合了抗稻瘟病基因 *Pi9* 和抗褐飞虱基因 *Bph18(t)* 的水稻植株 ,并且对稻瘟病和褐飞虱的抗性水平接近抗病亲本或抗虫亲本的恢复系 ;Chandrasena(2015)聚合了大豆抗蚜虫基因 *rag3*、*rag1b*、*rag4* 以及 *rag1c* ,并对各组合聚合基因株系进行鉴定 ,发现聚合大豆

抗蚜虫基因 *rag1c* 和 *rag3* 的株系比其他基因聚合株系的抗性更高。在进行抗病虫聚合育种时 ,要考虑到影响抗性持久性的因素 ,如抗性基因本身的特点 ,害虫的生物类型以及影响害虫生长和繁殖的环境条件。

### 3.3 抗非生物逆境聚合育种

作物对非生物逆境的抗性研究越来越受到人们的重视 ,尤其是提高作物的非生物逆境抗性的同时不减少作物的产量 ,据估计 ,全球每年由于干旱、盐害、涝害引起的年产量损失约占 60% (Muthurajan and Balasubramanian, 2009)。因此 ,培育出能够抗多种非生物逆境的品种是如今的主要育种目标之一。

Schneider 等(1997)利用 5 个抗旱性的 RAPD 标记对大豆进行改良 ,获得的改良系在同等干旱条件下产量有所提高 ;王娟(2010)通过有性杂交的方法获得了聚合两个基因 *betA* 和 *TsVP* 的棉花植株 ,在干旱胁迫下 ,聚合植株比单基因植株具有更高的耐旱性 ;张士龙等(2014)聚合玉米抗虫基因 *Cry1C\** 和耐渍基因 *VHb* ,创制出一批抗玉米螟同时耐渍害的新品系 ;Zhu 等(2015)将 *AtEDT1*、*HDG11* 和 *Cry2Aa2* 聚合转入辣椒中 ,提高了辣椒的耐旱性和抗虫性 ,并且产量不会下降 ;Yang 等(2016)聚合水稻耐冷性 QTLs ,发现聚合株系可以有效提高水稻在萌芽期和苗期的耐冷性 ;Hur 等(2016)通过聚合水稻抗白叶枯病基因 *Xa3*、*Xa4* 以及耐冷 QTL ,有效提高了水稻对白叶枯病的抗性以及耐冷性。许多作物利用遗传转化聚合育种的方法聚合了多个抗非生物逆境基因 ,作物表现出对抗多种非生物逆境并且具有巨大的潜在商业价值(Zhang et al., 2013)。这些研究为进一步进行作物抗非生物逆境聚合育种提供了一大批优良的基础材料 ,在进行抗非生物逆境聚合育种的过程中 ,要考虑到不同环境不同时期对抗逆性的影响。

### 3.4 聚合品质育种

随着人们生活质量的不断提高 ,对作物的风味、营养等品质的要求也越来越高 ,尤其是水稻、玉米、小麦等大田作物 ,如低直链淀粉含量的稻米食味品质更好 ,具有保健作用的稻米(刘玲珑等, 2005) ,富含  $\beta$ -胡萝卜素的水稻(Beyer et al., 2002)等聚合一些与品质相关基因的研究应运而生。

Bergman 等(2000)利用与直链淀粉密切相关的 SSR 标记 ,改良了水稻品种 Cadet 和 Jacinto ,有效改善了水稻的口感 ;张光恒等(2007)通过将转基因水稻中超 123 与水稻巨胚 1 号进行杂交 ,并利用分子标

记辅助选择技术,育成了千粒重高并且籽粒饱满同时具有降血压作用的功能稻新品系,陈涛等(2015)将武育粳3号与抗水稻条纹叶枯病且低直链淀粉含量高的日本抗病、优质粳稻品种关东194进行杂交、回交,筛选出改良的武育粳3号,性状与其相似但更为优良且口感更好,杨梯丰等(2010)利用*GS3*基因分别与位于1、6、7和8号染色体上来自8个不同供体的直链淀粉含量(*Wx*)、香味(*fgr-8*)、粒宽(*Gw-8*)、粒重(*Gwt*)和早熟(*Hd-1*)等优良基因(QTL)进行了聚合,有效改良了华粳粳74的外观品质,但是对于它的品质和产量性状还有待进一步改良。相似的基因聚合在小麦(胡云,2008)和玉米(张文龙,2010)上也有研究,为聚合品质育种奠定了较好的研究基础。

#### 4 展望

虽然目前对作物基因聚合的研究较多,也取得了较好的研究进展,但是仍然存在一些问题。首先,大多数仍停留在实验室研究,通过基因聚合育成的能在生产上大面积应用的农作物品种并不多,导致许多优良的品种并不能被广泛推广应用;其次,在抗性育种中存在只利用个别抗性基因的现象,导致许多其他抗性基因得不到很好的利用,而且长时间利用个别抗性基因容易导致抗性降低甚至丢失;此外,基因聚合在水稻(权宝全,2008; Kurokawa et al., 2016)、玉米(张文龙,2010)、小麦(姚宏鹏等,2015;王心宇等,2001)等大田作物上的研究较多,在园艺作物上的研究较少,只在甜瓜(毕研飞等,2015)、辣椒(Zhu et al., 2015)、番茄(朱明涛等,2010)、土豆(Dalton et al., 2013)一些作物上有少数研究。另外,对基因聚合之间各个基因相互作用的机理研究也比较少,而且许多作物聚合基因虽然有效提高了抗性,但是基因之间如何作用提高抗性的原因还不明确。许多研究发现同一抗病基因的不同抗性基因的抗性水平不同,聚合抗性基因的效果也不同,并且隐性基因对抗性也有影响(邓其明,2005; Chandrasena, 2015),甚至一些抗性基因聚合后抗性提高但是产量下降(Wiarda et al., 2012),这些问题都亟待解决。

针对以上问题,第一,应该让实验室研究与实际生产相结合,以推进已育成的基因聚合材料在实际生产中的应用,加强对聚合育种产生的新品种的宣传;第二,由于受基因专利和品种权等问题的限制,许多优异的资源并不能得到很好的利用,需要建立一个合作与交流的平台打破这种障碍,让优异资源得到较好利用;第三,需要加强园艺作物在基因聚合

方面的研究,以目前的大田作物研究为基础,可以将大田作物关于基因聚合的方法应用于园艺作物上;第四,单片段代换系是利用回交和分子标记辅助选择相结合的方法构建的,因此确保了所获得的单片段代换系的遗传背景与受体亲本相一致(Zhang et al., 2004),消除了遗传背景的干扰,是研究QTL间上位效应的理想材料(赵芳明等,2012)。因此,可以利用单片段代换系,在同一背景聚合不同的基因,研究基因间的相互作用(赵芳明等,2007;赵芳明等,2008)。由于一些作物自身的原因以及一些作物的遗传转化的体系还不成熟,有些作物并不适合遗传转化基因聚合的育种方式。有些在基因聚合后并没有有效降低病虫害感染率的研究可能被认为是失败的,因此并没有被报道出来,这就造成了关于聚合基因的报道多数只有提高各种抗性、产量及品质的,而鲜少有聚合不能有效提高各种抗性、产量和品质的报道,导致了对基因聚合效果的认识不全面。通过基因聚合创制的优质、高产、多抗的农作物,具有较高的经济效益和社会效益,但是仍有许多方面需要加强研究。

#### 作者贡献

鲁秀梅完成了论文初稿的写作;钱春桃是项目的构思者及负责人,陈劲枫、钱春桃和张宁指导论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

#### 致谢

本研究由国家自然科学基金新疆联合基金项目(U1178307)资助。

#### 参考文献

- Bergman C.J., Fjellstrom R.G., and McClung A.M., 2000, Association between amylose content and a microsatellite marker across exotic rice germplasm, In: Khush G.S., Brar D.S., and Hardy B. (eds.), *Advance in rice genetics*, IRRI, Makati City, Philippines, pp.307-308
- Beyer P., Al-Babili S., Ye X., Lucca P., Schaub P., Welsch R., and Potrykus I., 2002, Golden rice: Introducing the  $\beta$ -carotene biosynthesis pathway into rice endosperm by genetic engineering to defeat vitamin a deficiency, *Journal of Nutrition*, 132(3): 506-510
- Bharani M., Nagarajan P., Rabindran R., Saraswathi R., Balasubramanian P., and Ramalingam J., 2010, Bacterial leaf blight resistance genes (*Xa21*, *xa13* and *xa5*) pyramiding through molecular marker assisted selection into rice cultivars, *Archives of Phytopathology & Plant Protection*, 43(10): 1032-1043

- Bi Y.F., Xu B.H., Qian C.T., Guo J., Zhang Y.B., Yi H.P., and Chen J.F., 2015, Pyramiding disease resistance genes and variety improvement by molecular marker-assisted selection in melon (*Cucumis melon L.*), *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultural Sinica)*, 48(3): 523-533 (毕研飞, 徐兵划, 钱春桃, 郭静, 张永兵, 伊鸿平, 陈劲枫, 2015, 分子标记辅助甜瓜抗蔓枯病基因的聚合及品种改良, *中国农业科学*, 48(3): 523-533)
- Boer E.D., Pelgrom K.T.B., Zhang N.W., Visser R.G.F., Nikes R. E., and Jeuken M.J.W., 2014, Effects of stacked quantitative resistances to downy mildew in lettuce do not simply add up, *Theor. Appl. Genet.*, 127(8): 1805-1816
- Cao J., Shelton A.M., and Earle E.D., 2008, Sequential transformation to pyramid two *Bt* genes in vegetable Indian mustard (*Brassica juncea L.*) and its potential for control of diamondback moth larvae, *Plant Cell Reports*, 27(3): 479-87
- Chandrasena D.I., 2015, Pyramiding *rag3*, *rag1b*, *rag4*, and *rag1c* aphid-resistant genes in soybean germplasm, *Crop Science*, 64(2): 256-264
- Chen J.Z., 2014, Breeding and evaluation of pyramiding transgenic rice with high lysine, Thesis for M.S., Yangzhou University, Supervisor: Liu Q.Q., pp.2-7 (陈锦珠, 2014, 多基因聚合的高赖氨酸转基因水稻的选育及评价, 硕士学位论文论文, 扬州大学, 导师: 刘巧泉, pp.2-7)
- Chen T., Wu H., Zhang Y.D., Zhu Z., Zhao Q.Y., Zhou L.H., Yao S., Zhao L., Yu X., Zhao C.F., and Wang C.L., 2015, Improving resistance to rice stripe disease and eating quality of Wuyujing 3 by pyramiding *Stw-b<sup>i</sup>* and *Wx-mq*, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 29(5): 467-474 (陈涛, 吴昊, 张亚东, 朱镇, 赵庆勇, 周丽慧, 姚姝, 赵凌, 于新, 赵春芳, 王才林, 2015, 聚合 *Stw-b<sup>i</sup>* 和 *Wx-mq* 基因改良武育粳 3 号条纹叶枯病抗性和食味品质, *中国水稻科学*, 29(5): 467-474)
- Chen Z.X., Zuo S.M., Zhang Y.F., Zhu J.K., Wang L.P., Feng F., Ma Y.Y., and Pan X.B., 2012, Rice pyramiding breeding using sheath blight resistance QTL *qSB-9<sup>rv</sup>* and stripe disease resistance gene *Stw-b<sup>i</sup>*, *Zuowuxue Bao (Acta Agronomica Sinica)*, 38(7): 1178-1186 (陈宗祥, 左示敏, 张亚芳, 朱俊凯, 王龙平, 冯凡, 马玉银, 潘学彪, 2012, 水稻抗纹枯病 QTL *qSB-9<sup>rv</sup>* 和抗条纹叶枯病基因 *Stw-b<sup>i</sup>* 的聚合育种, *作物学报*, 38(7): 1178-1186)
- Coupland G., 1995, Genetic and environmental control of flowering time in Arabidopsis, *Trends Genet.*, 11(10): 393-397
- Dalton E., Griffin D., Gallagher T.F., Vetten N., and Milbourne D., 2013, The effect of pyramiding two potato cyst nematode resistance loci to *Globodera pallida* Pa2/3 in potato, *Molecular Breeding*, 31(4): 921-930
- Deng Q.M., Wang S.Q., Zheng A.P., Zhang H.Y., and Li P., 2006, Breeding restorer lines with high resistance to bacterial blight in hybrid rice by using molecular marker assisted selection, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 20(2): 153-158 (邓其明, 王世全, 郑爱萍, 张红宇, 李平, 2006, 利用分子标记辅助育种技术选育高抗白叶枯病恢复系, *中国水稻科学*, 20(2): 153-158)
- Deng Q.M., Zhou Y.J., Jiang Z.X., Wan Y.X., Zhao B., Yang L., and Li P., 2005, Pyramiding bacterial blight (BB) resistance genes (*Xa21*, *Xa4* and *Xa23*) into rice and its effects analysis, *Zuowuxue Bao (Acta Agronomica Sinica)*, 31(9): 1241-1246 (邓其明, 周宇燧, 蒋昭雪, 万映秀, 赵斌, 杨莉, 李平, 2005, 白叶枯病抗性基因 *Xa21*, *Xa4* 和 *Xa23* 的聚合及其效应分析, *作物学报*, 31(9): 1241-1246)
- Dong N., Zhang Y.J., Zhang J.G., and Ru Z.G., 2014, Molecular marker assisted pyramid breeding of powdery mildew resistance gene *Pm21* and *Pm13*, *Mailei Zuowuxue Bao (Journal of Triticeae Crops)*, 34(12): 1639-1644 (董娜, 张亚娟, 张军刚, 茹振钢, 2014, 分子标记辅助小麦抗白粉病基因 *Pm21* 和 *Pm13* 聚合育种, *麦类作物学报*, 34(12): 1639-1644)
- Eshed Y., and Zamir D., 1996, Less-than-additive epistatic interactions of quantitative trait loci in tomato, *Genetics*, 143(4): 1807-1817
- Fu C.Y., Wu T., Liu W.G., and Huang Y.J., 2011, Genetic improvement of resistance to blast and bacterial blight of the elite maintainer line Rongfeng B in hybrid rice (*Oryza sativa L.*) by using marker-assisted selection, *African Journal of Biotechnology*, 11(67): 13104-13114
- Gjr S., 1981, Additional sources of resistance to gummy stem blight of muskmelon, *Plant Disease*, 65(3): 253-255
- He G.M., Sun C.Q., Fu Y.C., Fu Q., Zhao K.J., Wang C.L., Zhang Q., Ling Z.Z., and Wang X.K., 2004, Pyramiding of senescence-inhibition *IPT* gene and *Xa23* for resistance to bacterial blight in rice (*Oryza sativa L.*), *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 31(8): 836-841 (何光明, 孙传清, 付永彩, 付强, 赵开军, 王春连, 章琦, 凌忠专, 王象坤, 2004, 水稻抗衰老 *IPT* 基因与抗白叶枯病基因 *Xa23* 的聚合研究, *遗传学报*, 31(8): 836-841)
- Hu J., Cheng M.X., Gao G.J., Zhang Q.L., Xiao J.H., and He Y. Q., 2013, Pyramiding and evaluation of three dominant brown planthopper resistance genes in the elite indica rice 9311 and its hybrids, *Pest Management Science*, 69 (7): 802-808
- Hu Y., 2008, Study on pyramiding multi-gene by molecular marker-assisted selection to high protein content, quality subunit and powdery mildew resistance gene in common wheat, Thesis for M.S., Guizhou University, Supervisor: Xu R.H., pp.2-7 (胡云, 2008, 小麦高蛋白基因, 优质亚基和抗白粉病基因聚合及分子标记研究, 硕士学位论文, 贵州大学, 导师: 徐如宏, pp.2-7)
- Hur Y.J., Cho J.H., Park H.S., Noh T.H., Park D.S., Lee Y.B.,

- Shin D., Song Y.C., Kwon Y.U., and Lee J.H., 2016, Pyramiding of two rice bacterial blight resistance genes, *Xa3*, and *Xa4*, and a closely linked cold-tolerance QTL on chromosome 11, *Theor. Appl. Genet.*, 129(10): 1861-1871
- Katzir N., Danin-Poleg Y., Tzuri G., Karchi Z., Lavi U., and Cregan P.B., 1996, Length polymorphism and homologies of microsatellites in several Cucurbitaceae species, *Theor. Appl. Genet.*, 93(8): 1282-1290
- Keinath A.P., and Zitter T.A., 1998, Resistance to benomyl and thiophanate-methyl in *Didymella bryoniae* from South Carolina and New York, *Plant Disease*, 82(5): 479-484
- Kurokawa Y., Noda T., Yamagata Y., Shim R.A., Sunohara H., Uehara K., Furuta T., Nagai K., Jena K.K., Yasui H., Yoshimura A., Ashikari M., and Doi K., 2016, Construction of a versatile SNP array for pyramiding useful genes of rice, *Plant Science*, 242: 131-139
- Li J.B., Yao C.X., Xu M.H., and Li C.Y., 2007, Pyramiding lines of three foreign genes confer resistance to rice blast, *Xinan Nongye Xuebao (Southwest China Journal of Agricultural Sciences)*, 20(1): 49-52 (李进斌, 姚春馨, 许明辉, 李成云, 2007, 三个外源抗稻瘟病基因聚合与抗性研究, *西南农业学报*, 20(1): 49-52)
- Li L., Xing Y.X., Zhao X.R., Wang P.W., and Tan G.Q., 2012, Improving head smut resistance in maize by marker-assisted selection technique, *Zhiwu Baohuxue Bao (Acta Phytolacica Sinica)*, 39(4): 303-307 (李莉, 邢跃先, 赵贤容, 王丕武, 檀国庆, 2012, 利用分子标记辅助选择技术提高玉米对丝黑穗病的抗性, *植物保护学报*, 39(4): 303-307)
- Liu K.Y., Zhang Y.X., Liu F., Qiu Y.F., Feng J.X., Huang F.K., Wu B.Q., Li Z.F., Chen Y., Wei S.L., Cen Z.L., Tan B.X., Wei M.H., Wei Z., and Li R.B., 2013, Resistant performance of bacterial blight and brown planthopper resistance gene-pyramided lines in rice, *Xinan Nongye Xuebao (Southwest China Journal of Agricultural Sciences)*, 26(5): 1852-1857 (刘开雨, 张月雄, 刘芳, 邱永福, 冯家勋, 黄凤宽, 吴碧球, 黎志方, 陈勇, 韦绍丽, 岑贞陆, 覃宝祥, 韦民航, 韦政, 李容柏, 2013, 水稻抗稻白叶枯病和稻褐飞虱基因聚合系的抗性表现, *西南农业学报*, 26(5): 1852-1857)
- Liu L.L., Jiang L., Liu S.J., Zhou S.R., Zhang W.W., Wang C.M., Chen L.M., Zhai H.Q., and Wan J.M., 2005, Accumulation of the  $\gamma$ -aminobutyric acid in brown rice—a new rice strain W025 with giant-embryo during water soaking, *Zuowuxue Bao (Acta Agronomica Sinica)*, 31(10): 1265-1270 (刘玲珑, 江玲, 刘世家, 周时荣, 张文伟, 王春明, 陈亮明, 翟虎渠, 万建民, 2005, 巨胚水稻 W025 糙米浸水后  $\gamma$ -氨基丁酸含量变化的研究, *作物学报*, 31(10): 1265-1270)
- Lou L.N., Wang H.Y., Qian C.T., Liu J., Bai Y.L., and Chen J.F., 2013, Genetic mapping of gummy stem blight (*Didymella bryoniae*) resistance genes in *Cucumis sativus*-hystrix introgression lines, *Euphytica*, 192(3): 359-369
- Ma W.Q., Pei Q.L., Liang Y.T., Liu P.Q., Zhao K.J., Wang C.L., Lin W., Yang P.Z., and Yu J., 2014, Pyramiding the blast resistant gene *Pi9* and the brown planthopper gene *Bph18 (t)* to develop restorer lines in rice (*Oryza sativa* L.), *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 12(6): 1082-1088 (马文清, 裴庆利, 梁云涛, 刘丕庆, 赵开军, 王春连, 林炜, 杨培忠, 于洁, 2014, 聚合抗稻瘟病基因 *Pi9* 和抗褐飞虱基因 *Bph18 (t)* 选育水稻恢复系, *分子植物育种*, 12(6): 1082-1088)
- Marcel T.C., Aghnoum R., Durand J., Varshney R.K., and Nikes R.E., 2008, Dissection of the barley 2L1.0 region carrying the 'Laevigatum' quantitative resistance gene to leaf rust using near-isogenic lines (NIL) and subNIL, *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 20(12): 1604-1615
- Matsumoto Y., Watanabe N., and Kuboyama T., 2012, Cross-species transferability of 86 cucumber (*Cucumis sativus* L.) microsatellite markers to gherkin (*C. anguria* L.), *Scientia Horticulture*, 136(4): 110-114
- Miedaner T., Wilde F., Steiner B., Buerstmayr H., Korzun V., and Ebmeyer E., 2006, Stacking quantitative trait loci (QTL) for Fusarium head blight resistance from non-adapted sources in an European elite spring wheat background and assessing their effects on deoxynivalenol (DON) content and disease severity, *Theor. Appl. Genet.*, 112(3): 562-569
- Muthurajan R., and Balasubramanian P., 2009, Pyramiding genes for enhancing tolerance to abiotic and biotic stresses, *Molecular Techniques in Crop Improvement*, 163-184
- Norton J.D., and Cospser R.D., 1989, AC-70-154, a gummy stem blight-resistant muskmelon breeding line, *Hort Science*, 24(4): 709-711
- Perez L.M., Redoña E.D., Mendiola M.S., Cruz G.M.V., and Leung H., 2008, Introgression of *Xa4*, *Xa7* and *Xa21* for resistance to bacterial blight in thermosensitive genetic male sterile rice (*Oryza sativa* L.) for the development of two-line hybrids, *Euphytica*, 164(3): 627-636
- Poirier Y., Ventre G., and Nawrath C., 2000, High-frequency linkage of co-expressing T-DNA in transgenic *Arabidopsis thaliana* transformed by vacuum-infiltration of *Agrobacterium tumefaciens*, *Theor. Appl. Genet.*, 100(3): 487-493
- Pradhan S.K., Nayak D.K., Mohanty S., Behera L., Barik S.R., Pandit E., Lenka S., and Anandan A., 2015, Pyramiding of three bacterial blight resistance genes for broad-spectrum resistance in deepwater rice variety, *Jalmagna, Rice*, 8(1): 1-14
- Prasanna H.C., Sinha D.P., Rai G.K., Krishna R., Kashyap S.P., Singh N.K., Singh M., and Malathi V.G., 2014, Pyramiding *Ty-2* and *Ty-3* genes for resistance to monopartite and bipartite tomato leaf curl viruses of India, *Plant Pathology*, 64(2): 256-264
- Qin G., Li Y.R., and Chen C.H., 2006, Application of gene pyra-

- miding in selection of crop new varieties, Guangxi Nongye Kexue (Guangxi Agricultural Sciences), 37(4): 345-349 (秦钢, 李杨瑞, 陈彩虹, 2006, 分子标记聚合育种在作物新品种选育中的应用, 广西农业科学, 37(4): 345-349)
- Qin G., Li Y.R., Li D.Y., Liang H.F., Mo H.L., Yu S.B., Tang M., and Zheng X., 2007, Pyramiding and identifying of bacterial blight resistance genes *Xa4* and *Xa23* in rice, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 5(5): 625-630 (秦钢, 李杨瑞, 李道远, 梁海福, 莫海玲, 于松保, 唐梅, 郑希, 2007, 水稻白叶枯病抗性基因 *Xa4*, *Xa23* 聚合及分子标记检测, 分子植物育种, 5(5): 625-630)
- Quan B.Q., 2008, The studies of molecular marker pyramiding genes for resistant to the serious diseases and insect pests in rice, Thesis for M.S., Fujian Agricultural and Forest University, Supervisor: Wang F., pp.2-7 (权宝全, 2008, 水稻抗病虫基因的分子标记聚合育种研究, 硕士学位论文, 福建农林大学, 导师: 王锋, pp.2-7)
- Schneider K.A., Brothers M.E., and Kelly J.D., 1997, Marker-assisted selection to improve drought resistance in common bean, Crop Science, 37(1): 51-60
- Singh S., Sidhu J.S., Huang N., Vikal Y., Li Z., Brar D.S., Dhaliwal H.S., and Khush G.S., 2001, Pyramiding three bacterial blight resistance genes (*xa5*, *xa13*, and *Xa21*) using marker-assisted selection into indica rice cultivar PR106, Theor. Appl. Genet., 102(6): 1011-1015
- Singh V.K., Singh A., Singh S.P., Ellur R.K., Choudhary V., Sarkel S., Singh D., Krishnan S.G., Nagarajan M., Vinod K. K., Singh U.D., Rathore R., Prashanthi S.K., Agrawal P.K., Bhatt J.C., Mohapatra T., Prabhu K.V., and Singh A.K., 2012, Incorporation of blast resistance into "PRR78" an elite Basmati rice restorer line through marker assisted back-cross breeding, Field Crops Research, 128(1): 8-16
- Su N., Sun M., Yang B., Meng K., Liu C.Y., Ni P.C., and Shen G.F., 2002, The insect resistance of OC and Bt transplasmic plant and the phenotype of their progenies, Yichuan (Hereditas), 24(3): 288-292 (苏宁, 孙萌, 杨波, 孟昆, 刘春英, 倪丕冲, 沈桂芳, 2002, 双价抗虫基因叶绿体共转化植株抗虫性及其后代代表型分析, 遗传, 24(3): 288-292)
- Tan M.Y.A., Alles R., Hutten R.C.B., Visser R.G.F., and Eck H. J.V., 2009, Pyramiding of *Meloidogyne hapla* resistance genes in potato does not result in an increase of resistance, Potato Research, 52(4): 331-340
- Tanksley S.D., Young N.D., Paterson A.H., and Bonierbale M. W., 1989, RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science biotechnology, Nature Biotechnology, 7(3): 257-264
- Tian D.G., Chen Z.J., Chen Z.Q., Lin Y., Zhou Y.C., Chen S.B., and Wang F., 2014, Development improved lines of three restorers pyramid resistant genes to bacterial blight by marker-assisted selection, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 12(5): 843-852 (田大刚, 陈在杰, 陈子强, 林艳, 周元昌, 陈松彪, 王锋, 2014, 分子标记辅助选育聚合抗稻瘟病基因和抗白叶枯病基因的水稻改良新恢复系, 分子植物育种, 12(5): 843-852)
- Twardowska M., Masojc P., and Milczarski P., 2005, Pyramiding genes affecting sprouting resistance in Rye by means of marker assisted selection, Euphytica, 143(143): 257-260
- Wako T., Sakata Y., Sugiyama M., Ohara T., Ishiuchi D., and Kojima A., 2002, Identification of melon accessions resistant to gummy stem blight and genetic analysis of the resistance using an efficient technique for seeding test, Acta Horticulture, 588: 161-164
- Wang J., 2010, The study of enhancement of drought tolerance in cotton by transgene of *ZmPIS* and transgene pyramiding of *betA/TsVB*, Thesis for M.S., Shandong University, Supervisor: Zhang K.W., pp.2-7 (王娟, 2010, 转 *ZmPIS* 基因及聚合 *betA/TsVB* 基因提高棉花耐旱性的研究, 硕士学位论文, 山东大学, 导师: 张可炜, pp.2-7)
- Wang J., Yang J., Chen Z.D., Fan F.J., Zhun J.Y., Yang J.H., and Zhong W.G., 2011, Pyramiding resistance gene *Pi-ta*, *Pi-b* and *Stw-b<sup>i</sup>* by marker-assisted selection in rice (*Oryza sativa* L.), Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica), 37(6): 975-981 (王军, 杨杰, 陈志德, 范方军, 朱金燕, 杨金欢, 仲维功, 2011, 利用分子标记辅助选择聚合水稻抗病基因 *Pi-ta*、*Pi-b* 和 *Stw-b<sup>i</sup>*, 作物学报, 37(6): 975-981)
- Wang X.Y., Chen P.D., and Zhang S.Z., 2001, Pyramiding and marker-assisted selection for powdery mildew resistance genes in common wheat, Yichuanxue Bao (Acta Genetica Sinica), 28(7): 640-646 (王心宇, 陈佩度, 张守忠, 2001, 小麦白粉病抗性基因的聚合及其分子标记辅助选择, 遗传学报, 28(7): 640-646)
- Wiarda S.L., Fehr W.R., and O'Neal M.E., 2012, Soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) development on soybean with Rag1 alone, Rag2 alone, and both genes combined., Journal of Economic Entomology, 105(1): 252-258
- Wu Z.S., Schenk-Hamlin D., Zhan W.Y., and Heimpel G.E., 2009, The soybean aphid in China: a historical review, Annals of the Entomological Society of America, 97: 209-218
- Xu B.H., 2014, Reserch of pyramiding two gummy stem blight resistance genes into melon (*Cucumis melo* L.), Thesis for M.S., College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Supervisor: Qian C.T., pp.2-7 (徐兵划, 2014, 甜瓜抗蔓枯病基因聚合的研究, 硕士学位论文, 南京农业大学园艺学院, 导师: 钱春桃, pp.2-7)
- Xu F., Yan S.H., Zhang C.Y., Shi X.Q., Li W.Y., and Zhang Z.X., 2015, Resistance to *Fusarium* head blight in wheat genetic model analysis of major effect QTL *Fhb4* and *Fhb5*, Huabei Nongxuebao (Acta Agricultural Boreal-sinica), 30



- (5):30-35 (许峰, 闫素辉, 张从宇, 时侠清, 李文阳, 张子学, 2015, 基于高代回交分离群体的小麦抗赤霉病 QTL *Fhb4* 和 *Fhb5* 的遗传互作模式分析, 华北农学报, 30(5): 30-35)
- Xu Y., Zhang H.Y., Kang G.B., Wang Y.J., and Chen H., 2000, Studies of Molecular marker-assisted-selection for resistance to Fusarium wilt in watermelon (*Citrullus lanatus*) breeding, Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica), 27(2):151-157 (许勇, 张海英, 康国斌, 王永键, 陈杭, 2000, 西瓜抗枯萎病育种分子标记辅助选择的研究, 遗传学报, 27(2): 151-157)
- Yang T., Zhang S., Zhao J., Liu Q., Huang Z., Mao X., Dong J., Wang X., Zhang G., and Liu B., 2016, Identification and pyramiding of QTLs for cold tolerance at the bud bursting and the seedling stages by use of single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.), Molecular Breeding, 36(7): 1-10
- Yang T.F., Zeng R.Z., Zhu H.T., Chen L., Zhang Z.M., Ding X.H., Li W.T., and Zhang G.Q., 2010, Effect of grain length gene *GS3* in pyramiding breeding of rice, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 8(1): 59-66 (杨梯丰, 曾瑞珍, 朱海涛, 陈岚, 张泽民, 丁效华, 李文涛, 张桂权, 2010, 水稻粒长基因 *GS3* 在聚合育种中的效应, 分子植物育种, 8(1): 59-66)
- Yao H.P., An Z., Zhang Y.S., Yang W.X., and Liu D.Q., 2015, Marker-assisted selection of wheat leaf rust resistance genes in the pyramiding middle materials of wheat, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 13(11): 2421-2428 (姚宏鹏, 安哲, 张毓妹, 杨文香, 刘大群, 2015, 小麦抗叶锈病聚合品种中间材料的分子标记辅助选择, 分子作物育种, 13(11): 2421-2428)
- Ye G.Y., and Smith K.F., 2009, Marker-assisted gene pyramiding for cultivar development, Plant Breeding Reviews, 33: 219-256
- Yi D.X., Cui L., Wang L., Liu Y.M., Zhuang M., Zhang Y.Y., Zhang J., Lang Z.H., Zhang Z.X., Fang Z.Y., and Yang L.M., 2013, Pyramiding of Bt *cryIIa8* and *cryIBa3* genes into cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) confers effective control against diamondback moth, Plant Cell Tissue Organ Cult., 115(3): 419-428
- Yin D.S., Xia M.Y., Li J.B., Wan B.L., Zha Z.P., Du X.S., and Qi H.X., 2011, Development of STS marker linked to rice blast resistance gene *Pi9* in marker-assisted selection breeding, Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science), 25(1):25-30 (殷得所, 夏明元, 李进波, 万丙良, 查中萍, 杜雪松, 戚华雄, 2011, 抗稻瘟病基因 *Pi9* 的 STS 连锁标记开发及分子标记辅助育种中的应用, 中国水稻科学, 25(1): 25-30)
- Yin Y.J., Zuo S.M., Wang H., Chen Z.X., Ma Y.Y., Zhang Y.F., Gu S.L., and Pan X.B., 2008, Pyramiding effects of three quantitative traits loci for resistance to sheath blight using near-isogenic lines of rice, Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science), 22(4): 340-346 (殷跃军, 左示敏, 王辉, 陈宗祥, 马玉银, 张亚芳, 顾世梁, 潘学彪, 2008, 利用近等基因系研究 3 个抗水稻纹枯病 QTL 的聚合效应, 中国水稻科学, 22(4): 340-346)
- Yu H., Song W., Zhao J.R., Wang F.G., and Wu J.F., 2014, Two major resistance genes pyramiding on maize inbred line Jing24 with marker assisted selection, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 12(2): 240-245 (余辉, 宋伟, 赵久然, 王凤格, 吴金凤, 2014, 分子标记辅助选择玉米自交系京 24 两种抗病主效基因的聚合, 分子植物育种, 12(2): 240-245)
- Yuan D.D., 2012, Pyramiding resistance QTL related to verticillium wilt by SSR marker-assisted selection in upland cotton, Thesis for M.S., Nanjing Agricultural University, Supervisor: Guo W.Z., pp.2-7 (苑冬冬, 2012, SSR 分子标记辅助聚合陆地棉抗黄萎病 QTL, 硕士学位论文, 南京农业大学, 导师: 郭旺珍, pp.2-7)
- Zhang G.H., Zeng D.L., Guo L.B., Liu H.J., Hu J., Gao Z.Y., Hua Z.H., and Qian Q., 2007, Nutrition-functional rice created by polymerizing ADP-G lucose pyrophosphorylase (*AGP*) and giant embryo (*ge*) genes, Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science), 21(6): 567-572 (张光恒, 曾大力, 郭龙彪, 刘慧娟, 胡江, 高振宇, 华志华, 钱前, 2007, 葡萄糖磷酸酶基因与巨胚基因聚合创制营养功能稻, 中国水稻科学, 21(6): 567-572)
- Zhang G.Q., Zeng R.Z., Zhang Z.M., Ding X.H., Li W.T., Liu G.M., He F.H., Tulukar A., Huang C.F., Xi Z.Y., Qin L.J., Shi J.Q., Zhao F.M., Feng M.J., Shan Z.L., Chen L., Guo X.Q., Zhu H.T., and Lu Y.G., 2004, The construction of a library of single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.), Rice Genet. Newsl., 21: 85-87
- Zhang S.L., He Z.H., Zhang Z.X., Qiu F.Z., and Huang Y.Q., 2014, Creating maize new germplasms with borer-resistant and waterlogging-tolerant by pyramiding *Cry1C\** and *VHb* gene, Yumi Kexue (Journal of Maize Sciences), 22(2): 46-52 (张士龙, 贺正华, 张祖新, 邱法展, 黄益勤, 2014, 聚合 *Cry1C\** 和 *VHb* 基因玉米抗虫耐渍新种质的创新, 玉米科学, 22(2): 46-52)
- Zhang W.L., 2010, Polymerizing two high lysine genes *o2*, *o16* and *waxy* gene of maize by molecular marker-assisted selection, Dissertation for Ph.D., Southwest University, Supervisor: Cai Y.L., pp.2-7 (张文龙, 2010, 分子标记辅助选择聚合玉米两个高赖氨酸基因 *o2*, *o16* 及糯质基因 *wx*, 博士学位论文, 西南大学, 导师: 蔡一林, pp.2-7)
- Zhang Y.M., Liu Y.J., Ren Y., Liu Y., Liang G.M., Song F.P., Bai S.X., and Wang J.H., 2013, Overexpression of a novel *Cry11e* gene confers resistance to *Cry1Ac*-resistant cotton bollworm in transgenic lines of maize, Plant Cell Tissue Organ Cult., 115(2): 151-158

- Zhang Y.P., Kyle M., Anagnostou K., and Zitter T.A., 1997, Screening melon (*Cucumis melo* L.) for resistance to gummy stem blight in the greenhouse and field, Hortscience A Publication of the American Society for Horticultural Science, 32(1): 117-121
- Zhang Z.Y., Chen X., Zhang C., Xin Z.Y., and Chen X.M., 2002, Selecting the pyramids of powdery mildew resistance genes *Pm4b*, *PM13* and *Pm21* in wheat assisted by molecular marker, Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica), 35(7): 789-793 (张增艳, 陈孝, 张超, 辛志勇, 陈新民, 2002, 分子标记选择小麦抗白粉病基因 *Pm4b*, *PM13* 和 *Pm21* 聚合体, 中国农业科学, 35(7): 789-793)
- Zhao F.M., Liu G.F., Zhu H.T., Ding X.H., Zeng R.Z., Zhang Z.M., Li W.T., and Zhang G.Q., 2008, Unconditional and conditional QTL mapping by using single segment substitution lines for tiller number at various stages in rice (*Oryza sativa* L.), Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica), 41(2): 322-330 (赵芳明, 刘桂富, 朱海涛, 丁效华, 曾瑞珍, 张泽民, 李文涛, 张桂权, 2008, 用单片段代换系对不同时期水稻分蘖数 QTL 的非条件和条件定位, 中国农业科学, 41(2): 322-330)
- Zhao F.M., Zhang G.Q., Zeng R.Z., Yang Z.L., Ling Y.H., Sang X.C., and He G.H., 2011, Analysis of epistatic and additive effects of QTLs for grain shape using single segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.), Zuowuxue Bao (Acta Agronomica Sinica), 37(3): 469-476 (赵芳明, 张桂权, 曾瑞珍, 杨正林, 凌英华, 桑贤春, 何光华, 2011, 基于单片段代换系的水稻粒型 QTL 加性及上位性效应分析, 作物学报, 37(3): 469-476)
- Zhao F.M., Zhang G.Q., Zeng R.Z., Ynag Z.L., Ling Y.H., Sang X.C., and He G.H., 2012, Epistatic and additive effects of QTLs for yield-related traits using single segment substitution lines of rice (*Oryza sativa* L.), Zuowuxue Bao (Acta Agronomica Sinica), 38(11): 2007-2014 (赵芳明, 张桂权, 曾瑞珍, 杨正林, 凌英华, 桑贤春, 何光华, 2012, 利用单片段代换系研究水稻产量相关性状 QTL 加性及上位性效应, 作物学报, 38(11): 2007-2014)
- Zhao F.M., Zhu H.T., Ding X.H., Zeng R.Z., Zhang Z.M., Li W.T., and Zhang G.Q., 2007, Detection of QTLs for traits of agronomic importance and analysis of their stabilities using SSSLs in rice, Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica), 40(3): 447-456 (赵芳明, 朱海涛, 丁效华, 曾瑞珍, 张泽民, 李文涛, 张桂权, 2007, 基于 SSSL 的水稻重要性状 QTL 的鉴定及稳定性分析, 中国农业科学, 40(3): 447-456)
- Zhao T.L., Fan Y.L., Wang Y.J., Jiang D., Li M.R., Zhai W.X., and Xia Z.H., 2015, Study on pyramiding bacterial blight resistance gene *Xa21* and *Xa23* into rice, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 13(3): 513-517 (赵天龙, 范玉龙, 王艺洁, 姜达, 李明容, 翟文学, 夏志辉, 2015, 白叶枯病抗病基因 *Xa21* 与 *Xa23* 的聚合育种研究, 分子植物育种, 13(3): 513-517)
- Zhu M.T., Sun Y.L., Zheng S., Zhang X.L., Wang T.T., Ye Z.B., and Li H.X., 2010, Pyramiding disease resistance genes by molecular marker-assisted selection in tomato, Yuanyixue Bao (Acta Horticulturae Sinica), 37(9): 1416-1422 (朱明涛, 孙亚林, 郑莎, 张晓黎, 王涛涛, 叶志彪, 李汉霞, 2010, 分子标记辅助聚合番茄抗病基因育种, 园艺学报, 37(9): 1416-1422)
- Zhu X.N., Chen Y.F., Cao T., Li C.L., Ren H.L., Yu L., and Bai Y.H., 2008, Pyramiding of resistance genes to stripe rust in wheat and molecular markers of resistance gene to CY32, Xibei Nonglin Keji Daxue Xuebao (Journal of Northwest A & F University (National Science Edition)), 36(3): 187-191 (朱晓娜, 陈耀锋, 曹婷, 李春莲, 任慧莉, 于玲, 白延红, 2008, 小麦抗条锈基因聚合及抗条中 32 号基因分子标记筛选, 西北农林科技大学学报(自然科学版), 36(3): 187-191)
- Zhu Z., Xu X., Cao B., Chen C., Chen Q., Xiang C., Chen G., and Lei J., 2015, Pyramiding of AtEDT1/HDG11 and Cry2Aa2 into pepper (*Capsicum annuum* L.) enhances drought tolerance and insect resistance without yield decrease, Plant Cell Tissue Organ Cult., 120(3): 919-932
- Zhuang J.Y., Fan Y.Z., Rao Z.M., Wu J.L., Xia Y.W., and Zheng K.L., 2002, Analysis on additive effects and additive-by-additive epistatic effects of QTLs for yield traits in a recombinant inbred line population of rice, Theor. Appl. Genet., 105(8): 1137-1145