

孙雨桐, 刘德帅, 冯 美, 等. 果树分子标记辅助育种研究进展[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(1): 183-192.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.01.020

果树分子标记辅助育种研究进展

孙雨桐, 刘德帅, 冯 美, 齐 迅, 姚文孔

(宁夏大学农学院/宁夏优势特色作物现代分子育种重点实验室/林木资源高效生产全国重点实验室, 宁夏 银川 750021)

摘要: 随着分子生物学的不断发展, 分子标记在果树育种中发挥的作用也愈发重要。本文主要对不同果树育种的分子标记类型及分子标记在果树种质资源鉴定、抗性育种、无核育种、早熟育种、品质改良育种、分子遗传图谱构建与数量性状座位(QTL)基因定位等方面的应用进行了综述, 为果树分子标记辅助育种提供参考。

关键词: 果树; 分子标记; 遗传图谱; QTL 定位

中图分类号: S603.6 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)01-0183-10

Advances of molecular markers assisted selection applied in fruit tree breeding

SUN Yu-tong, LIU De-shuai, FENG Mei, QI Xun, YAO Wen-kong

(School of Agriculture, Ningxia University/Ningxia Key Laboratory of Modern Molecular Breeding of Dominant and Characteristic Crops/ State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Yinchuan 750021, China)

Abstract: With the development of molecular biology, molecular markers have played more important roles in the breeding of fruit trees. In this paper, we mainly expounded the types of molecular markers in different fruit trees breeding, and summarized the application of molecular markers in the identification of germplasm resources, resistance breeding, seedless breeding, early maturity breeding, quality improvement breeding, molecular genetic map construction and quantitative trait locus (QTL) mapping in fruit trees. Our study can provide reference for molecular marker assistant breeding in fruit trees.

Key words: fruit trees; molecular markers; genetic mapping; QTL localization

果树育种的常规手段主要有杂交育种、诱变育种、倍性育种等, 但由于果树杂种比较多、品种来源复杂、多为多年生木本植物、生长周期长等因素, 导致传统育种周期长、效率低、不确定因素多。相比于常规育种, 分子标记辅助选择(Molecular marker as-

sisted selection, MAS)可以提高育种效率, 缩短育种周期, 并且在遗传多样性、品种鉴定等方面也有较好的效果^[1]。分子标记技术种类繁多, 如随机扩增多态性 DNA (Random amplified polymorphic DNA, RAPD)、扩增片段长度多态性 (Amplified fragment length polymorphism, AFLP)、简单序列重复 (Simple sequence repeat, SSR)、单核苷酸多态性 (Single nucleotide polymorphism, SNP) 等, 这些分子标记被广泛应用于果树的遗传育种、亲缘关系判断、遗传图谱构建以及数量性状座位 (QTL) 定位等研究中。这将加速果树品种的改良进程, 提高育种效率。

收稿日期: 2023-02-25

基金项目: 宁夏回族自治区农业育种项目 (NXNYYZ202101); 宁夏回族自治区重点研发项目 (2018BEB04004)

作者简介: 孙雨桐 (1998-), 女, 黑龙江五常人, 硕士研究生, 研究方向为果树学。 (E-mail) syt15146063010@163.com

通讯作者: 姚文孔, (E-mail) yaowenkong@163.com

1 果树上应用分子标记的主要类型

1.1 RAPD 分子标记

为适应不良环境以及抵御病虫害危害,培育具有一定抗性的果树品种至关重要。Tartarini^[2]从 5 种不同的 RAPD 标记中筛选出与 *MdVf* 基因紧密相关的 *OPAM19*₂₂₀₀ 和 *OPAL07*₅₈₀, 标记了苹果 (*Malus domestica*) 抗赤霉病 *Vf* 基因。杨亚州等^[3]以燕山葡萄

和河岸葡萄的 F_1 代为材料,通过 7 个 RAPD 标记对其抗旱性进行研究,将 RAPD 标记 5226-1100 转化成专一性的 SCAR (Sequence characterized amplified regions, 特定序列扩增) 标记 *DR-760*。其次 RAPD 分子标记多用于果树遗传多样性及品种鉴定,余智城等^[4]对 16 份柑橘包括 11 份琯溪蜜柚进行遗传多样性分析,通过 15 条 RAPD 引物将 16 份材料分为 2 大类(表 1)。

表 1 随机扩增多态性 DNA (RAPD) 分子标记在果树上的应用

Table 1 Application of random amplified polymorphic DNA (RAPD) molecular markers on fruit trees

物种(属)	功能	主要结果	参考文献
苹果(<i>Malus</i> Mill.)	筛选抗病基因	从 5 种不同的 RAPD 标记中筛选出与 <i>Vf</i> 基因紧密相关 <i>OPAM19</i> ₂₂₀₀ 和 <i>OPAL07</i> ₅₈₀ 标记苹果抗赤霉病 <i>Vf</i> 基因	[2]
葡萄(<i>Vitis</i> L.)	筛选抗旱基因	以燕山葡萄和河岸葡萄的 F_1 代为材料,通过 7 个 RAPD 标记对其抗旱性进行研究,获得了抗旱基因的 RAPD 标记	[3]
柑橘(<i>Citrus</i> L.)	遗传多样性分析	以 16 份柑橘包括 11 份琯溪蜜柚为材料用 15 条 RAPD 引物对其遗传多样性进行分析,将 16 份材料分为 2 大类	[4]
李(<i>Prunus</i> L.)	绘制遗传图谱	利用 RFLP(限制性内切酶片段长度多态性)和 RAPD 标记绘制桃的遗传连锁图谱	[5]
	品种鉴定	使用 360 个 RAPD 引物进行大片段分析,以鉴定桃与桃、桃与杏仁杂交中特定位点相关的标记	[6]
	遗传多样性分析	用 RAPD 分子标记技术对 7 个樱桃品种进行多态性分析,将 7 个樱桃品种分为 4 类	[7]
杧果(<i>Mangifera</i> L.)	遗传多样性分析	从 20 个 RAPD 引物中筛选 15 个引物,分析了 34 份传统杧果种质的遗传变异和亲缘关系	[8]

1.2 AFLP 分子标记

分析果树遗传多样性,有助于果树的分类。董美超等^[9]针对 90 份鳄梨品种材料从 24 对 AFLP 引物中筛选出 8 对进行遗传多样性分析,根据遗传相似系数可划分为 4 个类群。Lai 等^[10]采用 AFLP 和甲基化敏感扩增多态性(Methylation sensitive ampli-

fied polymorphism, MSAP) 的分子标记技术探究车道晚脐橙与芽变南瓜状脐橙之间的基因和基因组甲基化差异,结果表明芽变南瓜状脐橙的出现是由于基因突变。可见 AFLP 结合 MSAP 分子标记技术可以研究橙的早熟及果实形状的基因突变,为此方面其他果树的研究提供了理论及技术的支持(表 2)。

表 2 扩增片段长度多态性(AFLP)分子标记在果树上的应用

Table 2 Application of amplified fragment length polymorphism (AFLP) molecular markers on fruit trees

物种(属)	功能	主要结果	参考文献
鳄梨(<i>Persea</i> Mill.)	遗传多样性分析	为了研究 90 份鳄梨品种材料,从 24 对 AFLP 引物中筛选出 8 对进行遗传多样性分析,根据遗传相似系数可划分为 4 个类群	[9]
苹果(<i>Malus</i> Mill.)	遗传多样性分析	用 AFLP 对泰山红星、沂蒙短枝红星、红星和金冠 4 个苹果品种进行了遗传分析,结果表明,泰山红星苹果多态性显著高于其他品种	[11]
柑橘(<i>Citrus</i> L.)	筛选果实形状基因	采用 AFLP 和 MSAP 分析车道晚脐橙及其芽变南瓜状脐橙的基因和基因组甲基化差异,结果表明基因突变发生在车道晚脐橙和其芽变南瓜状脐橙之间	[10]
	遗传多样性分析	用 AFLP 技术对 3 个亲本和 16 个辐射诱变和芽变的柑橘品种进行了遗传差异分析	[12]
	筛选早熟基因	以脐橙试验材料,用 AFLP 和 MSAP 对其在基因组、甲基化修饰水平与脐橙早熟性状之间的关系进行探究,结果表明,果实熟期与去甲基化相关	[13]
猕猴桃(<i>Actinidia</i> Lindl.)	遗传多样性分析	使用 AFLP 技术对 33 份猕猴桃的遗传多样性进行分析,可以将 33 份种质分为 3 个类群	[14]

MSAP: 甲基化敏感扩增多态性。

1.3 SSR 分子标记

SSR 标记的优点是大量标记及其共显性遗传,也

正因如此 SSR 分子标记被广泛应用在果树育种中。王立新等^[15]从 144 对 SSR 引物中筛选出 3 对引物对 40

份苹果进行检测,结果表明,这 3 对引物可以鉴定区分 40 份苹果。Kimura 等^[16]用 9 个 SSR 标记鉴别 60 个亚洲梨品种,研究结果表明其中 7 个 SSR 标记能将 58 个品种区分开。刘国彬等^[17]以 19 种欧李种质及其近缘种杏李、李资源为试验材料,利用 SSR 标记进行品种鉴定并构建分子身份证。魏姗姗等^[18]以 95 份桃品种为试材,利用 18 对 SSR 引物对桃进行遗传多样性分析,

发现了桃品种的 8 个连锁群。胡光明等^[19]以红阳猕猴桃为材料,从 435 对 SSR 引物中筛选出 67 对引物,用于猕猴桃属种质资源的亲缘关系及遗传多样性分析。Mahjbi 等^[20]以 20 个突尼斯柑橘品种为材料,通过 7 个 SSR 位点建立了它们的亲缘关系来探究其遗传多样性。此外 SSR 分子标记也被用于果树品质育种、抗性育种以及遗传图谱构建(表 3)。

表 3 简单序列重复 (SSR) 分子标记在果树上的应用

Table 3 Application of simple sequence repeat (SSR) molecular markers on fruit trees

物种(属)	功能	主要结果	参考文献
苹果(<i>Malus</i> Mill.)	品种鉴定	用 144 对 SSR 引物对 40 份苹果进行检测,最少用 3 对引物进行组合即可鉴定 40 份苹果	[15]
	筛选品质位点	以短枝富士和粉红女士 216 株 F ₁ 代群体为试验材料,使用 SSR 标记获得了 2 个与果实酸度连锁的分子标记	[21]
	筛选抗病基因	从 144 对 SSR 引物中选出 17 对在抗病和感病之间表现出多态性的引物标记苹果抗褐斑病,结果表明标记基因位于苹果第 8 连锁群 LG8 上	[22]
梨(<i>Pyrus</i> L.)	品种鉴定	以亚洲梨为材料,用 9 个 SSR 标记鉴别 60 个品种的亚洲梨能将 58 个品种区分开	[16]
李(<i>Prunus</i> L.)	品种鉴定	以 19 种欧李种质及其近缘种杏李、李资源为试验材料,利用 SSR 标记进行品种鉴定并构建分子身份证	[17]
	遗传多样性分析	以 95 份不同的桃品种为研究材料,用 SSR 标记对桃遗传多样性进行分析,可将桃分为扁球形和球形 2 个类群	[18]
柑橘(<i>Citrus</i> L.)	遗传多样性分析	以 20 个突尼斯柑橘品种为材料,通过 7 个 SSR 位点建立了它们的亲缘关系	[20]
葡萄(<i>Vitis</i> L.)	筛选无核基因	20 个个体被选为无籽葡萄育种研究的遗传资源,VMC7J2 标记被鉴定为与无核性状最相关的标记	[23]
	绘制遗传图谱	在 96 个个体的全同胞群体的 2 个亲本上共测试了 346 对引物,成功扩增了 310 个标记,基于 2 个群体中 245 个 SSR 标记的分离,构建了 4 个图谱	[24]
	筛选抗性基因	使用葡萄参考连锁图的 SSR 标记,在连锁群 15(LG15)上确定抗性位点的位置	[25]
猕猴桃(<i>Actinidia</i> Lindl.)	性别鉴定	利用毛花猕猴桃的基因组来开发与性别鉴定相关 SSR 标记,从中筛选出了 1 对可以鉴定毛花猕猴桃雌雄株的引物	[26]

1.4 SRAP 分子标记

相关序列扩增多态性 (Sequence related amplified polymorphism, SRAP) 标记与 RAPD 标记的原理和步骤极为相似,但 SRAP 相对于 RAPD,稳定性高,重复性好,多态性较高。董星光^[27]以黄冠和鸭梨为试材,用 SRAP 和 AFLP 标记对其抗病基因进

行分析,发现与抗黑星病相关的 1 条 SRAP 标记和 1 条 AFLP 标记,可见 SRAP 与 AFLP 可联合用于梨的抗病品种的选育。冯涛等^[28]以小白桃、津柳早红为试材,用 12 条 SRAP 引物对其早熟基因进行分析,结果表明 SRAP 标记可以用于鉴定桃成熟期芽变(表 4)。

表 4 相关序列扩增多态性 (SRAP) 分子标记在果树上的应用

Table 4 Application of sequence related amplified polymorphism (SRAP) molecular markers on fruit trees

物种(属)	功能	主要结果	参考文献
梨(<i>Pyrus</i> L.)	筛选抗病基因	以黄冠梨和鸭梨为试材,用 SRAP 标记对其抗病基因进行分析,从 120 对引物中筛选出 1 条与抗黑星病相关的 SRAP 标记	[27]
李(<i>Prunus</i> L.)	筛选早熟基因	以小白桃、津柳早红为试材用 12 条 SRAP 引物对其早熟基因进行分析,结果表明 SRAP 标记可以鉴定桃成熟期芽变	[28]
苹果(<i>Malus</i> Mill.)	筛选耐盐基因	以西府海棠和 S19 杂交组的 F ₁ 单株为试材,用 SRAP 标记对其耐盐基因进行分析,获得了 4 条与耐盐基因相关的标记	[29]
柑橘(<i>Citrus</i> L.)	遗传多样性分析	以 51 份酸橙(<i>Citrus aurantium</i>)为研究材料,用 21 个 SRAP 引物来研究其与亲本的遗传关系和多样性	[30]
葡萄(<i>Vitis</i> L.)	遗传多样性分析	以 39 个玫瑰香系葡萄品种为试材,利用 SRAP 标记技术对其遗传多样性进行分析并构建其 DNA 指纹图谱	[31]
椰子(<i>Cocos</i> L.)	遗传多样性分析	使用 SRAP 标记分析从湄公河三角洲收集的 19 个椰子品种的遗传多样性,并绘制其遗传关系	[32]

1.5 SCAR 分子标记

测序的扩增区段(Sequence characterized amplified region, SCAR)标记最初是从 RAPD 分子标记技术衍生而来的,并且重复性和特异性比 RAPD 更好。为减少农药对环境和人体的危害,选育抗病品种具有重要意义,SCAR 分子标记在果树抗病育种方面发挥着重要的作用。祁楠等^[33]以秦冠和富士

F₁代群体为试材,将苹果抗斑点落叶病相关基因的 1 个 RAPD 标记转换为 SCAR 标记(表 5)。Deng 等^[34]以柑橘为材料克隆并测序了 20 个与抗柑橘三叶草病毒基因连锁的 RAPD 片段中的 7 个,并将它们转化为 SCAR 标记。赵伟^[35]以用 8 种葡萄作为亲本的杂交后代为材料,用 SCAR 标记 SC011-914 对其白粉病抗性进行检测。

表 5 测序的扩增区段(SCAR)分子标记在果树上的应用

Table 5 Application of sequence characterized amplified region (SCAR) molecular markers on fruit trees

物种(属)	功能	主要结果	参考文献
苹果(<i>Malus</i> Mill.)	筛选抗病基因	以秦冠和富士 F ₁ 代群体为试材,将苹果抗斑点落叶病基因的 1 个 RAPD 标记转换为 SCAR 标记	[33]
柑橘(<i>Citrus</i> L.)	筛选抗病基因	克隆并测序了 20 个与抗柑橘三叶草病毒基因连锁的 RAPD 片段中的 7 个,并将它们转化 SCAR 标记	[34]
梨(<i>Pyrus</i> L.)	筛选矮化基因	以矮化梨与旺梨的杂交后代共 111 个单株为试材,获得了 1 个控制梨树矮化性状基因的 RAPD 标记 S1172-940,并转换成了 SCAR 标记	[36]
葡萄(<i>Vitis</i> L.)	筛选无核基因	利用 SCF27-2000 和 SCC8-1018 对 32 个杂种株系进行分子标记检测,其中有 17 个株系都出现了无核的 特异性条带	[37]
	筛选抗病基因	以 8 种葡萄作为亲本的杂交后代材料,用 SCAR 标记 SC011-914 对其白粉病抗性进行检测	[35]

1.6 SNP 分子标记

SNP 检测方法主要有酶切扩增多态性序列(CAPS)、单链构象多态性(SSCP)、直接测序和基因芯片等。Baldi 等^[38]通过 2 个苹果品种 Fiesta 和 Discovery 之间杂交的分离群体开发 CAPS 和 SSCP 标记,标记其抗性基因的定位,实现了克隆序列的遗传作图。SNP 多用于遗传图谱的构建。Antanaviciute 等^[39]使用来自 28 种海棠基因型的 SNP 数据为海棠开发了全基因组基因分型阵列。该阵列为

任何给定的海棠后代提供了高通量基因分型和连锁图谱开发的前景。将 2 272 个 SNP 标记的数据整合到 M432 子代的图谱中,并展示了最完整和最饱和的普米拉分枝杆菌 17 个连锁群的图谱。唐海霞等^[40]以冬枣和金丝 4 号的 F₁代 103 株群体为材料,用简化基因组测序技术(GBS)开发的 SNP 构建了 1 张包含 12 条连锁群的遗传图谱。相关研究(表 6)为果树数量性状定位、功能基因挖掘以及图位克隆等研究提供了有效的理论依据。

表 6 单核苷酸多态性(SNP)分子标记在果树上的应用

Table 6 Application of single nucleotide polymorphism (SNP) molecular markers on fruit trees

物种(属)	功能	主要结果	参考文献
苹果(<i>Malus</i> Mill.)	绘制遗传图谱	将 2 272 个 SNP 标记的数据整合到 M432 子代的图谱中,并展示了最完整和最饱和的普米拉分枝杆菌 17 个连锁群的图谱	[39]
枣(<i>Ziziphus</i> Mill.)	绘制遗传图谱	以冬枣和金丝 4 号杂交的 F ₁ 代 103 株群体为材料,用 SNP 分子标记构建了 1 张包含 12 条连锁群的遗传图谱	[40]
柑橘(<i>Citrus</i> L.)	品种鉴定	利用 SNP 分子标记区分 Haryejosaeng 与其他 7 个温州蜜柑品种的 DNA 序列差异	[41]
葡萄(<i>Vitis</i> L.)	筛选抗虫基因	SNP 标记可用于葡萄对爪哇根结线虫抗性基因(<i>MJRI</i>)的标记辅助选择	[42]
龙眼(<i>Dimocarpus</i> Lour.)	绘制遗传图谱	以 200 株凤梨朵和大乌圆的杂交后代 F ₁ 作为作图群体,利用 RAD-seq 技术开发 SNP 分子标记构建遗传图谱	[43]

2 果树遗传图谱构建概况

分子标记已被广泛用于构建遗传图谱,遗传图谱是基于遗传距离的图谱,它反映的是不同基因座

之间的遗传距离和连锁程度。目前,大量分子标记如 SNP、SCAR、SSR、AFLP、SRAP 等被用于果树遗传作图。Wu 等^[44]以八月红和砀山酥梨杂交的 102 个梨 F₁代单株为作图群体,用 SNP 与 SSR 整合构建

了梨的高密度连锁图谱,该图谱是用快速和稳健的限制性相关 DNA 测序技术(RADseq)绘制的。连锁图谱由 SNP 标记和 SSR 标记组成,共3 241个标记,跨度为2 243.4 cM,平均标记距离为 0.70 cM。刘更森^[45]以富士和金冠杂交的 F₁代 122 个单株为作图群体,选用已开发的 SNP,结合 SSR 标记构建了苹

果遗传图谱。以杧果金黄和贵妃杂交的 98 株 F₁代植物为作图群体,用 SRAP、AFLP 和 ISSR 分子标记进行作图,该图谱由 33 个连锁群组成,总遗传距离为1 561.1 cM^[46]。已构建遗传图谱的果树品种见表 7。

表 7 果树遗传图谱构建概况

Table 7 Overview of fruit tree genetic mapping construction

物种 (属的拉丁名)	作图亲本	标记类型	群体大小 (株)	连锁群数量 (个)	参考文献
苹果(<i>Malus</i> Mill.)	富士×坂田津轻	SNP	150	17	[47]
	蜜脆×秦冠	SNP	350	34	[48]
	富士×金冠	SNP, SSR	122	17	[45]
梨(<i>Pyrus</i> L.)	崇化大梨×新世纪梨	SSR, SRAP, ISSR	210	14	[49]
	红茄梨×晚秀梨	SNP, SSR	161	17	[50]
	八月红×砀山酥梨	AFLP, SRAP, SSR	97	17	[51]
李(<i>Prunus</i> L.)	黄水蜜×中油桃 14 号	SNP	86	8	[52]
	红垂枝×白花山碧	SSR, AFLP, SRAP	52	11	[53]
柑橘(<i>Citrus</i> L.)	梨橙 2 号×晚蜜 2	SSR, COS	80	10	[54]
	Murcott 橘橙×Pêra 甜橙	AFLP	87	9	[55]
	Cravo 橘×Pêra 甜橙	RAPD	94	12	[56]
葡萄(<i>Vitis</i> L.)	赤霞珠×左优红	SNP, SSR	181	19	[57]
枣(<i>Ziziphus</i> Mill.)	JMS2×邢 16	SNP	167	12	[58]
	冬枣×金丝 4 号	SNP, SSR	111	12	[59]
荔枝(<i>Litchi</i> Sonn.)	马贵荔×焦核三月红	RAPD, SRAP, AFLP	76	20	[60]
芒果(<i>Mangifera</i> L.)	金黄×贵妃	SRAP, AFLP, ISSR	98	33	[46]
龙眼(<i>Dimocarpus</i> Lour.)	凤梨朵×大乌圆	RAPD, ISSR, SRAP, AFLP	94	21	[61]

SNP:单核苷酸多态性;SSR:简单序列重复;SRAP:相关序列扩增多态性;ISSR:简单重复序列区间;AFLP:扩增片段长度多态性;COS:保守直系同源序列;RAPD:随机扩增多态性 DNA。

3 QTL 基因定位在果树育种中的应用

通常没有一种基因能唯一决定某些性状,一般一组基因作为一个整体控制着某一特性。与特定数量性状相关的基因所在的基因组区域称为 QTL,即数量性状位点。自从分子标记出现以来,研究人员和育种人员一直致力于识别与这些 QTL 相关的功能标记,在果树的重要性状 QTL 定位和分子标记辅助育种等方面均取得较好的成果,如果树生长发育、果实的品质、抗逆性的强弱等。前人已对苹果、梨、柑橘等多种果树的生长发育特性(开花、生根能力、矮化等)、果实品质(质量、大小、颜色、硬度、风味等)、抗生物胁迫、抗非生物胁迫(耐盐碱、抗干旱、

抗寒等)等重要农艺性状进行分析,有助于培育特定目标性状的果树品种。

3.1 与苹果相关的 QTL

苹果 QTL 的鉴定集中于其主要农艺性状[如矮化、果实品质(包括果实质量、果实大小、果实颜色以及果肉的糖酸含量)、苹果的抗逆性(抗寒、抗旱、耐盐碱等)]。Foster 等^[62]对 41 份 M93Robusta5(非矮化)与 Braeburn 接穗嫁接的砧木群体的 QTL 进行分析,结果表明,连锁群 LG5 上的一个主要 QTL 对接穗的矮化有显著影响。Zheng 等^[63]用来自海棠、红富士、金冠、乔纳森家系 9 422 株苹果 F₁代杂交种为试材,检测得到 9 个与苹果果皮颜色遗传变异有关的微效 QTL(表 8)。孙瑞^[64]以红玉、金冠以及红

玉和金冠的 F_1 代杂交群体 297 株苹果为试材, 对其品质性状进行 QTL 定位, 共得到 12 个 QTL 位点。

3.2 与梨相关的 QTL

迄今, QTL 定位在梨的研究上取得了一定的成果。赵亚楠^[65] 利用苹果梨和八月红 150 株 F_1 代材料对 14 个果实品质性状进行基因定位分析, 共获得 28 个 QTL 位点, 其中与单果质量相关的 QTL 位点有 5 个、与果心大小相关的 QTL 位点有 2 个、与果肉硬度相关的 QTL 位点有 3 个、与果实横径相关的 QTL 位点有 6 个、与果梗长度相关的 QTL 位点有 1 个、与可溶性固形物含量相关的 QTL 位点有 6 个、与可滴定酸含量相关的 QTL 位点有 2 个, 共扫描到 2 266 个基因。Sun 等^[66] 以 131 个亚洲梨和欧洲梨为试验材料, 在已被鉴定的病害相关 QTL 区域中找到 41 个核苷酸结合位点 (NBS) 编码基因 (表 9)。

表 8 苹果相关的数量性状座位 (QTL)

Table 8 Quantitative trait locus (QTL) related to apple

亲本	功能	群体大小 (株)	QTL 数量 (个)	参考文献
Malling9 × Robusta5	标记矮化的位点	41	6	[62]
海棠、红富士、金冠、乔纳森	标记果皮颜色的位点	9 422	9	[63]
红玉×金冠	标记果实质量的位点	297	2	[64]
红玉×金冠	标记果实酸度的位点	297	6	[64]
红玉×金冠	标记糖含量的位点	297	2	[64]
红玉×金冠	标记抗病的位点	534	29	[67]
Baleng Crab×M9	标记耐盐碱的位点	3 258	42	[68]
<i>Malus domestica</i> × <i>M. asiatica</i>	标记果肉硬度的位点	2 664	32	[69]
<i>Malus domestica</i> × <i>M. asiatica</i>	标记果肉脆度的位点	2 664	30	[69]
Fortune×Murcott	标记苹果酸的位点	1 463	8	[70]
秦冠×蜜脆	标记抗旱的位点	350	55	[71]

3.3 与柑橘相关的 QTL

通过分子标记构建柑橘的遗传连锁图谱可以获得果实发育等农艺性状和应答逆境胁迫的 QTL。罗艾等^[72] 以晚蜜 2 号和梨橙 2 号的 94 株 F_1 代材料为群体, 进行 QTL 定位分析, 发现 4 个与果实质量相关的 QTL 定位, 7 个与果实大小相关的 QTL 定位。马喜军^[73] 以晚蜜 2 号和梨橙 2 号的 350 株 F_1 代材料对柑橘抗寒性相关的 QTL 进行定位, 得到 7 个与柑橘抗寒性相关的 QTL, 分布于 4 个连锁群

上, 分别为 LW1、LW2、LW3 和 LW8。Huang 等^[74] 对甜橙×枳橙属间杂交的 170 株 F_1 代进行基因分型分析, 在积遗传图谱上鉴定到 4 个与柑橘黄龙病相关的 QTL (表 10)。

表 9 梨相关的数量性状座位 (QTL)

Table 9 Quantitative trait locus (QTL) related to pear

亲本	功能	群体大小 (株)	QTL 数量 (个)	参考文献
苹果梨×八月红	标记果实大小的位点	150	6	[65]
苹果梨×八月红	标记果肉硬度的位点	150	3	[65]
苹果梨×八月红	标记可溶性固形物的位点	150	6	[65]
苹果梨×八月红	标记可滴定酸的位点	150	2	[65]
苹果梨×八月红	标记果实质量的位点	150	5	[65]
亚洲梨×欧洲梨	标记抗病的位点	131	41	[66]
八月红×砀山酥梨	标记果实质量的位点	102	2	[75]
八月红×砀山酥梨	标记果实大小的位点	102	2	[75]

表 10 柑橘相关的数量性状座位 (QTL)

Table 10 Quantitative trait locus (QTL) related to citrus

亲本	功能	群体大小 (株)	QTL 数量 (个)	参考文献
晚蜜 2 号×梨橙 2 号	标记果实质量的位点	94	4	[72]
晚蜜 2 号×梨橙 2 号	标记果实大小的位点	94	7	[72]
梨橙 2 号×晚蜜 2 号	标记抗寒的位点	350	7	[73]
甜橙×枳橙	标记抗病的位点	170	4	[74]
红橘×枳壳	标记果肉色泽的位点	79	2	[76]
Fortune×Murcott	标记挥发性物质的位点	116	206	[77]
Trifoliata × Cleopatra mandarin	标记耐盐碱的位点		98	[78]

3.4 与其他果树相关的 QTL

除常见果树外, 其他果树重要性状相关的 QTL 定位研究也取得了很大进展。Cirilli 等^[79] 评估 133 份桃种质, 定位到 1 个可以推迟桃花期的 QTL。鲍荆凯^[80] 用 JMS2 和交城 5 号枣的 150 株 F_1 代材料对其 QTL 定位进行分析, 共获得 104 个 QTL 位点, 其中与果实大小相关的 QTL 位点 57 个、与果实糖组分相关的 QTL 位点 17 个、与果实酸组分相关的 QTL 位点 30 个。刘春燕^[81] 以桂海 4 号和山梨猕猴桃的杂交后代开展 QTL 定位研究, 共检测到 44 个 QTL 位点, 其中与果实质量相关的 QTL 位点 7 个, 与果实横纵径相关的 QTL 位点 21 个。史晓畅^[82] 以

山东大绵球和新宾软籽山楂的 130 株杂交 F_1 代为材料,检测到 2 个与单果质量相关的 QTL 位点,6 个与果皮穿刺硬度相关的 QTL 位点,3 个与果实大小相关的 QTL 位点,5 个与果皮脆性相关的 QTL 位点,5 个与果肉平均硬度相关的 QTL 位点。这些研究(表 11)不仅丰富了果树的遗传学研究,也为果实品质及果树抗逆的遗传机制和育种研究提供了理论基础。

4 展望

在果树的品种鉴定、辅助育种(早熟、无核、矮化、品质以及抗性)、遗传图谱的构建和农艺性状基因定位等方面,DNA 分子标记被广泛应用。DNA 分子标记技术种类多样,大致可分为三类。第一类:以电泳技术和分子杂交技术为核心的分子标记技术,如 RFLP;第二类:以 DNA 聚合酶链式反应(Polymerase chain reaction,PCR)为基础的分子标记技术,包括 RAPD、SSR、SCAR 等;第三类:以 DNA 测序为核心的分子标记技术,如 SNP 标记^[83]。RFLP 具有共显性且不需要先验序列信息,但它耗时长,需要大量纯 DNA,价格也比较昂贵^[84]。RAPD 操作简单,所需 DNA 量少,多态显性,但需要高度纯化的

DNA 并且再现性低。DNA 的数量和质量、PCR 缓冲液、氯化镁浓度、退火温度和 *Taq* DNA 聚合酶是影响 RAPD 标记再现性的一些重要因素^[85]。AFLP 标记将 RFLP 和 PCR 技术结合在一起,先对 DNA 进行消化,然后进行 PCR。AFLP 标记物具有低成本,并且不需要先前的序列信息。在 AFLP 中,既可以使用高质量的 DNA,也可以使用部分降解的 DNA,但是,该 DNA 不能含有任何限制性内切酶或 PCR 抑制剂^[86]。相较于 RFLP、RAPD、AFLP 等分子标记,SSR 标记具有多态性检出率高、基因组中分布广泛、结果稳定可靠等特点,是检测品种真实性、分析品种间遗传差异以及鉴定纯度的理想标记^[87]。SNP 可以提供最简单和最大数量的标记。SNP 在植物和动物中大量存在^[88-91],植物中的 SNP 频率为每 100~300 bp 中有 1 个 SNP。SNP 成本低,在基因组中广泛分布,无需先验序列信息,再现性高,共显性标记,但其开发成本较高。人们基于不同的等位基因识别技术和检测平台已经开发了大量的 SNP 基因分型方法,其中,RLFP(SNP-RFLP)是最简单的方法,CAPS 标记技术也可以应用于 SNP 检测^[92]。分子标记种类繁多,功能优势也有所不同,根据试验的目的选择合适的分子标记有助于解决具体问题。

表 11 与其他果树相关的数量性状座位(QTL)

Table 11 Quantitative trait locus (QTL) related to other fruit trees

物种(属)	亲本	功能	群体大小(株)	QTL 数量(个)	参考文献
李(<i>Prunus</i> L.)		标记开花的位点	133	1	[79]
枣(<i>Ziziphus</i> Mill.)	JMS2×交城 5 号	标记果实大小的位点	150	57	[80]
	JMS2×交城 5 号	标记果实糖组分的位点	150	17	[80]
	JMS2×交城 5 号	标记果实酸组分的位点	150	30	[80]
猕猴桃(<i>Actinidia</i> Lindl.)	桂海 4 号×山梨猕猴桃	标记果实质量的位点	174	7	[81]
	桂海 4 号×山梨猕猴桃	标记果实大小的位点	174	21	[81]
山楂(<i>Crataegus</i> L.)	山东大绵球×新宾软籽	标记果实质量的位点	130	2	[82]
	山东大绵球×新宾软籽	标记果实大小的位点	130	3	[82]
	山东大绵球×新宾软籽	标记果皮硬度的位点	130	6	[82]
	山东大绵球×新宾软籽	标记果肉脆度的位点	130	5	[82]
葡萄(<i>Vitis</i> L.)	赤霞珠×左优红	标记抗寒的位点	181	8	[93]
枣(<i>Ziziphus</i> Mill.)	Davis×Georgia Belle	标记抗寒的位点	211	12	[94]

为同时提高育种效率、缩短育种周期,寻找与农艺性状密切相关的分子标记至关重要。分子标记辅助育种(MAS)的优势可以体现在以下 3 个方面。一、允许提前选择。在育种中,有些性状需要特定的生长环境和一定的生长周期。二、同一性状利用多个等位

基因。在不同的育种材料中,可能存在多个基因影响同一性状(如抗病性和品质),利用表型很难识别这些等位基因。三、允许同时选择多个性状。所选单株或品系不仅要在单株抗病、品质、产量等方面表现良好,综合性状也要相对较好。因此,有必要对育种的种群

中每个目标性状逐一进行识别和筛选。以往的研究大多将目的基因的分子标记与育种工作分离,不能很好地应用于实际。今后分子标记技术的发展将与传统育种相结合,使其尽快为育种工作服务。这有助于提高果树作物育种效率,加快育种发展进程。

参考文献:

- [1] KATULA-DEBRECENI D, LENCSES A K, SZOKE A, et al. Marker-assisted selection for two dominant powdery mildew resistance genes introgressed into a hybrid grape population[J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 126(4): 448-453.
- [2] TARTARINI S. RAPD markers linked to the *Vf* gene for scab resistance in apple[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 803-810.
- [3] 杨亚州,王跃进,张剑侠,等. 中国葡萄属野生种抗旱基因的分子标记及遗传分析[J]. *园艺学报*, 2007, 34(5): 1087-1092.
- [4] 余智城,何雪娇,林秀香,等. 琯溪蜜柚芽变种质遗传多样性的 RAPD 分析[J]. *福建热作科技*, 2022, 47(3): 38-41.
- [5] RAJAPAKSE S, BELTHOFF L E, HE G, et al. Genetic linkage mapping in peach using morphological, RFLP and RAPD markers[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90(3/4): 503-510.
- [6] WARBURTON M L, BECERRA-VELÁZQUEZ V L, GOFFRED A J C, et al. Utility of RAPD markers in identifying genetic linkages to genes of economic interest in peach[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93(5/6): 920-925.
- [7] 黄哈达,杨静慧,龚无缺,等. 7 个樱桃品种亲缘关系的 RAPD 分析[J]. *天津农学院学报*, 2018, 25(1): 5-8.
- [8] HIMABINDU A, RAJASEKHAR M. Characterization of traditional mango germplasm of coastal Andhra Pradesh using RAPD markers[J]. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 2021, 12(4): 1261-1267.
- [9] 董美超,杨帆,李进学,等. 90 份鳄梨种质资源 AFLP 遗传多样性分析[J]. *福建农业学报*, 2020, 35(1): 13-19.
- [10] LAI C W, LIN Y L, ZHOU X J, et al. AFLP and MSAP analysis of 'Lane Late' navel orange and its bud sport pumpkin-like navel orange[J]. *Plant Diseases and Pests*, 2022, 13(1): 20-25.
- [11] 王晓英,郭廷松,王新花,等. 4 个苹果品种 AFLP 分子标记研究[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2018, 49(1): 90-93.
- [12] 王平,唐小浪,马培怡,等. 辐射诱变和芽变柑橘品种(系)的 AFLP 分析[J]. *果树学报*, 2012, 29(1): 130-134.
- [13] 赖春旺,周小娟,米兰芳,等. 脐橙早熟芽变及其早熟性状回复型材料 AFLP 和 MSAP 分析[J]. *果树学报*, 2022, 39(8): 1346-1357.
- [14] 张慧,张世鑫,吴绍华,等. 猕猴桃属 33 份种质资源 AFLP 遗传多样性分析[J]. *生物学杂志*, 2018, 35(2): 29-33.
- [15] 王立新,张小军,史星雲,等. 苹果栽培品种 SSR 指纹图谱的构建[J]. *果树学报*, 2012, 29(6): 971-977.
- [16] KIMURA T, SHI Y Z, SHODA M, et al. Identification of asian-pear varieties by SSR analysis[J]. *Breeding Science*, 2002, 52(2): 115-121.
- [17] 刘国彬,姚砚武,曹均. 利用荧光 SSR 标记构建欧李种质分子身份证[J]. *东北林业大学学报*, 2022, 50(10): 10-17.
- [18] 魏姗姗,杨敏生,梁海永. 桃品种遗传多样性 SSR 分析[J]. *耕作与栽培*, 2022, 42(1): 1-5, 9.
- [19] 胡光明,张琼,韩飞,等. 猕猴桃属植物通用型 SSR 分子标记引物的筛选及应用[J]. *中国农业科学*, 2022, 55(17): 3411-3425.
- [20] MAHJBI A, OUESLAT I A, BARAKET G, et al. Assessment of genetic diversity of Tunisian orange, *Citrus sinensis* (L.) osbeck using microsatellite (SSR) markers[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2016, 15(2): 1-12.
- [21] 王雷存,樊红科,高华,等. 苹果酸度基因 (*Ma*) SSR 标记及遗传分析[J]. *园艺学报*, 2012, 39(10): 1885-1892.
- [22] 寿园园. 苹果抗褐斑病性遗传分析与 SSR 分子标记[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2009.
- [23] AKKURT M, ÇAKIR A, SHIDFAR M, et al. Using SCC8, SCF27 and VMC7f2 markers in grapevine breeding for seedlessness via marker assisted selection[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2012, 11(3): 2288-2294.
- [24] ADAM-BLONDON A F, ROUX C, CLAUX D, et al. Mapping 245 SSR markers on the *Vitis vinifera* genome: a tool for grape genetics[J]. *Theoretische and Angewandte Genetik*, 2004, 109(5): 1017-2227.
- [25] KUCZMOG A, GALAMBOS A, HORVÁTH S, et al. Mapping of crown gall resistance locus *Reg1* in grapevine[J]. *Theoretische and Angewandte Genetik*, 2012, 125(7): 1565-1574.
- [26] 刘嘉艺,岳俊阳,刘永胜. 基于毛花猕猴桃基因组型的性别相关 SSR 分子标记的开发[J]. *合肥工业大学学报(自然科学版)*, 2022, 45(8): 1135-1138, 1146.
- [27] 董星光. 梨抗黑星病基因的分子标记研究[D]. 北京:中国农业科学院, 2009.
- [28] 冯涛,刘娟,华夏雪. 利用 SSR, SRAP 分子标记鉴定桃早熟芽变[J]. *江苏农业科学*, 2017, 45(6): 42-44.
- [29] 孙叶红,张媛,李中勇,等. 苹果砧木耐盐性基因 SRAP 标记的鉴定及序列分析[J]. *华北农学报*, 2015, 30(2): 59-63.
- [30] POLAT I, KACAR Y A, YESILOGLU T, et al. Molecular characterization of sour orange (*Citrus aurantium*) accessions and their relatives using SSR and SRAP markers[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2012, 11(3): 3267-3276.
- [31] 尚晓星,张安世,刘莹,等. 玫瑰香系葡萄种质资源 SRAP 遗传多样性分析及指纹图谱构建[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(6): 1916-1922.
- [32] XUAN D T K, NGUYEN Q T, KHANG N H M, et al. Molecular characterization of coconut (*Cocos nucifera* L.) varieties in Vietnam using sequence-related amplified polymorphism (SRAP) markers[J]. *Biologia*, 2022, 77(11): 183-191.
- [33] 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.
- [34] DENG Z N, XIAO S Y, HUANG S L, et al. Development and characterization of SCAR markers linked to the citrus tristeza virus resistance gene from *Poncirus trifoliata*[J]. *Genome*, 1997, 40(5): 697-704.
- [35] 赵伟. 葡萄抗白粉病分子标记对胚挽救幼苗辅助筛选研究[D]. 太原:山西农业大学, 2019.
- [36] 贾彦利, 王彩虹, 田义轲, 等. 梨矮化基因 *pcDw* 的一个 SCAR 标记[J]. 园艺学报, 2007, 34(6): 1531-1534.
- [37] 屈田田, 张剑侠, 骆强伟, 等. 无核葡萄抗寒抗病胚挽救育种应用研究[J]. 果树学报, 2017, 34(2): 157-165.
- [38] BALDI P, PATOCCHI A, ZINI E, et al. Cloning and linkage mapping of resistance gene homologues in apple[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109(1): 231-239.
- [39] ANTANAVICIUTE L, FERNÁNDEZ-FERNÁNDEZ F, JANSEN J, et al. Development of a dense SNP-based linkage map of an apple rootstock progeny using the *Malus* Infinium whole genome genotyping array[J]. *BMC Genomics*, 2012, 13(1): 203.
- [40] 唐海霞, 高瑞, 王中堂, 等. 基于 SNP 标记的枣高密度遗传连锁图谱重新构建[J]. 园艺学报, 2021, 48(11): 2275-2285.
- [41] 胡安琪. 基于 SNP 的桃金娘种质资源遗传多样性研究[D]. 湛江:广东海洋大学, 2020.
- [42] SMITH H M, SMITH B P, MORALES N B, et al. SNP markers tightly linked to root knot nematode resistance in grapevine (*Vitis cinerea*) identified by a genotyping-by-sequencing approach followed by Sequenom MassARRAY validation[J]. *PLoS One*, 2017, 13(2): 1-25.
- [43] 张晨晨, 王佳卉, 刘丽琴, 等. 龙眼 SNP 高密度遗传图谱的构建及单果质量 QTL 定位[J]. 中国南方果树, 2022, 51(2): 89-96.
- [44] WU J, LI L T, LI M, et al. High-density genetic linkage map construction and identification of fruit-related QTLs in pear using SNP and SSR markers[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 5771-5781.
- [45] 刘更森. 苹果 SSR 和 SNP 标记开发及在遗传图谱构建和品种鉴定中的应用[D]. 长沙:湖南农业大学, 2018.
- [46] DANG Z G, CHEN Y Y. Construction of a genetic linkage map of mango based on SRAP, AFLP and ISSR markers[J]. *Agricultural Biotechnology*, 2017, 6(6): 9-16.
- [47] 张朝红, 陈东玫, 杨凤秋, 等. 苹果 SLAF 图谱构建及果锈基因 QTL 分析[J]. 华北农学报, 2019, 34(5): 37-44.
- [48] 杨南祥. ‘秦冠’和‘蜜桃’遗传图谱的再构建及苹果抗炭疽叶枯病主效基因的定位[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2022.
- [49] 王文魁, 曾斌, 李疆, 等. ‘新世纪梨’×‘崇化大梨’F1 代分子遗传连锁图谱的构建[J]. 中国农学通报, 2014, 30(28): 116-121.
- [50] WANG L, LI X G, WANG L, et al. Construction of a high-density genetic linkage map in pear (*Pyrus communis* × *Pyrus pyrifolia*) using SSRs and SNPs developed by SLAF-seq[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 21(8): 198-204.
- [51] ZHANG R P, WU J, LI X G, et al. An AFLP, SRAP, and SSR genetic linkage map and identification of QTLs for fruit traits in pear (*Pyrus* L.) [J]. *Plant Molecular Biology Reports*, 2013, 31(3): 678-687.
- [52] 连晓东. 基于高密度遗传图谱的桃重要性状基因定位及其形成机制研究[D]. 郑州:河南农业大学, 2019.
- [53] 曹珂, 王力荣, 朱更瑞, 等. 桃遗传图谱的构建及两个花性状的分子标记[J]. 园艺学报, 2009, 36(2): 179-186.
- [54] 王炯. 基于 COS Marker 构建柑橘连锁图谱及作图群体的光合特性研究[D]. 重庆:西南大学, 2017.
- [55] CARLOS D O A, BASTIANEL M, CRISTOFANIYALY M, et al. Development of genetic maps of the citrus varieties ‘Murcott’ tangor and ‘Pera’ sweet orange by using fluorescent AFLP markers[J]. *Journal of Applied Genetics*, 2007, 48(3): 219-231.
- [56] OLIVEIRA R P D, CRISTOFANI M, VILDOSO C I A, et al. Genetic linkage maps of ‘Pêra’ sweet orange and ‘Cravo’ mandarin with RAPD markers[J]. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 2004, 39: 159-165.
- [57] 邢开阳. 基于高密度遗传图谱构建的葡萄抗寒性 QTL 定位及候选基因筛选研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2019.
- [58] 仇倩倩. ‘JMS2’×‘邢16’杂交后代高密度遗传图谱构建及果实大小相关性状的 QTL 定位[D]. 阿拉尔:塔里木大学, 2021.
- [59] 王中堂. 枣高密度遗传连锁图谱构建与农艺性状 QTL 定位[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2020.
- [60] 赵玉辉, 郭印山, 胡又厘, 等. 应用 RAPD、SRAP 及 AFLP 标记构建荔枝高密度复合遗传图谱[J]. 园艺学报, 2010, 37(5): 697-704.
- [61] 郭印山, 赵玉辉, 刘朝吉, 等. 利用多种分子标记构建龙眼高密度分子遗传图谱[J]. 园艺学报, 2009, 36(5): 655-662.
- [62] FOSTER T M, CELTON J M, CHAGNÉ D, et al. Two quantitative trait loci Dw1 and Dw2, are primarily responsible for rootstock-induced dwarfing in apple [J]. *Horticulture Research*, 2015, 2(15001): 1-9.
- [63] ZHENG W, SHEN F, WANG W Q, et al. Quantitative trait loci-based genomics-assisted prediction for the degree of apple fruit cover color[J]. *The Plant Genome*, 2020, 13(3): 1-18.
- [64] 孙瑞. 苹果高密度遗传连锁图谱构建与重要果实品质性状 QTL 定位[D]. 北京:中国农业大学, 2015.
- [65] 赵亚楠. 梨高密度遗传连锁图谱构建及果实品质性状的基因定位[D]. 北京:中国农业科学院, 2019.
- [66] SUN M Y, ZHANG M Y, SINGH J, et al. Contrasting genetic variation and positive selection followed the divergence of NBS-encoding genes in Asian and European pears [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 809-821.
- [67] 崔钱沙, 庄艳, 申飞, 等. 苹果果实轮纹病抗病性 QTL 定位及相关基因的初步预测[J]. 果树学报, 2014, 31(5): 793-800.
- [68] LIU J, SHEN F, XIAO Y M, et al. Genomics-assisted prediction of salt and alkali tolerances and functional marker development in apple rootstocks[J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 550-559.
- [69] WU B, SHEN F, WANG X, et al. Role of MdERF3 and

- MdERF118 natural variations in apple flesh firmness/crispness re-tainability and development of QTL-based genomics-assisted pre-diction[J]. *Plant Biotechnol*, 2021, 19(5):1022-1037.
- [70] YU Y, BAI J H, CHEN C X, et al. Identification of QTLs control-ling aroma volatiles using a 'Fortune' × 'Murcott' (*Citrus reticu-lata*) population[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18(1):646-662.
- [71] 王海波. 干旱条件下苹果水分利用效率相关性状的 QTL 定位和候选基因的筛选与鉴定[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2018.
- [72] 罗 艾, 龚桂芝, 彭祝春, 等. 柑橘果实大小与质量的遗传分析和数量性状位点定位[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2021, 47(6):719-728.
- [73] 马喜军. 柑橘遗传图谱的延伸加密以及抗寒性遗传分析和 QTL 定位[D]. 重庆:西南大学, 2012.
- [74] HUANG M, ROOSE M L, YU Q, et al. Construction of high-den-sity genetic maps and detection of QTLs associated with Huan-glongbing tolerance in citrus[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:1694-1735.
- [75] WU J, LI L T, LI M, et al. High-density genetic linkage map con-struction and identification of fruit-related QTLs in pear using SNP and SSR markers[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20):5771-5781.
- [76] 汤雨晴. 柑橘果肉色泽的遗传研究及类胡萝卜素含量的 QTL 定位[D]. 武汉:华中农业大学, 2018.
- [77] YU Y, BAI J H, CHEN C X, et al. Identification of QTLs control-ling aroma volatiles using a 'Fortune' × 'Murcott' (*Citrus reticu-lata*) population[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18(1):646-662.
- [78] RAGA V, INTRIGLIOLO D S, BERNET G P, et al. Genetic a-nalysis of salt tolerance in a progeny derived from the citrus root-stocks cleopatra mandarin and trifoliate orange[J]. *Tree Genetics*, 2016, 12(3):34-50.
- [79] CIRILLI M, GATTOLIN S, CHIOZZOTTO R, et al. The Di2/pet variant in PETALOSA gene underlies a major heat requirement-re-lated QTL for blooming date in peach (*P. persica* L. Batsch)[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2021, 62(2):356-365.
- [80] 鲍荆凯. 'JMS2' × '交城 5 号' 枣杂交后代高密度遗传图谱构-建及果实大小、糖酸性状的 QTL 定位[D]. 阿拉尔:塔里木大-学, 2022.
- [81] 刘春燕. 猕猴桃种间高密度遗传图谱的构建及果实性状 QTLs 定位[D]. 武汉:中国科学院研究生院(武汉植物园), 2016.
- [82] 史晓畅. 山楂高密度分子遗传图谱的构建及部分果实性状的 QTL 定位分析[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2019.
- [83] 王志伟. 分子标记辅助选择构建棉花种间单片段代换系及其遗传评价[D]. 武汉:华中农业大学, 2009.
- [84] MADHUMATI B. Potential and application of molecular markers techniques for plant genome analysis[J]. *International Journal of Pure Applied Bioscience*, 2014, 2(1):169-188.
- [85] WOLFF K, SCHOEN E D, PETERS-VAN R J. Optimizing the generation of random amplified polymorphic DNAs in chrysanthemum[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 86(8):1033-1037.
- [86] LYNCH M, WALSH B. Genetics and analysis of quantitative traits [J]. *American Journal of Human Biology*, 1999, 11(6):548-549.
- [87] 周 燃, 甘 泉, 林翠香, 等. 安徽地区主栽粳(糯)稻品种遗传多样性分析及 DNA 指纹图谱构建[J]. *生物学杂志*, 2023, 40(1):46-51.
- [88] 刘 欣, 程 瑞, 徐兵划, 等. 基于 KASP 技术的 SNP 标记用于西瓜品种指纹图谱构建和种子纯度检测[J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(5):1348-1356.
- [89] 胡小文, 孔 冉, 刘 洋, 等. 利用转录组测序开发甘蔗 SNP 分-子标记[J]. *南方农业学报*, 2022, 53(9):2527-2536.
- [90] 教忠意, 田雪瑶, 郑纪伟, 等. 灌木柳耐盐 SNP 位点的快速鉴定与标记开发[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2023, 47(5):107-113.
- [91] 王泽涵, 于文涛, 樊晓静, 等. 利用 SNP 标记构建漳州南部茶树种质资源的分子身份证[J]. *江苏农业科学*, 2022, 50(18):284-289.
- [92] MUHAMMAD A N, MUHAMMAD A N, MUHAMMAD Q S, et al. DNA molecular markers in plant breeding: current status and recent advancements in genomic selection and genome editing[J]. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2018, 32(2):261-285.
- [93] 邢卉阳. 基于高密度遗传图谱构建的葡萄抗寒性 QTL 定位及候选基因筛选研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2019.
- [94] OGUNDIWIN E A, PEACE C P, GRADZIEL T M, et al. A fruit quality gene map of *Prunus*[J]. *BMC Genomics*, 2009, 8(10):587-600.

(责任编辑:陈海霞)