

柑橘主要遗传性状的分子标记研究进展

苟文涛^{1,2,3,4} 曾莎芮^{1,2,3,4} 张志标^{1,2,3,4} 陶星星^{1,2,3,4} 卓国宁¹
谢岳昌¹ 马瑞丰^{1,2,3,4} 杜小珍^{1,2,3,4} 李国华^{1,2,3,4}

(¹梅州市农林科学院,广东梅州 514071; ²梅州市农林科学院果树研究所,广东梅州 514071; ³国家柑橘产业技术体系梅州沙田柚综合试验站,广东梅州 514071; ⁴广东省梅州柚品质改良工程技术研究中心,广东梅州 514071)

摘要:柑橘是世界上重要的经济作物之一,其品质和产量对农业经济具有重要影响。随着分子生物技术的快速发展,分子标记辅助育种已成为提高柑橘品种育种效率和准确性的重要手段。通过综述近些年 DNA 分子标记技术在柑橘重要农艺性状方面的研究成果,分析 DNA 分子标记在柑橘中的研究现状,以期柑橘分子标记辅助育种提供理论基础。

关键词:柑橘;生物技术;遗传标记;分子育种

Research Progress on Molecular Markers of Major Genetic Traits in Citrus

GOU Wentao^{1,2,3,4}, ZENG Sharui^{1,2,3,4}, ZHANG Zhibiao^{1,2,3,4}, TAO Xingxing^{1,2,3,4},
ZHUO Guoning¹, XIE Yuechang¹, MA Ruifeng^{1,2,3,4}, DU Xiaozhen^{1,2,3,4}, LI Guohua^{1,2,3,4}
(¹Meizhou Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Meizhou 514071, Guangdong; ²Institute of Pomology, Meizhou Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Meizhou 514071, Guangdong; ³Meizhou Shatian Citrus Comprehensive Experimental Station of the National Citrus Industry Technology System, Meizhou 514071, Guangdong; ⁴Pomelo Quality Improvement Engineering Technology Research Center, Meizhou 514071, Guangdong)

柑橘(*Citrus reticulata* Blanco.)属芸香科柑橘属,由于其品种繁多、形态各异、口感和风味多样,能满足各类人群的需要,在市场上广受消费者青睐^[1-2]。根据联合国粮农组织 FAOSTAT 数据显示,2022 年我国柑橘园面积为 303.3540 万 hm²、柑橘产量为 6003.89 万 t (约占全球总产量 1/3 左右)^[3],国家统计局发布(<http://www.stats.gov.cn/sj/>)数据显示中国柑橘栽培面积及柑橘产量常年稳居世界首位。在如此产业背景下,我国的柑橘育种研究得到迅猛发展,种质资源不断创新且数量逐年增加。柑橘是高经济附加值的农作物之一,对提高农民的收入具有重要意义。

柑橘常规育种年限长、效率低且成本高,目前国内的柑橘育种以传统的芽变育种和杂交育种技术为主,分子标记育种还处在起步阶段,未建立完

善的柑橘分子标记辅助育种体系。随着近些年分子标记技术迅猛发展,分子标记辅助育种技术(MAS, Marker assisted selection)为品种创制和选育工作提供了创新思路^[4]。分子标记技术以不同物种间核苷酸序列为基础,开展个体间基因差异研究,是解决生物鉴定难的重要手段,其鉴定结果稳定,在精准鉴定易混淆品种近缘种方面具有明显优势。分子标记技术弥补了柑橘类育种研究领域发展的技术短板,在柑橘种质资源鉴定、系统进化、遗传多样性和分子育种等方面能够发挥重要作用。

1 DNA 分子标记技术的概述及类型

DNA 分子标记技术是 20 世纪 60 年代继形态标记、细胞标记和生化标记之后发展起来的以遗传物质(核酸)的多态性为基础的遗传标记形式^[5]。因其不受植物内部因素(组织类别、发育阶段)和外部环境条件的限制,还具有数量多、分布广、多态性高、稳定性好、检测迅速、操作简便等诸多优势,因而被广泛应用到植物遗传多样性分析、品种鉴定、亲缘

基金项目:国家柑橘产业技术体系(CARS-26);省级农业科技发展及资源环境保护管理项目-柚类生产技术综合试验示范站(2023KJ108)

关系分析、基因定位等方面^[6]。

根据对 DNA 多态性的检测方法不同,可将分子标记技术分为 4 类^[7]:一是基于分子杂交技术的分子标记,如限制性片段长度多态性标记(RFLP, Restriction fragment length polymorphism)、可变数目串联重复多态性(VNTR, Variable number of tandem repeat)等;二是基于 PCR 的分子标记,如随机扩增多态性 DNA(RAPD, Randomly amplified polymorphic DNA)、特征性片段扩增区域(SCAR, Sequence characterized amplified regions)、简单重复序列(SSR, Simple sequence repeats)、简单序列重复区间扩增多态性(ISSR, Intersimple sequence repeat)、相关序列扩增多态性(SRAP, Sequence related amplified polymorphism)等;三是基于 PCR 与限制性酶切技术结合的分子标记,如扩增片段长度多态性(AFLP, Amplified fragment length polymorphism)、酶切扩增多态性序列(CAPS, Cleaved amplified polymorphic sequences)等;四是以 DNA 序列分析为基础的分子标记,如内转录间隔区(ITS, Internal transcribed spacer)、转录单位间隔区(IGS, Intergenic spacers)、单核苷酸多态性(SNPs, Single nucleotide polymorphisms)等。目前, RFLP、RAPD、AFLP、ISSR、SRAP、SCAR 以及 SSR 等分子标记技术在柑橘研究中均有报道。

2 DNA 分子标记技术在柑橘中的应用研究

柑橘是一种重要的经济作物,其重要性状包括果实品质、植物生长和抗逆性等。DNA 分子标记技术可用于开发与控制果实品质、植物生长和抗逆性的基因位点相关的分子标记。这些分子标记可以用于选择具有优良性状的柑橘植株,提高育种效率。总之,分子标记开发是柑橘遗传学研究的重要手段,有助于揭示柑橘重要性状的遗传基础,为育种提供指导,促进柑橘遗传改良和品种培育。

2.1 柑橘外在品质相关的分子标记 柑橘的外在品质性状除了胚型、花药颜色以外,果实形状、大小和色泽等相关性状是由多基因控制的数量性状,受到内外多种因素的影响,研究难度较大,目前关于其遗传调控的机制尚不清楚^[8]。然而,果实大小是柚类的最重要农艺性状之一,不仅影响柚的产量和外观品质,也影响生产成本和消费者的选择。长期以来柚果的外观品质已成为果实品质评价和售价的主要参考指标。Imai 等^[9]研究发现,柑橘果实大小介

于 150~300g 范围内,是理想的柑橘果实大小育种目标。García 等^[10]对 *Citrus volkameriana* × *Poncirus trifoliata* 杂交群体进行遗传分析,检测到 *Fs1*、*Fs2* 和 *Fs3* 等 3 个与柑橘单果重相关的 QTL 位点;Yu 等^[11]对 Fortune 橘 × Murcott 橘橙杂交群体进行遗传分析得到 48 个与果实品质相关的 QTL,其中 *FW4.2*、*FW5.1* 和 *FW8* 等 3 个 QTL 与果实大小相关。罗艾等^[12]通过晚蜜 2 号 × 梨橙 2 号的 94 株 F_1 材料为分离群体探究柑橘果实大小与质量的遗传调控机制,定位到 4 个与果实质量相关的 QTL,3 个与横径相关的 QTL,4 个与纵径相关的 QTL,都分别位于 WL3 和 WL8 连锁群上。在果皮果肉颜色方面,近年来,张亚飞等^[13]从柑橘全基因组中鉴定出的 *CcCCD4a* 基因与柑橘果肉颜色高度相关,其表达量的高低与果肉颜色深浅变化呈负相关关系。汤雨晴等^[14]以红橘与枳杂交 F_1 群体为材料,对果肉色泽和类胡萝卜素代谢进行 QTL 分析,定位到与柑橘果肉色泽相关的 8 个 QTL 位点,并筛选出与色泽高度相关的候选基因 *Ciclev10019730m* 和 *Ciclev10021268m*。苑平等^[15]利用 SRAP 分子标记从克里曼丁红橘芽变植株中克隆到具有差异序列的基因 *Cs4g12370*,推测其可能与果皮色泽调控有关。

2.2 柑橘内在品质相关的分子标记 目前,评价柑橘内在品质的指标有香味、苦味、酸味、甜味和质地等^[16]。这些风味属性在一定程度上受内源性化学物质影响,如挥发性物质含量决定香味的浓度,类黄酮和柠檬苦素类似物决定果实的苦味,可溶性糖含量决定果肉的甜味,有机酸含量影响果汁的酸味,木质素、果胶、纤维素和半纤维素的含量影响果实的化渣率,氨基酸和异味的醇、醛等物质影响果实的鲜味^[1]。随着人们生活水平的提高,市场对不同风味的柑橘需求日益凸显,前人也对柑橘风味进行了一定程度的研究。Asins 等^[17]在 *C.clementinaHort* × *C.tangerinaHort* 群体中,将果实含糖量性状控制位点锁定在 9 号连锁群,在可溶性固形物含量和酸度之间存在相关性的情况下,在连锁群 9b 和 4b 中检测到了 2 个性状的 QTL,但没有发现 QTL 的聚类,这表明连锁至少部分地解释了相关性。张亚飞^[18]对柑橘果实 GWAS 分析,研究发现 *CcGLDH* 与柑橘果实苦味、糖含量、酸含量以及果皮果肉颜色有着紧密的关联。Kita 等^[19]以温州蜜柑、葡萄柚、脐橙和

酸橙等材料进行苦味调控机理探究时发现 *LGT* 基因与苦味性状相关联,进一步研究发现 *CitLGT-2* 可以延迟温州蜜柑中的苦味,而 *CitLGT-1* 等位基因则可以延迟脐橙果实中的苦味。Fang 等^[20] 对不同柑橘品种果实酸度进行检测,在无酸柚 6 个不同杂交群体中开发了 3 个不同的 RAPD 连锁标记。江东等^[21] 通过对低酸和高酸柚群体的 Fst 和 XP-CLR 选择性清除分析,进行柚类果实中决定柠檬酸含量基因的初步定位,定位到 7 号染色体上与可滴定酸含量显著关联的 SNP 位点。

3 柑橘主要病害相关的分子标记

柑橘病害是导致产量损失和品质下降的主要原因之一。分子标记辅助育种为培育抗病性强、产量高、品质好的品种提供了新的可能性。例如,利用与抗病性相关的分子标记,可以帮助育种家在较短时间内筛选出具有良好抗病性的柑橘品种。近年来,随着各柑橘产区种植面积不断扩大,废弃果园清理不善,柑橘病害日益凸显。同时柑橘极易感染一种或多种病害,从而使得植株生长发育受阻、产量降低、果实品质下降,甚至导致植株死亡。目前,世界上已报道的柑橘病毒和类似病毒病约有 80 余种,多具有易传播、危害性大、多种病原复合侵染率高、感染后树体终身带毒和难以防治等特点^[22]。我国柑橘常见且危害较大的病害有柑橘黄龙病(HLB, *Citrus huanglongbing*)、柑橘衰退病(CTV, *Citrus tristeza virus*)和柑橘溃疡病(CBC, *Citrus bacterial canker*)等^[22]。这些病害不但通过苗木转运和芽条嫁接引种进行远距离传播,而且还能在田间通过农事操作和昆虫等进行近距离扩散。目前,针对柑橘病毒类病害尚无有效的防治措施,本文通过对柑橘病毒病相关的分子标记研究进展进行概述,为柑橘病毒病的快速诊断和抗病性研究提供参考。

3.1 黄龙病分子标记 柑橘黄龙病是一种严重影响柑橘产业的重要病害,给全球柑橘产业带来了巨大的损失。为了应对柑橘黄龙病的威胁,研究者们正在努力探索与之相关的分子标记。Chen 等^[23] 首次利用简单重复单位(AGACACA)证明了佛罗里达州和中国广东省黄龙病菌株存在显著差异。Katoh 等^[24] 利用可变数目的串联重复序列(VNTR, Variable number of tandem repeats)构建黄龙病的 SSR 标记,成功筛选到 27 个具有 4~63 个核苷酸的

SSR 分子标记,为黄龙病遗传多样性研究奠定基础。Matos 等^[25] 用其中 4 个 SSR 分子标记分析黄龙病新流行区的菌株,发现佛罗里达州南北的菌株存在差异。Ming 等^[26] 在枳遗传图谱 LG6、LG8 和 LG9 以及甜橙遗传图谱 LG7 上,分别鉴定到 4 个 HLB 诱导叶片和冠层反应的 QTL,揭示多个 QTL 参与柑橘 HLB 反应的遗传控制,为今后研究 HLB 抗性或耐受性的遗传结构提供了一个起点。目前,对于柑橘黄龙病分子标记的研究还处于初级阶段,尚未有成熟的分子标记应用于育种实践。未来的研究需要进一步探索这些基因及其作用机制,以便更好地理解柑橘黄龙病的发病机理,并找到更有效的育种策略来应对这种病害的威胁。

3.2 衰退病分子标记 柑橘衰退病是一种由线性病毒引起的严重病害,其既是植物病毒中基因组最大的病毒,也是编码 RNA 沉默抑制子较多的病毒之一^[27]。加强植物检疫,选用抗病性强的品种作为砧木,加强栽培管理,及时防治蚜虫等措施都是有效预防衰退病的方法。在选育品种时,利用分子标记辅助育种可以帮助选择具有良好抗病性的品种。Mestre 等^[28] 采用 BSA 方法对枳的衰退病进行遗传分析,找到 7 个 RAPD 标记,并将这些 RAPD 连锁标记转化成 SCAR 标记。Deng 等^[29] 克隆了柑橘 NBS-LRR 类抗病基因,并成功定位到 3 个与衰退病连锁的 CAP 标记(18P33a、Pt9a 和 Pt8a)。Asins 等^[30] 利用病毒积累的 QTL 分析研究 CTV 与柑橘的互作效应,从中筛选定位到 3 个 QTL (*CTV-A1*、*CTV-A3* 和 *CTV-A5*) 及其候选基因;后来,Asins 等^[31] 又找到了 4 个与抗 CTV 相关的候选基因位点(*CTVCh14*、*CTVCh15*、*CTVCh17* 和 *VIC*)。虽然柑橘衰退病的分子标记研究还面临许多挑战,但随着分子生物技术的不断发展和应用,未来的研究有望为柑橘育种提供更多的工具和方法。通过探索和利用分子标记,可以更好地了解和控制柑橘衰退病的遗传基础,从而提高品种的抗病性和市场竞争力。

3.3 溃疡病分子标记 柑橘溃疡病是一种由地毯黄单胞杆菌柑橘致病变种引起的细菌性病害。柑橘溃疡病的主要症状包括植株叶片、果实和枝条上出现褪绿的斑点,随后这些斑点会扩大并变成黄色的溃疡状,最终导致这些部分脱落^[32]。在柑橘溃疡病研究方面,Xiang 等^[33] 通过类受体激酶的候

选抗病基因序列,发现了与柑橘溃疡病抗性密切相关的分子标记位点。彭祝春等^[34]通过构建抗性分离群体进行田间抗性测试,再结合 SSR 分子标记技术,筛选并验证了与柑橘溃疡病抗性相关的分子标记,得到 1 个与柑橘溃疡病抗性相关的分子标记 CCR-110。对于柑橘溃疡病的分子标记研究,目前还相对较少。然而,已有一些研究表明,可能与某些基因有关,这些基因可能涉及到抗病性、耐病性以及和病毒的互作等方面。总的来说,对于柑橘溃疡病的分子标记研究目前尚未得到足够的关注,需要更多研究者共同努力来推动这一领域的发展。随着分子生物技术的不断发展和应用,未来的研究有望能够更深入地了解 and 应对柑橘溃疡病的威胁。

4 柑橘抗逆性相关的分子标记

柑橘抗逆性是指柑橘植株在逆境条件下仍然能够正常生长和繁殖的能力,这种能力受到许多因素的影响,包括柑橘植株的基因型、环境因素、土壤和气候条件等^[35]。在柑橘抗逆性的分子标记研究方面,一些研究者正在致力于寻找与抗逆性相关的分子标记。这些分子标记可能涉及到多个基因和蛋白质,包括与细胞保护、抗氧化、抗炎和免疫反应等相关基因。例如,在柑橘耐冷性状研究方面,Weber 等^[36]使用柚和枳杂交 F_1 群体,检测到 3 个与抗低温相关的 QTL;马喜军^[37]运用电导法进行抗寒力测定,检测到 7 个与抗寒性相关的 QTL,分别分布于 LW1、LW2、LW3 和 LW8 连锁群上。Hong 等^[38]在 LG1、LG2、LG3 和 LG4 上检测到 4 个抗寒性相关的 QTL ($qFT1.1/2.1/3.1/4.1$),可解释较多的表型变异。Abouzari 等^[39]研究发现了与柑橘耐冷能力相关的 SSR 和 AFLP 分子标记,并且其中的一些分子标记与植株的超氧化物歧化酶活性和脯氨酸含量相关。在柑橘耐盐性状研究方面,Kolstad^[40]以枳和柚的 BC_1 群体为材料,在盐和非盐环境中进行 Na^+ 和 Cl^- 积累相关性状的 QTL 分析,发现了 73 个潜在数量性状位点。Raga 等^[41]对柑橘砧木 *Trifoliata* 和 *CleopatraMandarin* 的杂交后代进行遗传研究,通过区间定位和多 QTL 定位共检测到 98 个与耐盐性相关的 QTL。在柑橘耐旱性状研究方面,肖金平等^[42]通过 cDNA-AFLP 方法筛选到干旱胁迫下柑橘叶片中的差异表达基因 *TDF*;此

外,卢婷等^[43]研究表明 *WRKY75* 基因受多种非生物胁迫诱导表达,推测其可能在柑橘响应非生物胁迫过程中发挥了重要作用。李潇等^[44]研究发现,甜橙 *CsMYB96* 能被低温和干旱胁迫诱导表达。柠檬 *ClMYB96* 和金柑 *FmMYB96* 在高盐胁迫下被诱导表达,而芦柑 *CrMYB96* 的表达量在低温、干旱和高盐胁迫下都有不同程度的下调表达。

5 结语与展望

在过去的半个多世纪以来,我国的柑橘育种进程逐渐加快,先后经历了 4 个重要的育种时代,即利用自然变异时代(V1.0)、杂交产生变异时代(V2.0)、生物技术育种的细胞水平时代(V3.0)和分子水平时代(V4.0)。从最初的芽变选育时代到分子育种时代,柑橘育种进程呈现快速发展趋势^[3]。然而,由于柑橘类型繁多、形态复杂且易发生芽变,其模糊的遗传背景在一定程度上阻碍了柑橘类的育种进程。此外,由于实生苗生长速度缓慢,导致育种年限长、育种效率低。

分子标记能够直接鉴别生物个体间的本质差异,不受时间和空间的限制。但是当前大多数分子标记还停留在实验室阶段,距离实际应用还有较大距离,并且在实际应用中简单照搬就可以使用的分子标记并不多见。因此需要应用分子标记技术深入研究柑橘的重要性状,详细可靠地对其遗传规律进行分析,并开发与重要性状紧密连锁的分子标记利用分子标记辅助基因聚合育种,将控制不同优良性状的基因聚合,有效缩短选育周期,培育柑橘新种质。

未来的研究将更加关注于寻找与品质和抗病性相关的分子标记。分子标记技术与蛋白组、代谢组等生物技术相结合,更深入地了解品质和抗病的机制。同时,柑橘品种选育要以消费者的需求为目标,新品种创制应朝着优质多元化方向发展。在果实品质提升方面,深入挖掘易剥皮、无籽、有香味、风味浓等相关性状的分子标记。在满足柑橘周年化市场供应需求方面,找寻与早、中、晚熟品种相对应的分子标记。还需要积极探索适合机械化栽培的柑橘砧木和接穗品种,如开发矮化、直立树形和枝条无刺等性状相关的分子标记。此外,还应利用分子标记辅助育种筛选高抗性柑橘品种,特别是高抗黄龙病的品种或砧木。

参考文献

- [1] 张海朋,彭昭欣,石梅艳,温欢,张红艳,徐娟. 柑橘果实风味组学研究进展. 华中农业大学学报,2021,40 (1): 32-39
- [2] 徐阳,洪丹丹,姜安泽,朱长青,孙崇德,曹锦萍. 红美人柑橘果实大小与风味品质相关性研究. 中国果树,2022,8 (4): 40-47
- [3] 邓秀新. 中国柑橘育种 60 年回顾与展望. 园艺学报,2022,49 (10): 2063-2074
- [4] 林晓洁,丁弘扬,叶饴姬,王超,廖汝玉,李永裕. 果树分子标记技术研究进展及在育种上的应用展望. 东南园艺,2022,10 (3): 220-227
- [5] 王春侠,仇敬运. DNA 分子标记技术在遗传育种中的应用. 重庆科技学院学报:自然科学版,2007,6 (3): 17-20
- [6] 庄丽,彭子模,穆培源. 试论 DNA 分子标记技术在植物学科上的研究进展与应用前景. 新疆师范大学学报:自然科学版,2003 (2): 56-59
- [7] 王永飞,马三梅,刘翠平,王鸣. 遗传标记的发展和分子标记的检测技术. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2001,32 (6): 130-136
- [8] 李益,马先峰,唐浩,李娜,江东,龙桂友,李大志,牛英,韩瑞玺,邓子牛. 柑橘品种鉴定的 SSR 标记开发和指纹图谱库构建. 中国农业科学,2018,51 (15): 149-159
- [9] Imai A, Yoshioka T, Hayashi T. Quantitative trait locus (QTL) analysis of fruit-quality traits for mandarin breeding in Japan. Tree Genetics & Genomes,2017,13 (4): 1-10
- [10] Garcia M R, Asins M J, Carbonell E A. QTL analysis of yield and seed number in Citrus. Theoretical & Applied Genetics,2000,101 (3): 487-493
- [11] Yu Y, Chen C X, Gmitter F G J. QTL mapping of mandarin (*Citrus reticulata*) fruit characters using high-throughput SNP markers. Tree Genetics & Genomes,2016,12 (4): 77-84
- [12] 罗艾,龚桂芝,彭祝春,杨程,常珍珍,洪棋斌. 柑橘果实大小与质量的遗传分析和数量性状位点定位. 浙江大学学报:农业与生命科学版,2021,47 (6): 719-728
- [13] 张亚飞,彭洁,朱延松,杨胜男,王旭,赵婉彤,江东. 柑橘 CCD 基因家族鉴定及 *CeCCD4a* 对果肉颜色的影响. 中国农业科学,2020,53 (9): 1874-1889
- [14] 汤雨晴,郑雄杰,王楠,杨宏斌,邓秀新. 红橘 × 枳壳杂交群体果肉类胡萝卜素代谢的 QTL 分析 // 中国园艺学会. 中国园艺学会 2017 年论文摘要集. 北京:中国园艺学会,2017
- [15] 苑平,吴娟娟,卜范文,孔佑涵. 克里曼丁红橘果皮色泽变异差异片段的克隆. 分子植物育种,2020,18 (24): 8003-8008
- [16] 毛峰,魏阳吉,唐飞,王鹤妍. 柑橘感官品质评价系统和评价方法: 中国,201910006092. 7. 2019-05-28
- [17] Asins M J, Raga V, Bernet G P, Carbonell E A. Genetic analysis of reproductive, vegetative and fruit quality traits to improve Citrus varieties. Tree Genetics & Genomes,2015,11 (6): 1-12
- [18] 张亚飞. 柑橘种质资源 5 个性状的多样性研究. 重庆:西南大学,2020
- [19] Kita M, Endo T, Shimada T, Moriguchi T, Omura M. Allelic structures of UDP-glucose : limonoid glucosyltransferase affect limonoid bitterness in *Citrus unshiu* and *C. sinensis*. Euphytica, 2003,132 (1): 87-94
- [20] Fang D Q, Federici C T, Roose M L. Development of molecular markers linked to a gene controlling fruit acidity in citrus. Genome, 1997,40 (6): 841-849
- [21] 江东,王旭,李仁静,赵晓东,戴祥生,柳正威. 基于 GBS 技术开展柚类资源群体遗传评价并发掘酸含量相关基因. 中国农业科学, 2023,56 (8): 1547-1560
- [22] 李月,张志标,周玉蓉,钟进良,刘蕊. 我国柑橘主要病毒类病害及其脱毒技术研究进展. 安徽农学通报,2020,26 (8): 80-82
- [23] Chen J, Deng X, Sun X, Jones D, Irey M, Civerolo E. Guangdong and Florida populations of "*Candidatus Liberibacter asiaticus*" distinguished by a genomic locus with short tandem repeats. Phytopathology,2010,100 (6): 567-572
- [24] Katoh H, Subandiyah S, Tomimura K, Iwanami T. Differentiation of "*Candidatus Liberibacter asiaticus*" isolates by Variable-Number Tandem-Repeat analysis. Applied & Environmental Microbiology, 2011,77 (5): 1910-1917
- [25] Matos L A, Hilf M E, Jianchi C, Folimonova S Y, Manganello R. Validation of 'Variable Number of Tandem Repeat' -based approach for examination of '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' diversity and its applications for the analysis of the pathogen populations in the areas of recent introduction. Plos One,2013,8 (11): e78994
- [26] Ming H M, Roose M L, Yu Q, Du D, Gmitter F. Construction of high-density genetic maps and detection of QTLs associated with Huanglongbing infection in citrus. Frontiers in plant science,2018,9 (4): 1-40
- [27] 赵哲,谭钟扬,李世访,王红清. 柑橘衰退病毒基因组的简单重复序列分布分析. 生物信息学,2013,11 (3): 237-242
- [28] Mestre P F, Asins M J, Pina J A, Carbonell E A, Navarro L. Molecular markers flanking citrus tristeza virus resistance gene from *Poncirus trifoliata* (L.) Raf. Theoretical & Applied Genetics, 1997,94 (3-4): 458-464
- [29] Deng Z, Huang S, Ling P, Chen C, Yu C, Weber C A, Moore G A, Jmitter F G. Cloning and characterization of NBS-LRR class resistance-gene candidate sequences in citrus. Theoretical & Applied Genetics,2000,101 (5-6): 814-822
- [30] Asins M J, Bernet G P, Ruiz C, Cambra M, Carbonell E A. Quantitative trait loci and candidate gene analysis of citrus tristeza virus-citradia interaction. Acta Horticulturae,2004,663 (663): 189-194
- [31] Asins M J, Jorge F R, Bernet G P, Gadea J, Cambra M, Gorris M T, Carbonell E A. The position of the major QTL for Citrus tristeza virus resistance is conserved among *Citrus grandis*, *C. aurantium* and *Poncirus trifoliata*. Molecular Breeding,2012,29 (3): 575-587

(下转第 32 页)

参考文献

- [1] 徐宣国,尹春风. 种业振兴背景下粮食安全与种业创新协调发展研究. 农林经济管理学报,2023,22(1): 1-10
- [2] 中共中央党史和文献研究院. 习近平关于国家粮食安全论述摘编. 北京:中央文献出版社,2023
- [3] 张亨明,章皓月,朱庆生. “十四五”时期我国粮食安全保障问题研究. 浙江工商大学学报,2022(3): 109-119
- [4] 全国政协农业农村研究智库课题组. 牢牢把住“国之大者”粮食安全底线——学习贯彻习近平总书记参加全国政协联组会上的重要讲话精神. 人民论坛,2022(7): 6-10
- [5] 邓岩,陈燕娟. 种源“卡脖子”风险的化解路径——基于全球17个国家种业国际竞争力的组态分析. 中国科技论坛,2022(2): 162-169
- [6] 蒋和平,蒋黎,王有年,詹琳. 国家粮食安全视角下我国种业发展的思路与政策建议. 新疆师范大学学报:哲学社会科学版,2022,43(4): 77-88
- [7] 谭淑豪. 我国种业健康发展需系统创新. 人民论坛,2021(22): 75-79
- [8] 毛长青,许鹤瀛,韩喜平. 推进种业振兴行动的意义、挑战与对策. 农业经济问题,2021(12): 137-143
- [9] 武义青,耿艳楼,姚连宵. 基于C-D生产函数的全要素生产率的测度及应用. 河北经贸大学学报,2023,44(4): 53-60,73
- [10] 伍骏骞,张宇,张星民. 粮食生产对绿色全要素生产率的影响及作用机制——基于空间经济学的视角. 农林经济管理学报. <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/36.1328.F.20230616.0923.002.html>
- [11] 刘霞婷,李强,吴超,马锦怡. 中国农业全要素生产率动态分析——基于SFA模型和Log(t)回归方法. 中国农业资源与区划,2022,43(1): 50-59
- [12] 鲁晓东,连玉君. 中国工业企业全要素生产率估计:1999—2007. 经济学,2012,11(2): 541-558
- [13] 林青宁,毛世平. 农业全要素生产率的演化过程、测算方法与未来展望. 中国农业大学学报,2023,28(4): 248-256
- [14] 季牧青. 农作物种业行业分析及对相关金融服务的思考. 农村金融研究,2015(4): 72-76
- [15] 王一涵,陈江. 金融支持现代种业发展现实困境与政策建议研究. 西南金融,2021(10): 67-77
- [16] 李兴坚,陈永宁. 西部农作物种业发展的金融支持. 中国金融,2022(19): 90-91
- [17] 杜勇,谢瑾,陈建英. CEO金融背景与实体企业金融化. 中国工业经济,2019(5): 136-154
- [18] 吾买尔江·艾山,郑惠. 商业信用对企业绩效的影响机理——金融关联的U型调节作用. 软科学,2020,34(5): 64-69
- [19] 郑明贵,尤碧莹,郑雯芳. 商业信用融资能否提高全要素生产率——基于企业生命周期理论的视角. 技术经济,2022,41(9): 50-59
- [20] 王京滨,刘赵宁,刘新民. 数字化转型与企业全要素生产率——基于资源配置效率的机制检验. 科技进步与对策. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1224.G3.20230303.1549.008.html>
- [21] 杨雪,何玉成,刘成. 政府补助对农业上市公司全要素生产率的影响——基于面板门限模型的分析. 湖南农业大学学报:社会科学版,2020,21(3): 59-66
- [22] 王兴,刘超. 参与全球价值链与优化企业活动配置——基于私营企业调查数据的实证检验. 商业研究,2021(3): 93-101
- (收稿日期:2023-08-25)
- =====
- (上接第27页)
- [32] 曾泉,袁覃,王长青,阳露露,王洁. 柑橘溃疡病发生规律及绿色防控技术探讨. 湖北植保,2023,3(3): 79-80,92
- [33] Xiang X,Zheng Q F,Huang S,Chen C X,Frederick G,Gmitter J R,Deng Z A. Development of RLK-Derived molecular markers associating with the resistance to Citrus Canker[*Xanthomonas axonopodis* pv. Citri (Xac)] disease. Molecular Plant Breeding, 2005,6(3): 825-828
- [34] 彭祝春,龚桂芝,陈善春,张戈壁,洪棋斌. 柑橘溃疡病抗性相关的SSR标记筛选. 园艺学报,2010,37(3): 383-389
- [35] 张沪,肖翠,王贵元,廖晶晶,仝铸,何秀娟,邱文明,孙中海. 柑桔TIFY基因结构特征及响应低温表达分析. 中国南方果树,2020,49(2): 34-39
- [36] Weber C A,Moore G A,Deng Z,Gmitter F G. Mapping freeze tolerance quantitative trait loci in a *Citrus grandis* × *Poncirus trifoliata* F₁ pseudo-testcross using molecular markers. Journal of the American Society for Horticultural Science,2003,128(4): 508-514
- [37] 马喜军. 柑橘遗传图谱的延伸加密以抗寒性遗传分析和QTL定位. 重庆:西南大学,2012
- [38] Hong Q B,Ma X J,Gong G Z,Peng Z C,He Y R. QTL mapping of citrus freeze tolerance. Acta Horticulturae,2015,57(1065): 467-474
- [39] Abouzari A,Solouki M,Golein B,Fakheri B A,Dadras A R. Screening of molecular markers associated to cold tolerance-related traits in Citrus. Scientia Horticulturae,2020,263(15): 109-145
- [40] Kolstad I. QTL analysis of morphological traits in an intergeneric BC₁ progeny of Citrus and Poncirus under saline and non-saline environments. Genome,1999,42(5): 1020-1029
- [41] Raga V,Intrigliolo D S,Bernet G P,Carbonell E A,Asins M J. Genetic analysis of salt tolerance in a progeny derived from the citrus rootstocks cleopatra mandarin and trifoliolate orange. Tree Genetics & Genomes,2016,12(3): 1-16
- [42] 肖金平,陈俊伟,张慧琴,徐红霞,王慧亮,谢鸣. 干旱胁迫下柑橘叶片基因表达谱的cDNA-AFLP分析. 园艺学报,2011,38(3): 417-424
- [43] 卢婷,杨莉,胡威,匡柳青,郭文芳,沈丹,刘德春,刘勇. 柑橘抗逆基因WRKY75的克隆与表达分析. 江西农业大学学报,2021,43(1): 82-93
- [44] 李潇,郭文芳,杨莉,胡威,匡柳青,刘德春,刘勇. 柑橘抗逆基因MYB96的克隆与表达分析. 华北农学报,2023,38(2): 57-64
- (收稿日期:2023-09-14)