

基于 SSR 对火炬松×加勒比松杂种形质性状的 QLT 定位分析

蒋开彬¹, 何紫迪¹, 孔凡启², 郝静¹, 周晓煦¹, 黄少伟^{1*}

(1. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广州 510642;

2. 广东省林木种苗管理总站, 广州 510642)

摘要: 对火炬松×加勒比松杂种部分形质性状的 QTL 进行定位分析, 为杂种育种和株型培育提供借鉴。以火炬松 1.5 代种子园优良单株 T1 为母本, 加勒比松第一代种子园优良单株 C1 为父本, 杂交产生 F₁ 代 113 个单株。使用 JoinMap[®] 3.0 作图软件构建火炬松母本和加勒比松父本的 SSR 标记遗传图谱, 并用 MapQTL4.0[®] 作图软件对形质性状的 QTL 进行定位。火炬松母本图谱总长度 293.9 cM, 标记间距范围为 3.7~47.9 cM, 标记平均间距 15.5 cM。加勒比松父本图谱总长度 245.5 cM, 标记间距范围为 6.8~49.8 cM, 标记平均间距 13.6 cM。检测到 4 个与形质性状有关的 QTL 位点, 其中有 2 个 QTL 定位于火炬松染色体 LG4 上。4 个形质性状的 QTLs 解释方差为 8.6%~13.6%, 可以利用这些 QTLs 进行特定株型的培育, 如分枝角度的控制培育。

关键词: 火炬松; 加勒比松; 形质性状; 遗传连锁图谱; QTL 定位

中图分类号: S718.46

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2019)03-0448-06

Mapping QTLs of form quality traits of *Pinus taeda* × *Pinus caribaea* based on SSR markers

JIANG Kaibin¹, HE Zidi¹, KONG Fanqi², HAO Jing¹, ZHOU Xiaoxu¹, HUANG Shaowei¹

(1. Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642;

2. General Administration Station of Forestry Seed and Seedling of Guangdong Province, Guangzhou 510642)

Abstract: In order to provide a reference for hybrid breeding and plant type breeding, QTL positioning analysis of some form quality traits of *Pinus taeda* × *Pinus caribaea* was conducted. A *Pinus taeda* × *P. caribaea* F₁ population consists of 113 individuals was used to construct linkage maps for both the parents based on SSR makers. The map of female parent spanned 293.9 cM and the distance between loci varied from 3.7 to 47.9 cM, with a average distance of 15.5 cM. The distance between loci varied from 6.8 to 49.8 cM with a total length of 245.5 cM and an average maker interval of 13.6 cM in the map of the male parent. Using the MapQTL4.0[®], four QTLs for form quality traits were detected, of which two QTLs were located on the chromosome LG4 of *Pinus taeda*. The QTLs variance explained of the four QTLs for form quality traits was 8.6% -13.6%, which could be used for specific plant type cultivation, such as branch angle control cultivation.

Key words: *Pinus taeda*; *Pinus caribaea*; form quality traits; genetic linkage map; QTL mapping

遗传图谱 (genetic linkage map) 是指通过遗传重组分析得到的基因或专一的多态性遗传标记在染色体上线性排列顺序图^[1]。目前, 基于多态遗传标记在子代中的分离, 挪威云杉^[2]、白云杉^[3]、美洲黑杨×青杨杂种^[4]、湿地松×加勒比松杂种^[5]等树种的遗传图谱都已有报道。遗传连锁图谱 (genetic linkage map) 的构建和数量性状基因座 (quantitative

trait loci, QTLs) 的定位为研究林木的基因组结构提供了一个有力的工具, 可加速林木育种过程^[6]。通过遗传标记和目的数量性状间的关联, 大量在林木中进行数量性状基因座的定位分析的研究工作已经完成, 如在辐射松^[7]、落叶松^[8]和湿地松×加勒比松杂种^[5]中对木材密度相关的 QTLs 进行了定位; 在马铃薯^[9]、挪威云杉^[10]和黑松^[11]中对一些抗病性相关

收稿日期: 2018-09-27

基金项目: 广东省林业科技创新专项资金项目 (2012KJCX009-01) 资助。

作者简介: 蒋开彬, 博士研究生。E-mail: jkb376527922@163.com

* 通信作者: 黄少伟, 教授, 博士生导师。E-mail: shwhuang@scau.edu.cn

的 QLTs 进行了定位; 在橄榄^[12]和八月红梨×砀山酥梨杂种^[13]中对果实性状相关的 QLTs 进行了定位; 在小麦^[14]和八月红梨×砀山酥梨杂种^[15]中对品质性状相关的 QLTs 进行了定位; 在欧美杨和藏川杨^[16]、紫薇^[17]和牡丹^[18]中对于叶长、叶面积、株高等形质性状相关的 QLTs 定位。

在松树育种中, 不仅需要生长和材性等主要经济性状的遗传控制进行深入的了解, 也需要对一些形质性状的遗传控制进行了解。火炬松和加勒比松多数形质性状为数量性状, 但是控制它们的基因和基因位点目前还不是非常清楚^[19]。本研究基于 Sutton-Boveri 的染色体遗传理论及摩尔根的连锁交换定律理论^[20], 构建火炬松母本和加勒比松父本的遗传连锁图谱, 并且对部分形质性状的 QTL 进行定位, 这将有利于火炬松和加勒比松杂种形质性状遗传控制规律的阐明。

1 材料与方法

1.1 材料

以火炬松 1.5 代种子园优良单株 T1 为母本, 加勒比松第一代种子园优良无性系 C1 为父本进行人工杂交。将杂交种子播种育苗, 营造试验林。作图群体为火炬松 (*Pinus taeda*) 和加勒比松 (*Pinus caribaea*) 的杂交 F₁ 试验林群体的 113 个单株。

1.2 方法

1.2.1 松针总 DNA 的提取 从上述杂交 F₁ 试验林群体中的 113 个单株采取松针, 采用改良的 CTAB 法提取松针总 DNA^[21], 经过凝胶电泳检测和紫外分光光度计定量后, 稀释 DNA 至合适浓度。

1.2.2 SSR 引物 245 对试验用于扩增反应的 SSR 引物均来自 Zhou 等^[22]开发的火炬松 SSR 引物, 由上海生物工程有限公司合成。

1.2.3 SSR 标记与遗传连锁图谱的构建 使用作图软件 JoinMap® 3.0, 所有标记均按照 JoinMap® 3.0 关于异交群体的 5 类编码系统统一编码, 建立独立的数据文件, 以 $LOD \geq 3$, Kosambi 作图函数进行连锁分析^[23]。2 个亲本连锁群分别命名, 火炬松 T1 和加勒比松 C1 连锁群分别用“PT”和“PC”表示。

1.2.4 形质性状的调查 造林第 3 年的年抽梢次数: 林木一年中的抽梢次数。

造林第 3 年的春梢分枝平均角度: 测量 3 个春梢分枝的角度, 取均值。

造林第 3 年的平均针叶长: 在春梢中, 距枝条基部 20 cm 处随机取 5 个针叶束, 测量长度, 取均值。

1.2.5 QTL 分析 采用作图软件 MapQTL® 4.0 进行各性状 QTL 定位^[24]。利用 QTL 分析软件 MapChart® 2.1 对 SSR 数据进行分析^[25], 作图方法包括: 单标记作图 (marker-trait, MT), 采用 Kruskal-Wallis 单因素方差分析检验标记与性状之间的连锁关系; 区间作图法 (interval mapping, IM), 对全基因组进行 QTL 扫描, 选择 1.0 cM 的步长, 参数为 1 000 次回归, 显著水平为 0.01, 以 $LOD \geq 3.0$ 作为阈值对各性状可能存在的 QTL 进行定位和效应估计。

1.2.6 QTL 的染色体定位 图谱中的 SSR 标记与 NCBI 数据库中 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/11027>) 火炬松基因组已有的标记对比, 确定其所在的染色体。

2 结果与分析

2.1 多态性引物的筛选

以群体中数量性状极端表型各 8 个单株, 对 245 对 SSR 引物进行筛选。扩增结果表明, 有 29 对引物扩增片段清晰, 具有多态性, 多态性比例为 11.84%。

2.2 SSR 标记连锁图谱的构建

用 29 对多态性引物对群体进行 PCR 扩增, 得到母本 35 个多态性标记, 父本 41 个多态性标记。采用 JoinMap® 3.0 软件构建遗传图谱, 在排除缺失数据的单株, 最小 LOD 值为 3.0, 最大重组率 (Recombination value) 为 0.40, 得到父本 6 个连锁群, 母本 5 个连锁群, 但有父本 22 个标记及母本 23 个标记没有定位到任何连锁群上。

所构建的火炬松母本遗传图谱共包含 19 个 SSR 标记, 总长度 293.9 cM, 标记间距范围为 3.7~47.9 cM, 标记平均间距 15.5 cM, 最短的连锁群仅有 2 个标记 (图 1)。加勒比松父本遗传图谱包含 18 个 SSR 标记, 总长度 245.5 cM, 标记间距范围为 6.8~49.8 cM, 标记平均间距 13.6 cM, 最短的连锁群仅构建仅有 2 个标记, 遗传距离为 19.7 cM (图 2)。

2.3 SSR 标记与形质性状的 QTL 连锁

在 Kruskal-Wallis 检验和区间作图中, 显著水平都高于 0.05 的年抽梢次数 QTL 位点只有 1 个, 分布在连锁群体 PT1 中 (表 1)。在平均分枝角度与分子标记的连锁中, Kruskal-Wallis 检验和区间作图中显著水平都高于 0.05 的 QTL 位点也只有 1 个, 位于连锁群体 PT4 中 (表 2)。在分子标记与平均针叶长度 QTL 的连锁中, 检测到 Kruskal-Wallis 检验和区间作图中显著水平都高于 0.05 的 QTL 位点有 2 个, 分布在连锁群体 PC3 和 PC6 中。

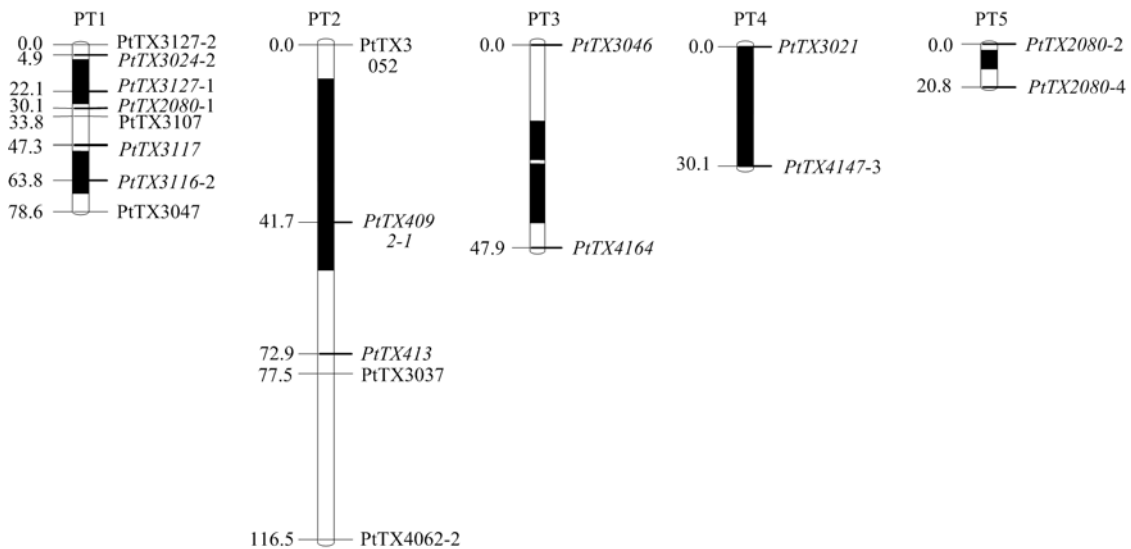


图 1 火炬松母本 T1 的 SSR 标记连锁图

Figure 1 The SSR linkage map of female parent T1 of *Pinus taeda*

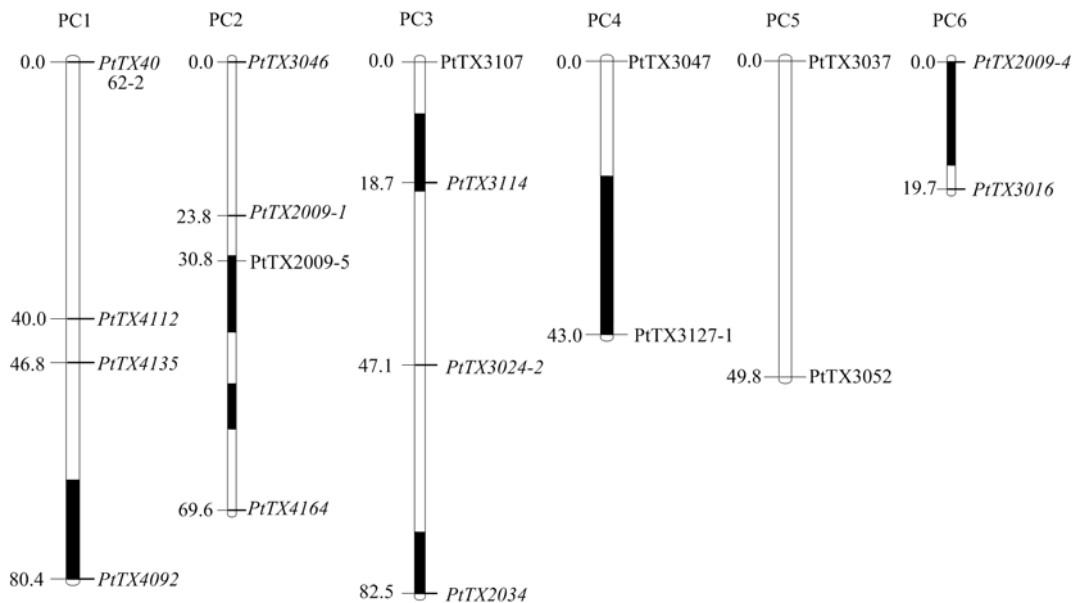


图 2 加勒比松父本 C1 的 SSR 标记连锁图

Figure 2 The SSR linkage map of male parent C1 of *Pinus caribaea*

2.4 SSR 标记与形质性状的 QTL 分析

利用单标记做图法和区间作图法共检测到 4 个与生长形质性状相关的 QTLs。其中, 2 个位于母本火炬松 T1 遗传图谱连锁群上, 2 个位于父本加勒比松 C1 遗传图谱连锁群上(表 4)。图谱中的 SSR 标记与 NCBI 数据库中 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/11027>) 火炬松基因组已有的标记对比, 确定其所在的染色体。

年抽梢次数 L: 检测到 1 个 QTL, 定位在母本的 PT1 连锁群上, 位于染色体 LG4, 标记 PtTX3116-2~PtTX3117 之间, 解释表型变异的

12.7%。

平均分枝角度 AVBRA: 检测到 1 个 QTL, 定位在母本的 PT4 连锁群上, 位于染色体 LG4, 标记 PtTX4147-3~PtTX3021 之间, 解释表型变异的 8.6%。

平均针叶长 AVPNL: 检测到 2 个 QTL, 其中一个定位在父本 PC3 连锁群上, 标记 PtTX2034~PtTX3024 之间, 解释表型的 10.9%。另一个定位在父本 PC6 连锁群上, 标记 PtTX4092~PtTX3052 之间, 解释表型的 13.6%。

表 1 SSR 标记与年抽梢次数 QTL 的连锁

Tabel 1 QTL linkage between SSR markers and number of annual sprouting

数量性状基因座 QTL		Kruskal-Wallis 检验 Kruskal-Wallis test			区间作图 Interval mapping		
连锁群 Linkage group	位点 Locus	位置 (cM K) Position	K 值 (自由度) K-value (DF)	显著性水平 Significance level	LOD 值 LOD value	显著性水平 Significance level	解释表型方差/% Phenotypic variance
PT1	PtTX2080-1	30.1	3.283(1)	0.1	0.69	ns	3.6
<i>PT1</i>	—	52.3	—	—	2.89	0.05	22.4
<i>PT1</i>	—	57.3	—	—	3.44	0.01	22.1
<i>PT1</i>	—	62.3	—	—	3.40	0.01	15.4
PT1	PtTX3116-2	63.8	11.963(3)	0.01	3.30	0.01	12.7
<i>PT1</i>	—	68.8	—	—	2.92	0.05	20.8
PT1	PtTX3047	78.6	1.317(2)	ns	0.73	ns	6.1
PT3	PtTX4164	47.9	6.428(3)	0.1	1.24	ns	5.8
UM	PtTX2031	0.0	11.914(3)	0.01	2.28	ns	9.3
UM	PtTX3025-2	0.0	7.025(3)	0.1	1.69	ns	8.5
UM	PtTX3045-1	0.0	6.577(2)	0.05	1.76	ns	7.9
PC2	PtTX4164	69.6	6.428(3)	0.1	1.28	ns	6.0
UM	PtTX2031	0.0	10.273(3)	0.05	1.98	ns	8.1
UM	PtTX3116-2	0.0	11.963(3)	0.01	3.28	0.1	12.7

表 2 分子标记与平均分枝角度 QTL 的连锁

Tabel 2 QTL linkage between SSR markers and average branch angle

数量性状基因座 QTL		Kruskal-Wallis 检验 Kruskal-Wallis test			区间作图 Interval mapping		
连锁群 Linkage group	位点 Locus	位置 (cM K) Position	K 值 (自由度) K-value (DF)	显著性水平 Significance level	LOD 值 LOD value	显著性水平 Significance level	解释表型方差/% Phenotypic variance
PT1	PtTX3024-2	4.9	5.954(3)	ns	0.46	ns	2.7
PT1	—	19.9	—	—	2.45	0.1	14.9
PT1	PtTX3127-1	22.1	0.972(1)	ns	2.50	0.1	11.5
PT1	PtTX2080-1	30.1	4.025(1)	0.05	0.74	ns	5.0
PT3	PtTX3046	0.0	6.171(2)	0.05	1.83	0.1	22.1
PT3	PtTX4164	47.9	8.234(3)	0.05	1.49	ns	6.7
PT4	PtTX3021	0.0	5.082(2)	0.1	1.38	ns	6.9
PT4	—	5.0	—	—	1.61	0.1	11.3
PT4	—	10.0	—	—	1.93	0.05	16.8
PT4	—	15.0	—	—	2.19	0.05	19.4
PT4	—	20.0	—	—	2.36	0.05	19
PT4	—	25.0	—	—	2.35	0.05	15.2
PT4	—	30.0	—	—	2.12	0.05	8.7
PT4	PtTX4147-3	30.1	10.594(2)	0.01	2.11	0.05	8.6
UM	PtTX3029	0.0	9.122(3)	0.05	2.02	ns	8.5
UM	PtTX3045-1	0.0	5.984(2)	0.1	0.91	ns	4.1
UM	PtTX4147-2	0.0	9.227(3)	0.05	2.00	ns	12.9
PC2	PtTX3046	0.0	6.171(2)	0.05	1.94	ns	22.9
PC2	PtTX4164	69.6	8.234(3)	0.05	1.38	ns	6.5
PC4	PtTX3047	0.0	3.109(2)	ns	0.85	ns	3.7
PC4	—	30.0	—	—	1.56	0.1	12.1
PC4	—	35.0	—	—	1.81	0.05	12.1
PC4	—	40.0	—	—	1.95	0.05	10.5
PC4	PtTX3127-1	43.0	0.972(1)	ns	1.95	0.1	8.3
UM	PtTX3021	0.0	5.082(2)	0.1	1.11	ns	6.1

表 3 分子标记与平均针叶长度 QTL 的连锁
Tabel 3 QTL linkage between SSR markers and average lengths of needles

数量性状基因座 QTL		Kruskal-Wallis 检验 Kruskal-Wallis test			区间作图 Interval mapping		
连锁群 Linkage group	位点 Locus	位置 (cM K) Position	K 值 (自由度) K-value (DF)	显著性水平 Significance level	LOD 值 LOD value	显著性水平 Significance level	解释表型方差/% Phenotypic variance
PT1	PtTX3024-2	4.9	6.977(3)	0.1	1.69	ns	8.3
PT4	PtTX3021	0.0	5.770(2)	0.1	1.55	0.1	7.8
PT4	—	5.0	—	—	1.73	0.05	13.8
PT4	—	10.0	—	—	1.66	0.05	16.6
PT4	PtTX4147-3	30.1	1.270(2)	ns	0.16	ns	0.7
UM	PtTX2009-4	0.0	7.116(2)	0.05	2.07	ns	12.7
UM	PtTX2034	0.0	9.797(3)	0.05	2.41	ns	10.8
UM	PtTX3025-1	0.0	7.215(3)	0.1	1.89	ns	10.2
PC3	PtTX3024-2	47.1	6.977(3)	0.1	1.70	ns	7.9
PC3	—	72.1	—	—	2.19	ns	15.4
PC3	—	77.1	—	—	2.37	0.1	13.6
PC3	—	82.1	—	—	2.54	0.05	11.1
PC3	PtTX2034	82.5	9.797(3)	0.05	2.55	0.05	10.9
PC6	PtTX2009-4	0.0	7.116(2)	0.05	2.60	0.001	13.6
PC6	—	5.0	—	—	2.67	0.001	19.9
PC6	—	10.0	—	—	2.2	0.01	18.9
PC6	—	15.0	—	—	1.43	0.1	10.9
PC6	PtTX3016	19.7	3.941(2)	ns	0.83	ns	3.4
UM	PtTX3021	0.0	5.770(2)	0.1	1.44	ns	7.4

表 4 火炬松×加勒比松杂种形质性状的 QTL 的特征
Tabel 4 Characterization of QTLs of agronomic traits in *Pinustaeda* × *Pinuscaribaea*

性状 Traits	连锁群 Linkage group	染色体 Chromosome	数量性状 基因座 QTL	标记区间 Interval	临近标记 Adjacent marker	LOD 值 LOD value	解释方差/% Variance explained
年抽梢次数 Number of annual sprouting	PT1	LG4	L3.1	PtTX3116-2~PtTX3117	PtTX3116-2	3.30	12.7
平均分枝角 Average branch angle	PT4	LG4	BRA.2	PtTX4147-3~PtTX3021	PtTX4147-3	2.11	8.6
平均针叶长 Average length of needles	PC3	-	AVPNL.1	PtTX2034~PtTX3024	PtTX2034	2.55	10.9
平均针叶长 Average length of needles	PC6	-	AVPNL.2	PtTX2009-4~PtTX3016	PtTX2009-4	2.60	13.6

3 讨论与结论

分子标记检测效率的差异,可能与标记类型有关,也与分析软件有关。在一些研究报道中,SSR 标记是比较适宜开展松树 QTL 定位的^[8, 22],本研究使用 SSR 标记检测到火炬松和加勒比松 4 个形质性状的 QTLs。

标记数量的多少、标记在图谱上定位的准确性以及标记在图谱上分布的均匀程度等都会影响遗传图谱的应用^[26],亲本的选择也会影响到构建连锁图谱的适用范围。应用具有较大遗传差异的两个亲本

杂交,获得的子代作图群体具有广泛的多态性标记,能构建高密度的分子标记连锁图谱^[27]。本研究构建的遗传连锁图谱的标记较少,只包含 19 个(母本图谱)和 18 个(父本图谱)SSR 标记。原因可能是火炬松母本和加勒比松父本均为优树,遗传差异较小。另一方面,在不同环境条件下得到的 QTL 数量、效应具有一定差异;在多年、多个环境下对 QTL 进行定位分析,才能得到更加准确的 QTL 作图结果^[17]。

虽然本研究图谱的遗传标记较少,但是依然能检测到 4 个形质性状的 QTLs。相对于其他研究,如基于 686 个 SNP 在挪威云杉中检测到 13 个抗病

QTLs^[10], 平均 53 个标记检测到 1 个 QTL; 使用 80 个 SSR 标记在欧美杨和藏川杨杂种中检测到 3 个与株高相关的 QTLs, 2 个与单叶光合速率相关的 QTLs, 2 个与胞间 CO₂ 浓度相关的 QTLs, 1 个与蒸腾速率相关的 QTL^[16], 平均 10 个标记检测到 1 个 QTL; 采用 171 个 SSR 标记在马铃薯中发现有 7 个与晚疫病抗性相关的 QTL 位点^[9], 平均 25 个标记检测到 1 个 QTL; 本研究经过 SSR 引物筛选, 由得到的 19 个多态性标记检测到 4QTLs, 平均 5 个标记检测到 1 个 QTL, 效率较高。但是由于遗传标记较少, 所以检测到形质性状的 QTL 相对较少。即使如此, 发现的 4 个形质性状 QTLs 在以后火炬松×加勒比松杂种培育特定株型有较大的作用与意义。

松树在经济建设、保持水土和维护陆地生态平衡等方面发挥着重要作用, 也是工业原料林和速生丰产林的主要树种^[28]。由于松树发挥着特别重要的作用, 在遗传图谱构建和数量性状位点定位的研究中, 松树居于重要的地位。杂种松部分重要性状遗传控制上存在的树种效应, 可能对松树杂交育种策略的制订具有深远的影响^[29]。本研究通过 SSR 标记构建火炬松×加勒比松杂种的连锁图谱, 并对一些形质性状的 QTL 进行定位分析, 将为以后火炬松×加勒比松杂种育种提供重要借鉴。

参考文献:

- [1] 刘杰, 何德, 李永红, 等. 林木遗传图谱构建的研究进展[J]. 生物技术通报, 2008(1): 38-41.
- [2] ACHÉRÉ V, FAIVRE-RAMPANT P, JEANDROZ S, et al. A full saturated linkage map of *Picea abies* including AFLP, SSR, ESTP, 5S rDNA and morphological markers[J]. Theor Appl Genet, 2004, 108(8): 1602-1613.
- [3] GOSSELIN I, ZHOU Y, BOUSQUET J, et al. Megagametophyte-derived linkage maps of white spruce (*Picea glauca*) based on RAPD, SCAR and ESTP markers[J]. Theor Appl Genet, 2002, 104(6/7): 987-997.
- [4] 黄秦军, 苏晓华, 张香华. 利用 AFLP 和 SSR 标记构建美洲黑杨×青杨遗传图谱[J]. 林业科学研究, 2004, 17(3): 291-299.
- [5] 林艳, 黄少伟, 毛积鹏, 等. 湿地松×加勒比松杂种木材密度 QTL 定位分析[J]. 江西农业大学学报, 2018, 40(1): 109-117.
- [6] 宋婉, 陈晓阳, 续九如, 等. 林木遗传连锁图谱构建研究进展与发展方向[J]. 遗传, 2003, 25(6): 749-756.
- [7] DEVEY M E, CARSON S D, NOLAN M F, et al. QTL associations for density and diameter in *Pinus radiata* and the potential for marker-aided selection[J]. Theor Appl Genet, 2004, 108(3): 516-524.
- [8] 贯春雨. 日本落叶松×兴安落叶松 RAPD、SSR 遗传图谱构建与 QTL 定位[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010.
- [9] 刘龙超, 周云, 贺苗苗, 等. 四倍体马铃薯 SSR 遗传图谱的构建及晚疫病抗性 QTL 初步定位[J]. 植物病理学报, 2016, 46(1): 84-90.
- [10] LIND M, KÄLLMAN T, CHEN J, et al. A *Picea abies* linkage map based on SNP markers identifies QTLs for four aspects of resistance to *Heterobasidion parviporum* infection[J]. PLoS One, 2014, 9(7): e101049.
- [11] HAYASHI E, KONDO T, TERADA K, et al. Identification of AFLP markers linked to a resistance gene against pine needle gall midge in Japanese black pine[J]. Theor Appl Genet, 2004, 108(6): 1177-1181.
- [12] KAYA H B, CETIN O, KAYA H S, et al. Association mapping in turkish olive cultivars revealed significant markers related to some important agronomic traits[J]. Biochem Genet, 2016, 54(4): 506-533.
- [13] 韩明丽, 刘永立, 郑小艳, 等. 梨遗传连锁图谱的构建及部分果实性状 QTL 的定位[J]. 果树学报, 2010, 27(4): 496-503.
- [14] 郭利建, 王竹林, 汪世娟, 等. 基于 SRAP 和 SSR 标记的小麦品质相关性状的 QTL 定位[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(10): 1275-1282.
- [15] 刘金义, 崔海荣, 王龙, 等. 梨果实酸/低酸性状的 SSR 分析[J]. 果树学报, 2011, 28(3): 389-393.
- [16] 李娟, 郭斌, 安新民, 等. 欧美杨与藏川杨杂交子代苗期性状 QTLs 定位分析[J]. 西南林业大学学报, 2016, 36(5): 10-15.
- [17] 贺丹, 王晓娇, 刘阳, 等. 紫薇几个表型性状的 QTLs 定位[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(7): 65-68.
- [18] 蔡长福, 刘改秀, 成仿云, 等. 牡丹遗传作图最适 F₁ 分离群体的选择[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(3): 139-147.
- [19] 王明麻. 林木遗传育种学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001.
- [20] 方宣钧. 作物 DNA 标记辅助育种[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [21] 马明, 杨克强, 郭起荣, 等. 改良 CTAB 法提取林木树种基因组 DNA 的研究[J]. 生物技术, 2007, 17(3): 36-38.
- [22] ZHOU Y, BUI T, AUCLAND L D, et al. Direct fluorescent primers are superior to M13-tailed primers for *Pinus taeda* microsatellites[J]. Biotechniques, 2002, 32(1): 46-52.
- [23] VAN OOIJEN J W, VOORRIPS R E. Software for the calculation of genetic linkage maps [BD/OL]. JoinMap 3.0. Wageningen, the Netherlands: Plant Research International, 2001.
- [24] VAN OOIJEN J W V, BOER M P, JANSEN R C, et al. MapQTL 4.0: Software for the calculation of QTL positions on genetic maps (user manual)[J]. Order-a Journal on the Theory of Ordered Sets & Its Applications, 2002, 501(12): 2412.
- [25] VOORRIPS R E. MapChart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs[J]. Journal of Heredity, 2002, 93(1): 77-78.
- [26] ZHANG Y X, WANG L H, XIN H G, et al. Construction of a high-density genetic map for sesame based on large scale marker development by specific length amplified fragment (SLAF) sequencing[J]. BMC Plant Biol, 2013, 13(1): 141.
- [27] ECHT C S, SAHA S, KRUTOVSKY K V, et al. An annotated genetic map of loblolly pine based on microsatellite and cDNA markers[J]. BMC Genet, 2011, 12(1): 1-16.
- [28] 李义良, 赵奋成, 张应中, 等. 分子标记在松树遗传与进化研究中的应用[J]. 分子植物育种, 2009, 7(5): 1004-1009.
- [29] 黄少伟. 松树分子标记辅助育种研究进展[J]. 林业科学研究, 2006, 19(6): 799-806.