

湿加松亲本间SNP遗传距离与生长性状杂种优势关系研究

李义良^{1,2} 赵奋成^{1,2} 刘 阳^{1,2} 钟岁英³ 林昌明³ 谭志强³
李福明³ 廖仿炎^{1,2} 吴惠姗^{1,2} 郭文冰^{1,2} 王 哲^{1,2}

(1. 广东省森林培育与保护利用重点实验室, 广州 510520; 2. 广东省林业科学研究院, 广州 510520; 3. 广东省台山市红岭种子园, 台山 529200)

摘 要 通过估算湿加松亲本间SNP位点遗传距离, 以有效预测杂交后代的树高、胸径、材积杂种优势, 为分子辅助选配设计育种提供参考。利用SLAF-seq技术对131个湿加松亲本种质资源进行测序, 获得有效的SNP标记; 基于SNP位点信息, 利用MEGA5.0软件估算13个湿加松亲本间遗传距离, 并进行聚类分析, 同时利用SPSS软件分析13个杂交组合生长性状杂种优势与SNP遗传距离的相关性。SLAF-seq共获得53 952个多态性SLAF标签, 96 736个有效SNP标记; 湿加松亲本间遗传距离介于0.425 1~0.490 6, 亲本间SNP遗传距离与树高、胸径、材积生长性状杂种优势相关系数分别为0.680、0.648、0.624, 均达到显著正相关水平。SLAF-seq技术可提供海量SNP位点, 根据海量SNP位点信息可估算湿加松亲本间遗传距离, 以有效预测树高、胸径、材积杂种优势。

关键词 湿加松; SNP标记; 遗传距离; 杂种优势

中图分类号: S791.246 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2021.05.012

Relationship Between Parental Genetic Distance and Heterosis of Growth Traits in *Pinus elliottii* × *P. caribaea* var. *Hondurensis* Based on SNP marker

LI Yi-Liang^{1,2} ZHAO Fen-Cheng^{1,2} LIU Yang^{1,2} ZHONG Sui-Ying³ LIN Chang-Ming³ TAN Zhi-Qiang³
LI Fu-Ming³ LIAO Fang-Yan^{1,2} WU Hui-Shan^{1,2} GUO Wen-Bin^{1,2} WANG Zhe^{1,2}

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization, Guangzhou 510520; 2. Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520; 3. Taishan Hongling Seed Orchard, Taishan 529200)

Abstract Using SNP loci to estimate the genetic distance between the parents of *Pinus elliottii* × *P. caribaea*, and effectively predicting the heterosis of tree height, diameter at breast height (DBH) and timber volume in their hybrids, which provides a reference for molecular marker-assisted mating design and breeding. Using SLAF-seq technology to sequence and analyze the DNAs of 131 germplasm resources from the parents of *P. elliottii* × *P. caribaea*, and valid SNP markers were obtained. Based on these SNP loci, the genetic distances between 13 parents of *P. elliottii* × *P. caribaea* were estimated by using MEGA 5.0 software, and cluster analysis were performed. The heterosis of the growth traits and the correlation between heterosis and SNP genetic distance of the 13 cross combinations were analyzed and calculated by using SPSS software. A total of 53 952 polymorphic SLAF tags and 96 736 valid SNP markers were obtained by SLAF-seq. The genetic distance between the parents of *P. elliottii* × *P. caribaea* was arranged from 0.425 1 – 0.490 6, and the correlation coefficients between SNP genetic distance of the parents and heterosis of their hybrids in tree height, DBH and timber volume were 0.680, 0.648 and 0.624, respectively. All three correlation coefficients reached a significantly positive correlation level. Utilizing SLAF-seq technology can obtain massive SNP loci. Based on these SNPs, the genetic distance between parents of *P. elliottii* × *P. caribaea* can be estimated, and the

基金项目: 广东省林业科技创新项目(2019KJ CX019)

* 第一作者简介: 李义良(1979—), 男, 博士, 主要从事林木遗传育种方面的研究。

收稿日期: 2020-05-21

Foundation item: This study was funded by the Guangdong Forestry Science and Technology Innovation Program (2019KJ CX019)

First author introduction: LI Yi-Liang (1979—), male, doctor, forest tree genetics and breeding.

Received date: 2020-05-21

heterosis of tree height, DBH and timber volume in the hybrids can be effectively predicted.

Key words *Pinus elliottii* × *P. caribaea*; SNP marker; genetic distance; heterosis

湿加松(*Pinus elliottii* × *Pinus caribaea*)是湿地松(*P. elliottii* Engelm. var. *elliottii*)与加勒比松(*P. caribaea* Morelet)的杂交后代,具有速生、丰产、抗风、抗病虫害、松脂产量高等优点,是我国华南地区重要的工业原料林树种。湿地松×洪都拉斯加勒比松(*Pinus elliottii* Engelm var. *elliottii* × *P. caribaea* var. *hondurensis* (Senecl.) Barrett. Et Golfari)存在显著杂种优势,我国获得的杂交子代与湿地松自由授粉子代相比,平均材积增益为221.36%^[1]。因此,杂种优势高效利用已成为湿地松、加勒比松种间杂交育种中的核心关键问题,湿加松在我国华南地区推广面积达100多万亩。高配合力亲本选择是湿加松杂种的关键,配合力的测定需要进行大量杂交制种,通过营建大规模子代测定林统计性状表现,从而获得配合力结果,过程复杂,费时费力,准确性也往往受到环境等因素影响。杂种优势的精准预测对提高湿加松杂交育种效率尤为重要。

李义良等^[2]利用SSR标记对湿加松17个亲本遗传距离进行估算,发现杂交组合树高、胸径、材积的杂种优势与亲本间SSR遗传距离(0.337 0~0.611 2)相关性达显著或极显著水平。张一等^[3]利用ISSR标记分析马尾松亲本遗传距离与子代生长性状相关性分析,发现遗传距离在0.264~0.529时,亲本间遗传距离与子代表型值显著正相关,在0.158~0.657时,亲本间遗传距离与子代表型值相关性降低。王茜等^[4]采用ISSR分子标记对28个马尾松优良家系最优单株进行遗传分析,发现两两之间的遗传距离在0.212 1~0.565 6,遗传距离大于0.5的无性系对有11组,两两之间具有相对较远的亲缘关系,为马尾松高世代育种群体的选育提供分子水平上的依据。董虹好等^[5]利用SSR标记分析马尾松杂交亲本间的遗传距离,除半双列Ⅱ中的胸径表型值和胸径杂种优势外,多数马尾松子代生长性状表型值及其杂种优势与GD(≤0.351 6)呈显著或极显著的正相关关系。以上在松树上的研究结果表明,SSR、ISSR遗传距离与生长性状杂种优势存在一定的相关性。

随着全基因组测序及高通量测序技术的发展,开发覆盖全基因组海量SNP位点已成分析物种遗传多样性和遗传进化有效手段。SLAF-seq

(Specific length amplification fragment sequencing)技术通过对限制性内切酶酶切后的特异性DNA特段,以高通量测序技术获得海量序列来代表物种全基因组信息,不依赖基因组序列,已成为SNP标记开发的首选方法。应用的物种有芝麻(*Sesamum indicum* Linn.)^[6]、大豆(*Glycine max* (L.) Merr)^[7]、猕猴桃(*Actinidia chinensis* Planch)^[8]等。该技术可用于单体型图谱、遗传图谱、关联性图谱、多态性图谱的构建,为分子育种、物种进化、种质资源鉴定提供重要技术保障^[9]。但在基于海量SNP预测湿加松种间遗传距离与杂种优势关系还未见报道。利用SNP芯片预测玉米复杂性状的杂种优势,精度达到了0.72~0.81^[10]。利用SNP芯片分析油菜遗传距离与杂种优势发现,株高、分枝部位高度和单株产量的杂种优势与遗传距离呈显著正相关关系^[11]。

本研究利用SLAF技术对湿加松亲本种质资源进行测序,开发SNP标记,基于海量SNP估算13个杂交组合亲本间遗传距离,分析杂交组合生长性状的杂种优势,进而探讨湿加松亲本间SNP遗传距离在杂种优势关系,为湿加松分子辅助选配设计育种提供参考。

1 试验材料方法

1.1 试验材料

131个湿加松亲本种质资源,包括湿地松种质54个、洪都拉斯加勒比松种质59个、古巴加勒比松种质12个、巴哈马加勒比松种质6个,其中湿地松种质A06、B20、B118、SS05-2,洪都拉斯加勒比松种质ZH03、HL17、HQ09、HQ27是13个湿地松×洪都拉斯加勒比松杂交组合(A06×HL17、A06×HQ09、A06×ZH3、B118×HL09、B118×HL17、B118×HQ09、B118×ZH3、B20×HL17、B20×HQ09、B20×ZH3、SS05-2×HL17、SS05-2×HQ09、SS05-2×ZH3)的亲本。试验材料取自台山市红岭种子园,取成熟针叶,于液氮中速冻后放-80℃冰箱保存备用。

1.2 子代测定

湿加松子代测定林1999年种植于台山,随机完全区组设计,5株单行小区,8次重复,株行距3 m × 3 m。2006年对湿加松子代测定林进行每木调查,测量了13个湿地松×洪都拉斯加勒比松杂交组合

树高(H/m)、胸径(D/cm)。利用树高、胸径计算单株材积(V)(V/m^3):

$$V=(f\times\pi\times H\times D^2)/4$$

(1)

式中: π 为圆周率; f 为形数,取 $f=0.5$ 。

杂种优势程度(H)计算公式为:

$$H=(F_i-\overline{OP})/\overline{OP}\times100\%$$

(2)

式中: F_i 为任一个杂交组合(家系)的平均值, $\overline{OP}$ 为湿地松自由授粉子代的平均值。

1.3 DNA的提取

采集131个湿加松亲本种质当年生针叶,基因组DNA提取采用DNeasy Plant Mini Kit试剂盒(QIAGEN),DNA的完整性用1%的琼脂糖凝胶电泳进行检测,紫外吸收法检测基因组DNA的浓度及纯度。DNA样品送至百迈客生物科技有限公司利用SLAF技术进行SNP标记开发,包括酶切、测序数据统计与评估、实验建库评估、SNP标记开发等步骤。

1.4 数据分析

通过完整度0.5次要基因型频率0.05对群体SNP进行过滤,质量控制后得到的SNP位点用于遗传进化分析。利用MEGA5.0软件进行亲本间的遗传距离和亲本聚类分析。利用SAS软件计算株高、胸径、材积生长表现及杂种优势,SPSS22.0软件进行遗传距离与株高、胸径、材积的相关性分析。

2 试验结果

2.1 湿加松亲本SNP标记开发

对火炬松参考基因组进行电子酶切预测,确定限制性内切酶切组合为EcoRV+ScaI,对131个湿加松亲本种质资源进行测序,共获得110.97 M reads数据,测序平均Q30为86.68%,平均GC含量为36.84%,达到测序要求。通过SOAP软件将Control(水稻日本晴)的测序reads与其参考基因组进行比对,双端比对效率在95.89%,酶切效率为98.88%,SLAF建库正常。共开发668 656个SLAF标签,平均测序深度为128.62 x,多态性SLAF标签有53 952个。SNP标记的开发是以每个SLAF标签中深度最高的序列类型作为参考序列,利用BWA将测序reads比对到参考基因组上,并使用GATK和samtools两种方法开发SNP,以两种方法得到的SNP标记交集作为最终可靠的SNP标记数据集,共得到206 219个群体SNP。通过完整度0.5

次要基因型频率0.05对206 219个群体SNP进行过滤,最终得到96 736个SNP位点用于遗传进化分析。

2.2 种间杂交亲本间遗传关系分析

基于96 736个SNP位点,通过MEGA 5.0软件,计算13个湿地松×洪都拉斯加勒比松杂交组合亲本间遗传距离(见表1),结果表明,4个湿地松和4个洪都拉斯加勒比松间的遗传距离变幅为0.084 6~0.490 6,平均为0.319 4,其中两个湿地松B20与B118遗传距离最小为0.084 6,湿地松A06与洪都拉斯加勒比松HL17的遗传距离最大为0.490 6。湿地松间的平均遗传距离为0.110 6明显小于与洪都拉斯加勒比松间的平均遗传距离为0.244 0,但均小于湿地松与加勒比松间的平均遗传距离为0.460 2。在13个种间杂交组合中,亲本间遗传距离介于0.425 1~0.490 6,A06与HL17的遗传距离最大为0.490 6,SS05-2与HQ09的遗传距离最小为0.425 1,平均遗传距离为0.460 2,遗传距离的变异系数为10.59%,表明不同杂交组合的亲本间遗传距离存在明显差异。

表1 8个亲本间SNP遗传距离
Table 1 SNP genetic distance among eight parents

亲本 Parent	A06	B20	B118	SS05-2	HL09	HL17	HQ09	ZH03
A06	—							
B20	0.098 0	—						
B118	0.085 9	0.084 6	—					
SS05-2	0.135 9	0.133 9	0.125 2	—				
HL09	0.483 1	0.479 7	0.437 8	0.461 7	—			
HL17	0.490 6	0.479 3	0.449 6	0.466 2	0.242 0	—		
HQ09	0.459 9	0.456 4	0.425 1	0.442 1	0.251 4	0.255 4	—	
ZH03	0.479 5	0.472 9	0.433 8	0.464 9	0.237 0	0.233 6	0.244 6	—

利用MEGA5.0软件,基于SNP位点对8个亲本进行聚类分析,8个亲本被分为2个组群(见图1)。4个湿地松A06、B20、B118、SS05-2聚为一类,4个洪都拉斯加勒比松HL09、HL17、HQ09、ZH03聚为一类。反映了亲本间的亲缘关系,与树种实际情况相符。

2.3 杂交组合生长性状表现

13个杂交组合3个生长性状的表现如表2,树高变幅为8.88~9.91 m,A06×HL17组合最高,SS05-2×HQ09组合最低;胸径变幅为14.36~16.73 m,A06×HL17组合最高,SS05-2×HQ09组合最低;材

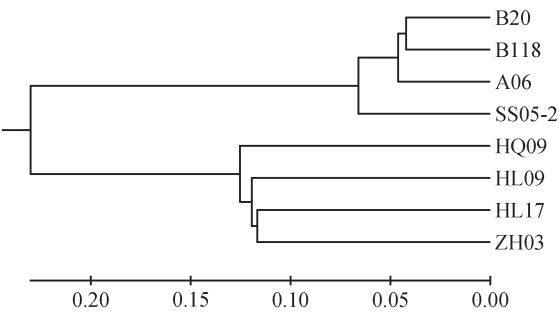


图1 基于 SNP 标记的 8 个湿加松亲本聚类分析

Fig.1 Cluster analysis of eight *P. elliotii* × *P. caribaea* parents based on SNP markers

表 2 13 个杂交组合生长性状平均表现

Table 2 The average performance of thirteen hybrid combinations

杂交组合 Cross	树高 Tree height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	材积 Volume of timber (m ³)
A06×HL17	9.91	16.73	0.1118
A06×HQ09	9.15	15.06	0.0856
A06×ZH3	9.29	15.27	0.091
B118×HL09	9.30	15.14	0.0897
B118×HL17	9.25	15.15	0.0886
B118×HQ09	8.99	15.17	0.0866
B118×ZH3	9.10	15.40	0.0928
B20×HL17	9.20	14.67	0.0809
B20×HQ09	9.48	14.60	0.0872
B20×ZH3	9.71	16.27	0.1013
SS05-2×HL17	8.96	14.79	0.0831
SS05-2×HQ09	8.88	14.36	0.0816
SS05-2×ZH3	9.24	14.91	0.0862

积变幅为 0.080 9~0.111 8 m³, A06×HL17 组合最高, B20×HL17 组合最低。

2.4 杂交组合生长性状杂种优势分析

对 13 个杂交组合 3 个生长性状杂种优势进行分析,发现 13 个杂交组合树高、胸径、材积均具有正向杂种优势,均值分别 21.92%、57.65%、190.30%(见表 3)。3 个性状中材积杂种优势最明显,变异范围为,变幅为 161.85%-261.74%, A06×HL17 杂种优势最高为 261.74%;其次是胸径,变幅为 49.03%~73.58%, A06×HL17 杂种优势最高为 73.58%;树高杂种优势最低,变幅为 16.87%~30.45%,依然是 A06×HL17 杂种优势最高为 30.45%。

2.5 亲本 SNP 标记遗传距离与杂交组合生长性状杂种优势相关性分析

利用 SPSS 软件计算 13 个杂交组合 3 个生长

表 3 13 个杂交组合生长性状杂种优势分析

Table 3 Analysis of heterosis in growth traits of thirteen hybrid combinations

亲本组合 Combination	树高 Tree height (m)	胸径 Diameter at breast height (cm)	材积 Volume (m ³)
A06×HL17	30.45	73.58	261.74
A06×HQ09	20.39	56.26	176.90
A06×ZH3	22.17	58.45	194.41
B118×HL09	22.33	57.08	190.30
B118×HL17	21.71	57.17	186.54
B118×HQ09	18.28	57.45	180.33
B118×ZH3	19.78	59.79	200.29
B20×HL17	21.00	52.18	161.85
B20×HQ09	24.78	51.49	182.24
B20×ZH3	27.73	68.81	227.67
SS05-2×HL17	17.88	53.44	168.84
SS05-2×HQ09	16.87	49.03	163.92
SS05-2×ZH3	21.64	54.67	178.84
均值 Average value	21.92	57.65	190.30

表 4 生长性状杂种优势与遗传距离之间的相关关系

Table 4 Correlation between heterosis of growth traits and genetic distance

性状 Character	相关系数 Correlation coefficient	显著性 Significance
树高 Tree height (m)	0.680*	0.010
胸径 Diameter at breast height (cm)	0.648*	0.017
材积 Volume (m ³)	0.624*	0.023

注:*表示显著水平为 0.05

Note:* significant level is 0.05

性状杂种优势与遗传距离相关系数,发现湿加松亲本间 SNP 遗传距离与树高、胸径、材积生长性状杂种优势相关性均达到显著正相关水平,遗传距离与树高相关性最高为 0.680;与材积相关性最低为 0.624。

3 讨论

SLAF-seq 等简化基因组测序技术为无参考基因组物种标记开发提供了一条新的途径,目前已应用于多个物种标记开发,这些技术通过酶切后测序,获得海量 SNP。本研究利用 SLAF-seq 技术对 131 个湿加松亲本种质资源进行测序,筛选到有效多态性 SNP 位点 96 736 个,基于海量 SNP 位点获得湿加松亲本间遗传距离,并进行聚类,与树种实际情况相符,即 4 个湿地松 A06、B20、B118、

SS05-2 聚为一类,4 个洪都拉斯加勒比松 HL09、HL17、HQ09、ZH03 聚为一类。李义良等^[2]利用 SSR 分析的 17 个湿加松亲本间遗传距离在 0.233 6~0.611 2,平均遗传距离为 0.429 0,遗传距离的变异系数为 20.90%。本研究 SNP 遗传距离变幅(0.425 1~0.490 6)低于 SSR 遗传距离变幅,SNP 遗传距离变异系(10.59%)数也低于 SSR 遗传距离变异系数。与 SSR 相比 SNP 聚类结果也更加清晰,表明在湿加松亲本间遗传距离分析方面,SNP 标记更准确,与 SSR 标记相比 SNP 标记更加有效,优势明显。

近年来,利用 SSR、ISSR、AFLP、RAPD 等分子标记估算遗传距离预测杂种优势开展了广泛研究,出现了相关性显著^[12]、一定范围内相关^[3,5,13-14]、相关系数较小^[3,15-16]、相关性不显著^[17]、预测性较差^[18]、不能有效预测^[19-20]等结论,出现以上结果可能与所用种质材料有关^[21],也可能与标记覆盖基因组的范围、标记与预测性状的关联度、随机标记的分布等因素有关^[21-23]。张一等^[3]等认为马尾松亲本间 ISSR 分子遗传距离对于子代生长性状相关系数较小,预测作用较弱。李义良等^[2]认为 SSR 标记遗传距离与树高、胸径、材积的杂种优势相关程度较高(相关系数分别为 0.542 0、0.641 2、0.639 3),利用 SSR 标记预测湿加松杂种优势是可行的。董虹好等^[5]发现 SSR 标记估算的遗传距离与马尾松子代生长性状杂种优势相关性较高,可以利用一定水平的遗传距离对马尾松子代生长性状杂种优势进行有效预测。在作物研究中发现,SNP 芯片能够高效预测玉米复杂性状杂种优势^[10],利用 60K SNP 芯片分析亲本的遗传关系预测油菜杂种优势的效果显著^[11],SNP 芯片比其他标记预测效果好。本研究基于 96 736 个 SNP 位点估算出 13 个杂交组合亲本间遗传距离,与树高、胸径、材积生长性状杂种优势呈显著正相关关系,相关系数分别为 0.680、0.648、0.624。与 SSR 标记相比,本研究所用 SNP 标记不仅数量多,而且是在整个基因组范围内筛选获得的多态性标记,比传统标记覆盖度高,利用海量 SNP 位点估算湿加松亲本间遗传距离更加准确,能够有效预测树高、胸径、材积杂种优势。因此,应选择 SNP 遗传距离相对较远的湿加松亲本配置杂交组合,提高良种选育效率。

参 考 文 献

[1] 赵奋成,李宪政,张应中,等.湿地松与洪都拉斯加勒比

松的杂交效果分析[J].林业科学研究,2006,19(4):409-415.

Zhao F C, Li X Z, Zhang Y Z, et al. Hybridizing effect analysis between *Pinus elliottii* var. *elliottii* and *Pinus caribaea* var. *hondurensis* [J]. Forest Research, 2006, 19(4):409-415.

[2] 李义良,赵奋成,吴惠姍,等.湿加松亲本间遗传距离与杂种优势的相关性分析[J].林业科学研究,2012,25(2):138-143.

Li Y L, Zhao F C, Wu H S, et al. Relationship between growth traits heterosis and genetic distance among parents of *Pinus elliottii* × *P. caribaea* based on SSR molecular markers[J]. Forest Research, 2012, 25(2):138-143.

[3] 张一,储德裕,金国庆,等.马尾松亲本遗传距离与子代生长性状相关性分析[J].林业科学研究,2010,23(2):215-220.

Zhang Y, Chu D Y, Jin G Q, et al. Relationship between hybrid performance and genetic distances among *Pinus massoniana* clones based on ISSR molecular marker[J]. Forest Research, 2010, 23(2):215-220.

[4] 王茜,张冬林,杨模华,等.马尾松优良家系优株 ISSR 遗传距离分析[J].中南林业科技大学学报,2013,33(12):72-76.

Wang Q, Zhang D L, Yang M H, et al. ISSR analysis of genetic distance of *Pinus massoniana* Lamb. Elite clones[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2013, 33(12):72-76.

[5] 董虹好,刘青华,周志春,等.马尾松子代生长杂种优势与亲本配合力、遗传距离的相关性[J].林业科学,2017,53(2):65-75.

Dong H Y, Liu Q H, Zhou Z C, et al. Correlation between heterosis in the growth of progeny and combining ability and genetic distance of the parents for *Pinus massoniana* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2017, 53(2):65-75.

[6] 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 Biology, 2013, 13:141.

[7] Qi Z M, Huang L, Zhu R S, et al. A high-density genetic map for soybean based on specific length amplified fragment sequencing[J]. PLoS One, 2014, 9(8):e104871.

[8] Huang S X, Ding J, Deng D J, et al. Draft genome of the kiwifruit *Actinidia chinensis* [J]. Nature Communications, 2013, 4:2640.

[9] Sun X W, Liu D Y, Zhang X F, et al. SLAF-seq: an efficient method of large-scale *de novo* SNP discovery and genotyping using high-throughput sequencing [J]. PLoS

- One, 2013, 8(3):e58700.
- [10] Riedelsheimer C, Czedik-Eysenberg A, Grieder C, *et al.* Genomic and metabolic prediction of complex heterotic traits in hybrid maize[J]. *Nature Genetics*, 2012, 44(2): 217-220.
- [11] 桑世飞, 王会, 梅德圣, 等. 利用全基因组 SNP 芯片分析油菜遗传距离与杂种优势的关系[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(12): 2469-2478.
- Sang S F, Wang H, Mei D S, *et al.* Correlation analysis between heterosis and genetic distance evaluated by genome-wide SNP chip in *Brassica napus*[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(12): 2469-2478.
- [12] Pavlov J, Delić N, Živanović T, *et al.* Relationship between genetic distance, specific combining abilities and heterosis in maize (*Zea mays* L.)[J]. *Genetika*, 2016, 48(1): 165-172.
- [13] Baril C P, Verhaegen D, Vigneron P, *et al.* Structure of the specific combining ability between two species of *Eucalyptus*. I. RAPD data[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 94(6): 796-803.
- [14] 李善文, 张志毅, 于志水, 等. 杨树杂交亲本分子遗传距离与子代生长性状的相关性[J]. *林业科学*, 2008, 44(5): 150-154.
- Li S W, Zhang Z Y, Yu Z S, *et al.* Correlation between molecular genetic distances among parents and growth traits of progenies in *Populus*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(5): 150-154.
- [15] Zhang T, Ni X L, Jiang K F, *et al.* Relationship between heterosis and parental genetic distance based on molecular markers for functional genes related to yield traits in rice[J]. *Rice Science*, 2010, 17(4): 288-295.
- [16] Wegary D, Vivek B, Labuschagne M. Association of parental genetic distance with heterosis and specific combining ability in quality protein maize [J]. *Euphytica*, 2013, 191(2): 205-216.
- [17] 王晓阳. 利用 SSR 分子标记探测鹅掌楸杂种优势[D]. 南京: 南京林业大学, 2009.
- Wang X Y. Studies on the Heterosis of *Liriodendron* by SSR markers[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2009.
- [18] Kaur K, Dhillon S K, Gill B S, *et al.* Association of SSR based genetic distances with heterosis in sunflower[J]. *Journal of Environmental Biology*, 2019, 40(5): 1102-1108.
- [19] Chowdari K V, Venkatachalam S R, Davierwala A P, *et al.* Hybrid performance and genetic distance as revealed by the (GATA)₄ microsatellite and RAPD markers in pearl millet[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 97(1): 163-169.
- [20] Sarita K P, Tapash D, Abhishek R, *et al.* Relationship of parental genetic distance with heterosis and specific combining ability in sesame (*Sesamum indicum* L.) based on phenotypic and molecular marker analysis[J]. *Biochemical Genetics*, 2018, 56(3): 188-209.
- [21] Melchinger A E, Lee M, Lamkey K R, *et al.* Genetic diversity for restriction fragment length polymorphisms: relation to estimated genetic effects in maize inbreds[J]. *Crop Science*, 1990, 30(5): 1033-1040.
- [22] Charcosset A, Lefort-Buson M, Gallais A. Gallais A. Relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci: a theoretical computation[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 81(5): 571-575.
- [23] Kwon S J, Ahn S N, Jeong E G, *et al.* Relationship between genetic divergence and hybrid performance in japonica rice grown in a cold water-irrigated field[J]. *Euphytica*, 2002, 128(3): 389-396.