

栗属杂交 F_1 代生长与枝条性状遗传变异 及杂种优势分析

章平生¹, 江锡兵^{1*}, 徐 阳¹, 龚榜初¹, 赖俊声², 杨 龙², 吴聪连²

(1 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 杭州 311400; 2 庆元县林业局, 浙江庆元 323800)

摘 要: 为探索栗属杂交 F_1 代幼林期生长、枝条性状遗传变异规律及杂种优势, 并为栗属育种亲本选配及早期选择指标筛选奠定理论基础, 该研究以锥栗、板栗种内和种间 9 个杂交组合子代及其亲本为材料, 在分析 F_1 代幼林期生长、枝条性状遗传变异规律及杂种优势的基础上, 利用 SSR 分子标记检测 7 个亲本的遗传距离, 进而分析栗属杂交子代生长、枝条性状杂种优势与亲本遗传距离间的关系。结果显示: (1) 栗属杂交 F_1 代生长、枝条性状均存在较高的遗传变异, 各性状组合间 F 值的变动范围为 5.08~22.03, 组合内的变异系数范围为 6.60%~27.69%; 各性状广义遗传力均在 0.5 以上, 性状受遗传影响较大; 除地径外, 其他性状遗传传递力均大于 100%, 性状遗传稳定性较高; 各性状中亲优势率为 -6.01%~44.40%, 且 F_1 代生长、枝条性状存在普遍的超亲分离现象。(2) 28 对引物在 7 个亲本中共检测出 115 个多态性等位点, 每对引物的等位基因数 3~5 个不等, 平均每对引物等位基因数为 4.1 个, 多态性程度较高; Shannon's 指数(I)、多态性信息含量(PIC)的平均值分别为 1.25、0.674, 亲本遗传多样性较为丰富。(3) 相关分析表明, 杂交子代一年生枝长、一年生枝粗及节间距的杂种优势与亲本遗传距离均存在显著的线性关系, 并随遗传距离增大杂种优势增强。

关键词: 栗属; 杂交子代; 遗传变异; 杂种优势; 遗传距离

中图分类号: Q321⁺.8; Q789

文献标志码: A

Genetic Variation and Heterosis Analysis of Growth and Shoot Traits in F_1 Progeny of Chestnut Hybrids

ZHANG Pingsheng¹, JIANG Xibing^{1*}, XU Yang¹, GONG Bangchu¹,
LAI Junsheng², YANG Long², WU Conglian²

(1 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China; 2 Forestry Administration of Qingyuan County, Qingyuan, Zhejiang 323800, China)

Abstract: To explore the genetic variation and heterosis of growth and shoot traits of F_1 progeny of *Castanea* during young forest stage and lay a theoretical foundation for parent selection and early selection index screening of *Castanea*, we used the progenies of 9 combinations (interspecific and intraspecific cross between *C. mollissima* and *C. henryi*) and their parents as materials to analyze the genetic variation and heterosis of growth and shoot traits in study. Meanwhile, The genetic distance among 7 parents was detected by SSR molecular markers, which was used to analyze the relationship between the heterosis of growth

收稿日期: 2020-05-14; **修改稿收到日期:** 2020-09-10

基金项目: 中央公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2017ZA004-6); 浙江省农业(林木)新品种选育重大科技专项(2016C02056-6)

作者简介: 章平生(1994-), 男, 硕士研究生, 主要从事经济林育种与栽培研究。E-mail: 991834348@qq.com

* 通信作者: 江锡兵, 博士, 助研, 主要从事经济林育种与栽培研究。E-mail: jxb912@126.com

and shoot traits and genetic distance of parents. Results showed that: (1) there was a high genetic variation among growth and shoot traits for F_1 progeny of *Castanea*. The variation range of F value about traits was 5.08–22.03 among combinations, and the variation coefficient within combinations ranged from 6.60% to 27.69%. The general heritability of each trait is above 0.5, except for ground diameter, the inheritance of transfer ability of other traits were all above 100%, which indicated that the traits were greatly influenced by heredity and high genetic stability. The mid-parent heterosis rate of each trait ranged from –6.01% to 44.40%, and there was a general superparental separation phenomenon of F_1 progeny of chestnut hybrids in growth and shoot traits. (2) A total of 115 polymorphic allelic loci were detected from 7 mating parents in 28 SSR markers. The number of allelic loci per SSR markers ranged from 3 to 5, and the average was 4.1. The mean of Shannon's index (I) and polymorphism information content (PIC) were 1.25 and 0.674, respectively, which reveal that the genetic diversity were abundant in parents. (3) There was a significant linear relationship between the heterosis of annual branch length, diameter, node spacing and genetic distance of parents, and the genetic distance increased with the increase of heterosis.

Key words: *Castanea*; hybrid offspring; genetic variation; heterosis; genetic distance

板栗(*Castanea mollissima* Blume.)是中国著名的特色干果及木本粮食树种,栽培历史悠久,分布范围广泛。在长期人工引种驯化和栽培利用过程中,板栗已形成约 350 个地方品种(尚不包括有价值的遗传材料和东北的丹东栗)^[1-2],品种资源十分丰富,然而,现如今除北方燕山一带的板栗坚果品质较为优良外,广大南方地区特别是长江流域和东南地区板栗品质较差,优质且适于加工的板栗优良品种(糯性强、含糖量高)匮乏。锥栗 [*C. henryi* (Skam) Reld. et Wills.] 是中国南方特色栗属植物,相比南方板栗其坚果具有含糖量高、糯性强且适于加工等特点,但目前锥栗野生资源尚未得到充分发掘和利用,大果、高产的锥栗品种资源稀少,且适应性不及板栗。因此,基于板栗、锥栗各自特性,采用杂交育种技术,培育出优质兼大果、高产的栗属杂交新品种,对于提升中国南方栗良种化水平、推动栗产业发展具有重要的现实意义。

杂交育种一直是种质创新和新品种培育最为有效的方法,已在经济林果树育种中得到广泛的应用^[3-5]。杂交育种过程中杂交后代能否产生杂种优势是关乎育种成功的关键,同时,对杂交子代表型性状遗传变异规律研究更是进行新品种培育的前提及基础。开展栗属杂交子代表型性状遗传变异规律及杂种优势研究不仅可以正确指导栗属杂交育种亲本的选配,还可以根据杂交子代继承双亲优良特性的情况对其进行筛选,从而大大提高栗属育种效率,并推动其由传统经验育种向精确设计育种的转变。自 20 世纪 60 年代以来,国内研究者们针对栗属杂交子代遗传变异规律已开展诸多研究,但研究内容多集中于果实表型、营养品质等性状^[6-8]。至今,关于

栗属杂交子代尤其是板栗与锥栗种间杂交及锥栗与锥栗种内杂交子代生长、枝条性状遗传变异及杂种优势的研究鲜有报道。此外,栗属为多年生木本植物,童期长,杂种实生苗种植后至少需要 6~7 年才能开花结实,严重影响了新品种选育的进程。

果树的树体及枝干承担着营养物质储存及水分运输等重要任务,为果树开花结实和果实的生长发育提供充足的养分保障,并一定程度上决定了果实经济产量及品质^[9-10],但目前其机理尚不明确。树高、地径、冠径等枝干性状作为果树杂交子代幼林期的主要农艺性状,通过研究其遗传变异规律、杂种优势以及杂交亲本遗传距离与杂种优势间的关系,可以减少育种工作的盲目性,并可为进一步开展杂交子代提早选择提供理论指导^[11]。因此,本研究以板栗、锥栗种内和种间杂交子代 235 株幼树及其亲本为研究对象,对其生长、枝条性状进行遗传变异及杂种优势分析,并结合 SSR 分子标记,探索亲本遗传距离与杂种优势间关系,以期栗属杂交子代提早选择及优良亲本选配提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况和试验材料

试验地位于浙江省庆元县黄田镇关门岙锥栗园区,海拔 300 m,土壤类型为红黄壤土,肥力中等。供试材料为板栗、锥栗种内和种间杂交 F_1 代群体及其亲本,共 9 个杂交组合(表 1)。2011 年通过人工控制授粉获得杂交种实,2012 年播种育苗,2013 年春季建立杂交子代测定林,完全随机区组设计,10 株一小区,3 次重复;同时种植所有组合的父本和母本 1 年生嫁接苗若干株,株行距 4 m × 4 m,每年进

行精细抚育管理,目前 235 个子代单株生长发育状况良好。9 个杂交组合共有 7 个亲本,包括 1 个板栗品种和 6 个锥栗品系,其中,‘魁栗’为浙江省板栗优良品种,YLZ 1、YLZ 2、YLZ 24、YLZ 26 为浙江省审定锥栗良种,YLZ 14 和 YLZ 15 为锥栗优株无性系,均是从浙南、闽北锥栗实生群体中选优而来。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 生长性状调查 于 2018、2019 年 11 月份对 235 份子代单株及亲本生长性状进行测定,其中树高(树基部至冠顶高度)采用测高仪测量,地径(距离地面 30 cm 处主干直径)利用胸径卷尺测量,冠径利用卷尺分东西、南北方向各测 1 次,取平均数作为冠径数据。

1.2.2 枝条性状测定 于 2018、2019 年 1 月份栗树处于休眠时,从 235 个子代单株的树冠中上部外围南北 2 个方向分别采集 15 根生长发育良好、健康无病虫害的 1 年生枝条。利用修枝剪从枝条基部截取完整的 1 年生枝条,每个单株的 30 根枝条捆成一捆,并做好标记带回实验室,用游标卡尺测量枝条中部的粗度,卷尺测量枝条长度(截取面至枝条顶端的长度)及节间距(枝条中部 5 个节间长度的平均值)。

1.2.3 DNA 提取及 SSR 标记扩增 于 2019 年 4 月份采集 7 个亲本新鲜嫩叶,每个亲本采集嫩叶 20 片,装于事先做好标记的自封袋中,并将自封袋置于装有干冰的泡沫箱中带回实验室。采用北京艾德莱生物科技有限公司生产的 DNA 提取试剂盒提取样品 DNA,所提取的 DNA 经 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测质量和紫外分光光度计测定浓度后,−20 ℃低温下保存备用。

参照 Nishio 等^[12]的研究,选取 120 对栗属 SSR

表 1 杂交组合编号	
Table 1 No. of hybrid combination	
编号 No.	杂交组合 Hybrid combination(♀×♂)
C1	YLZ 26×YLZ 14
C2	YLZ 26×YLZ 15
C3	YLZ 24×YLZ 1
C4	YLZ 24×YLZ 15
C5	YLZ 1×YLZ 24
C6	YLZ 1×YLZ 2
C7	YLZ 14×YLZ 1
C8	魁栗 Kuili×YLZ 15
C9	魁栗 Kuili×YLZ 1

引物(引物均来自栗属植物 SSR 分子标记相关研究文献,并由北京擎科生物科技有限公司合成),对 7 个亲本样品进行扩增。经引物多态性筛选,最终选择 28 对条带清晰、多态性高、重复性好的引物(表 2)对其进行统计。PCR 反应体系为 20 μL,包括 2.0 μL 10 × PCR buffer、0.5 μL 上/下游 primer(100 pmol/μL)、2.0 μL dNTP、0.2 μL 0.25U DNA *Taq* 聚合酶、2.0 μL DNA(100~200 ng/μL)及 12.8 μL ddH₂O。PCR 扩增程序为:94 ℃预变性 3 min;94 ℃变性 30 s,50~56 ℃退火 30 s,72 ℃延伸 1 min,30 个循环;72 ℃延伸 5 min 后于 4 ℃保存。PCR 产物经 1% 的琼脂糖凝胶电泳得到清晰的条带后再在 6% 聚丙烯酰胺凝胶上电泳,银染显影。

1.3 数据分析

原始数据采用 Excel 表格进行录入和统计,并计算相应指标的平均值、标准差等基本参数,利用 SPSS 19.0 对不同组合间各性状指标差异进行单因素方差分析,Graphpad prism 8.0 进行一元回归分析,POPGEN32 软件对亲本遗传参数进行统计,所得遗传距离数据导入 MEGA7 进行聚类分析。

采用单因素随机区组的方差分析模型 $x_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \epsilon_{ij}$ 估算,其中 x_{ij} 为个体的表型值, μ 为总体平均值, α_i 表示处理效应, β_j 为区组效应, ϵ_{ij} 代表随机误差。多态性信息含量(PIC)的计算参照顾竟等^[13]的方法;各性状遗传参数分别以遗传传递力(T_a ,%)、广义遗传力(H^2)、中亲优势(H_m)、中亲优势率(RH_m ,%)、超亲优势(H_b)、超亲优势率(RH_b ,%)表示^[14-15]。计算公式如下:

$$T_a = \frac{F_m}{MPV} \times 100\%;$$
$$H^2 = \frac{\sigma_p^2 - \sigma_e^2}{\sigma_p^2};$$
$$H_m = F_m - MPV; H_b = F_m - BPV;$$
$$RH_m = \frac{F_m - MPV}{MPV};$$
$$RH_b = \frac{F_m - BPV}{BPV}$$

式中: σ_p^2 表示杂交 F_1 代某一性状方差, σ_e^2 表示环境方差, F_m 表示杂交 F_1 代某一性状的平均值,MPV(中亲值)表示亲本性状的平均值,BPV(高亲值)表示双亲中较大的亲本值。

2 结果与分析

2.1 栗属杂交 F_1 代生长、枝条性状遗传变异分析
首先,栗属杂交 F_1 代生长、枝条性状变异情况

表 2 28 对 SSR 引物序列

Table 2 28 SSR primer sequences

引物名称 Marker	重复碱基 Repeated base	引物序列 Primer sequence	引物名称 Marker	重复碱基 Repeated base	引物序列 Primer sequence
CsCAT3	(AG) ₂₀	F:CACTATTTTATCATGGACGG R:CGAATTGAGAGTTTCATACTC	ICMA012 ^a	(AC) ₁₄	F:TCCACAGCAAGATCCAAACA R:ATGATTTGGCCATCACAAGA
CsCAT5	(GA) ₂₀	F:CATTTTCTCATTGTGGCTGC R:CACTTGCACATCCAATTAGG	ICMA017 ^a	(TG) ₁₇	F:CAAGCGGAAATGTTTTCTCA R:CTTTGGATCAAAATGGCGTCT
CsCAT8	(GT) ₇ (GA) ₂₀	F:CTGCAAGACAAGAATTACAC R:GAATAACCTGCAGAAGGC	ICMA016	(CT) ₂₆	F:CAAGACCCCACGTTCTCTTA R:GGTTCATGGTGAATGAAGAGAG
CsCAT38	(CT) ₇	F:CTAGAAATGAAAACCCTAGC R:CGTGAACCACGTATCTACC	ICMA018	(CT) ₂₅	F:ACAACGATCCCAGACCAAAG R:CTAGGCGATCGGAGAGAGAC
CsCAT15	(TC) ₁₂	F:TTCTGCGACCTCGAAACCGA R:GCTAGGGTTTTCATTTCTAG	ICMA014	(CA) ₁₃	F:GGTGATATTTTTTGGCATCATCA R:GGGTCCTCCACCACAATTAG
CsCAT18	(CA) ₁₂ CG(CA) ₁₀	F:GCTTGATTGCACTGATAACC R:CACATGAGCGCGTGCTCAGAAG	EMCs15	(CAC) ₉	F:CTCTTAGACTCCTTCGCCAATC R:CAGAATCAAAGAAGAGAAAGGTC
CsCAT33	(GA) ₅ GG(GA) ₁₁	F:CTCGGAAACCAAACATGAATC R:CGTTTTTGCTTCTTAGATTCC	EMCs4	(GGC) ₇	F:CGCCGAACTCACCGACCTC R:GCCAAAACGACACCCAATCC
CsCAT41	(AG) ₂₀	F:AAGTCAGCAACACCATATGC R:CCCCTGTTTCATGAGTTTCT	KT010a	(GA) ₁₀	F:TAATGTGAAAGAGAGAGGGG R:ACCGGCCACAAAGAATCAAG
CmTCR15	(GA) ₆ GG(GA) ₈	F:GAGAATGCCCACTTTTGCA R:GCTCCCTTATGGTCTCG	KT014a	(GA) ₇	F:AAAGAGGAAGAAGGTGGGA R:CATGCACACGCACATCATAG
CmTCR25	(GT) ₂₈	F:TCGATGCCATGTTGATTGTT R:GGTTTTGGGGACGTGTTAGG	KT024a	(GA) ₁₂	F:CACCCACTACCAGTAGTTGT R:AACATCAACCCACTAACTTT
CmTCR19	(AG) ₂₀	F:AAGTCAGCAACACCATATGC R:CCCCTGTTTCATGAGTTTCT	PRD21	(TG) _n	F:GTGGAACAAGCATCCAACCTG R:GTTTCTTCATGCGTGATGCAGCTTAGT
CmTCR22	(AC) ₇	F:GAACATGATGATTGGCCTC R:CCAAACATGACATATGTCCC	PRD26	(GA) _n	F:TCCTGAACAAGTCAAGGTGC R:GTTTCTTTCACACCACTGTGTTGCCCTA
CmTCR13	(AC) ₇	F:GTAACCTTGAGCAGTGTGAAC R:CGCATCATAGTGAGTGACAG	PRD52	(AG) _n	F:CTTGTCATGGTGCATTGGTG R:GTTTCTTCCGCACTGGTGATCCATTAT
CmTCR6	(AG) ₁₂	F:CATTTTCTCATTGTGGCTGC R:CACTTGCACATCCAATTAGG	PRA86	(CT) _n	F:ATCCCTGCACCAAGAACAAG R:GTTTCTTGCTTTGGTCTCTTGCCAT

(表 3) 显示, 6 个性状在组合间 F 值变动范围为 5.08~22.03, 在组合内变异系数范围为 6.60%~27.69%, 表明杂交子代生长、枝条性状在组合间和组合内均存在广泛的变异。各杂交组合中以地径的变异最为明显, 变异系数均在 16% 以上, 其次是树高和一年生枝长, 而一年生枝粗变异最小。不同组合间性状的变异程度不同。其中, 树高、地径和一年生枝粗的变异系数均以组合 C6 最高, 分别为 18.59%、27.69% 和 12.61%; 冠径和节间距的变异系数均以组合 C1 最高, 分别为 17.01% 和 14.66%; 一年生枝长的平均变异系数以组合 C5 最高, 达 20.07%。这表明栗属杂交组合 C1、C5、C6 存在较大的选择潜力。

其次, 遗传传递力分析表明, 除地径以外, 栗属杂交子代其他 5 个性状遗传传递力均大于 100%, 表现出较高的遗传稳定性。同时, 不同杂交组合间的遗传传递力存在较大差异, 其中, 在一年生枝长、

一年生枝粗及节间距 3 个性状中均以组合 C5 的遗传传递力最大, 而组合 C7 的一年生枝长和一年生枝粗的遗传传递力、组合 C6 的节间距的遗传传递力却分别在 9 个杂交组合中表现最小。

再次, 广义遗传力分析的结果显示, 栗属杂交 F_1 代生长、枝条性状遗传力均在 0.5 以上, 性状受遗传影响较大; 各组合间遗传力也存在较大差异。其中, 组合 C1、C6 和 C7 的各性状遗传力相对较高, 均在 0.79 以上, 说明这 3 个杂交组合的遗传方差大于环境方差, 性状不易受到环境影响; 而组合 C9 的树高和一年生枝长, 以及组合 C5 的一年生枝粗和节间距的广义遗传力却相对较小。另外, 进一步对正反交组合 C3 和 C5 进行比较分析发现, 正交组合 C3 的树高、一年生枝粗和节间距的遗传力均高于反交组合, 而反交组合 C5 的地径、冠径和一年生枝长的遗传力均高于正交组合, 说明父母本的遗传效应对杂交子代不同性状产生了影响。

表 3 栗属杂交 F₁ 代生长、枝条性状遗传变异分析

Table 3 Genetic variation of growth and branch traits of chestnut hybrid F₁ generation

性状 Trait	杂交组合 Hybrid combination	变幅 Range	子代均值 Average of the hybrids	标准差 Standard deviation	变异 系数 CV /%	遗传 传递力 T _a /%	广义 遗传力 H ² /%	F 值 F-value
树高 Height/m	C1	5.10~8.00	5.43e	0.74	13.63	108.60	0.92	22.03**
	C2	4.30~7.80	6.06cd	0.82	13.53	116.99	0.65	
	C3	4.20~7.50	6.19cd	0.69	11.15	111.73	0.96	
	C4	4.00~6.80	5.45e	0.75	13.76	104.81	0.88	
	C5	4.20~6.70	5.83de	0.60	10.29	105.23	0.38	
	C6	4.30~7.10	6.83b	1.27	18.59	125.32	0.95	
	C7	6.40~9.20	6.02d	0.89	14.78	113.16	0.95	
	C8	5.30~8.20	6.52bc	0.67	10.28	105.16	0.42	
	C9	4.90~9.50	7.74a	0.78	10.08	118.35	0.16	
	均值 Mean	—	6.23	0.80	12.90	112.15	0.70	
地径 Ground diameter /cm	C1	8.50~17.80	13.41cd	3.12	23.27	97.39	0.93	8.05**
	C2	9.60~22.30	15.33bc	3.29	21.46	102.34	0.27	
	C3	8.20~20.70	15.36bc	2.63	17.12	99.22	0.17	
	C4	8.50~17.80	13.20d	2.13	16.14	93.09	0.48	
	C5	9.60~18.60	14.36cd	2.99	20.82	95.04	0.24	
	C6	7.40~22.30	16.72ab	4.63	27.69	100.48	0.94	
	C7	11.60~25.50	14.55cd	3.46	23.78	93.99	0.95	
	C8	11.30~25.00	17.22ab	2.98	17.31	101.95	0.11	
	C9	9.40~24.50	18.79a	3.81	20.28	105.44	0.53	
	均值 Mean	—	15.44	3.23	20.87	98.77	0.51	
冠径 Crown diameter /m	C1	3.10~5.90	4.82cd	0.82	17.01	102.77	0.94	6.73**
	C2	3.60~6.05	4.83cd	0.59	12.22	107.81	0.28	
	C3	3.90~7.15	5.15bc	0.79	15.34	113.19	0.12	
	C4	3.45~5.95	4.58d	0.64	13.97	107.01	0.16	
	C5	3.15~5.75	4.83cd	0.60	12.42	106.15	0.81	
	C6	3.55~6.45	5.57ab	0.93	16.70	106.10	0.95	
	C7	3.65~6.35	5.08bc	0.82	16.14	101.60	0.97	
	C8	3.10~6.75	5.19c	0.67	12.91	101.96	0.50	
	C9	4.65~6.25	5.65a	0.44	7.79	105.41	0.97	
	均值 Mean	—	5.08	0.70	13.83	105.78	0.63	
一年生枝长 Annual branch length /cm	C1	35.69~54.28	42.79abc	6.40	14.96	116.66	0.87	5.08**
	C2	29.68~50.12	39.68cd	4.68	11.79	121.33	0.20	
	C3	27.87~50.75	44.18ab	6.20	14.03	137.38	0.46	
	C4	34.30~58.72	45.26ab	6.32	13.96	137.26	0.74	
	C5	34.39~59.13	46.44a	9.32	20.07	144.40	0.61	
	C6	32.01~56.55	37.99d	6.41	16.87	109.86	0.96	
	C7	30.33~53.34	39.39cd	6.71	17.03	105.21	0.92	
	C8	31.76~53.60	43.69ab	4.97	11.38	113.58	0.28	
	C9	27.25~45.16	41.98bc	5.08	12.1	111.50	0.06	
	均值 Mean	—	42.38	6.23	14.69	121.91	0.57	

续表 3 Continued Table 3								
性状 Trait	杂交组合 Hybrid combinations	变幅 Range	子代均值 Average of the hybrids	标准差 Standard deviation	变异 系数 CV /%	遗传 传递力 T _a /%	广义 遗传力 H ² /%	F 值 F-value
一年生枝粗 Annual branch diameter /mm	C1	5.25~7.65	5.93d	0.70	11.8	107.04	0.93	
	C2	5.48~7.22	6.36bc	0.42	6.6	116.48	0.96	
	C3	4.99~6.68	6.48b	0.58	8.95	128.83	0.23	
	C4	5.07~7.66	6.42b	0.65	10.12	129.44	0.70	
	C5	4.80~7.12	6.89a	0.83	12.05	136.98	0.08	
	C6	5.58~9.46	5.55e	0.70	12.61	107.77	0.87	
	C7	5.18~7.82	6.02cd	0.46	7.64	102.73	0.94	
	C8	5.70~7.60	6.55ab	0.44	6.72	107.73	0.96	
	C9	3.60~6.34	6.68ab	0.69	10.33	108.62	0.97	
	均值 Mean	—	6.32	0.61	9.65	116.18	0.74	9.65**
节间距 Internodal distance /cm	C1	2.30~3.19	2.66b	0.39	14.66	119.82	0.92	
	C2	1.53~3.12	2.47cd	0.33	13.36	118.75	0.92	
	C3	2.27~3.16	2.71b	0.25	9.23	126.05	0.97	
	C4	2.06~3.08	2.62bc	0.27	10.31	112.45	0.47	
	C5	1.98~3.36	2.67b	0.34	12.73	124.19	0.02	
	C6	2.21~3.71	2.32d	0.31	13.36	109.95	0.79	
	C7	2.20~3.30	2.58bc	0.22	8.53	114.67	0.91	
	C8	2.21~3.42	2.92a	0.32	10.96	114.96	0.70	
	C9	1.86~3.21	2.73b	0.28	10.26	115.68	0.19	
	均值 Mean	—	2.63	0.30	11.49	117.39	0.65	7.32**

注: ** 表示在 0.01 水平差异显著; 同列不同字母表示同一性状在不同组合间在 0.05 水平存在显著差异
Note: ** indicate significant difference at 0.01 levels; And different letters in the same column indicated that the same character had significant difference at 0.05 level among different combinations

2.2 栗属杂交 F₁ 代生长、枝条性状杂种优势分析

由表 4 可知,栗属不同杂交组合子代生长、枝条性状的中亲优势率为-6.01%~44.40%。*t* 检验表明,除地径、冠径外,其余 4 个性状在绝大多数组合中的中亲优势值达到极显著($P < 0.01$)或显著($P < 0.05$)的水平。各组合中除地径表现出 2 个方向的中亲优势外,其他 5 个性状均表现为正向中亲优势。其中,组合 C3、C4 和 C5 的一年生枝长、一年生枝粗的中亲优势率均达 28% 以上,中亲优势明显,而组合 C1 和 C8 的冠径、C7 的冠径和一年生枝粗的中亲优势率均在 3% 以下,中亲优势较弱。结合表 3 分析发现,9 个杂交组合 F₁ 代在生长、枝条性状上存在普遍的超亲分离现象;其中,组合 C3、C4 和 C5 的一年生枝长、一年生枝粗和节间距的均值均明显高于双亲,超亲优势率均在 10% 以上,且其相对应的超亲优势值均也达到极显著水平($P < 0.01$),表现为明显的超亲优势;而组合 C8 的树高和冠径均值,组合 C3、C4、C5 和 C7 的地径均值却分

别处于双亲之间,表现出极显著的负向超亲优势。

2.3 栗属植物亲本间遗传多样性及遗传距离分析

从 120 对栗属植物的引物中筛选出 28 对多态性引物对 7 个亲本进行 PCR 扩增(表 5,图 1),28 对引物共扩增出 115 个多态性等位位点,每条引物扩增出的等位基因数 3~5 个不等,平均等位基因数为 4.1 个,多态性程度较高。Shannon's 指数(*I*)平均值为 1.25,多态性信息含量(*PIC*)平均值为 0.674,表明亲本间具有较高遗传多样性。28 对引物杂合度(*H_a*)和(*H_e*)的平均值分别为 0.273 9、0.726 1,总体来说 *H_a* 偏离 *H_e*,表明所选用的 SSR 引物大体分布在染色体组的静默区或活跃区^[16]。基因流(*N_m*)的平均值为 0.265 0,表明各亲本间总体上不存在频繁的基因交流。

近一步分析(表 6)可知,7 个亲本间遗传距离存在明显的差异,处于 0.216 9~1.113 5 之间。其中,YLZ 1 和 YLZ 24 间的遗传距离最大,亲缘关系最远,而 YLZ 1 和 YLZ 14 间的遗传距离最小,亲缘关

表 4 栗属杂交 F₁ 代生长、枝条性状杂种优势分析

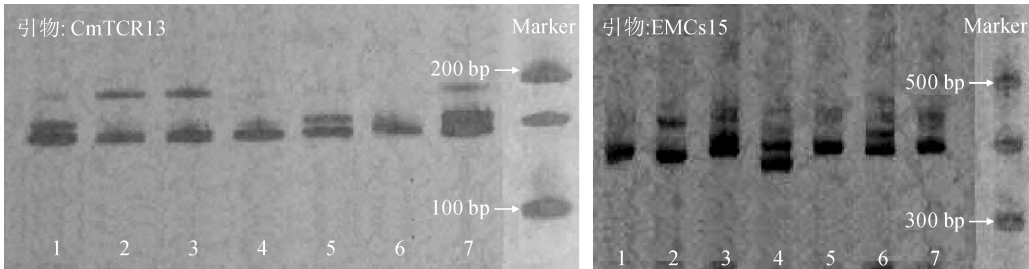
Table 4 Heterosis of growth and branch traits of chestnut hybrid F₁ generation

性状 Trait	杂交组合 Hybrid combination	母本 Female	父本 Male	中亲值 MPV	中亲优势 H_m	中亲 优势率 $RH_m/\%$	高亲值 BPV	超亲优势 H_b	超亲优势率 $RH_b/\%$
树高 Height/m	C1	5.20	4.80	5.00	0.43 [*]	8.60	5.20	0.23	4.42
	C2	5.20	5.16	5.18	0.88 ^{**}	16.99	5.20	0.86 ^{**}	16.54
	C3	5.24	5.84	5.54	0.65 ^{**}	11.73	5.84	0.35 ^{**}	5.99
	C4	5.24	5.16	5.20	0.25	4.81	5.24	0.21	4.01
	C5	5.84	5.24	5.54	0.29 [*]	5.23	5.84	−0.01	−0.17
	C6	5.84	5.06	5.45	1.38 ^{**}	25.32	5.84	0.99 ^{**}	16.95
	C7	4.80	5.84	5.32	0.70 ^{**}	13.16	5.84	0.18	3.08
	C8	7.24	5.16	6.20	0.32 [*]	5.16	7.24	−0.72 ^{**}	−9.94
	C9	7.24	5.84	6.54	1.20 ^{**}	18.35	7.24	0.50 ^{**}	6.91
地径 Ground diameter /cm	C1	14.20	13.34	13.77	−0.36	−2.61	14.20	−0.79 [*]	−5.56
	C2	14.20	15.76	14.98	0.35 ^{**}	2.34	15.76	−0.43	−2.73
	C3	13.34	17.62	15.48	−0.12	−0.78	17.62	−2.26 ^{**}	−12.83
	C4	12.60	15.76	14.18	0.98 [*]	6.91	15.76	−2.56 ^{**}	−16.24
	C5	17.62	12.60	15.11	−0.75	−4.96	17.62	−3.26 ^{**}	−18.50
	C6	17.62	15.66	16.64	0.08	0.48	17.62	−0.90	−5.11
	C7	13.34	17.62	15.48	−0.93	−6.01	17.62	−3.07 ^{**}	−17.42
	C8	18.02	15.76	16.89	0.33	1.95	18.02	−0.80	−4.44
	C9	18.02	17.62	17.82	0.97	5.44	18.02	0.77	4.27
冠径 Crown diameter /m	C1	4.44	4.94	4.69	0.13	2.77	4.94	−0.12	−2.43
	C2	4.44	4.52	4.48	0.35 ^{**}	7.81	4.52	0.31 ^{**}	6.86
	C3	4.04	5.06	4.55	0.60 ^{**}	13.19	5.06	0.09	1.78
	C4	4.04	4.52	4.28	0.30 [*]	7.01	4.52	0.06	1.33
	C5	5.06	4.04	4.55	0.28 [*]	6.15	5.06	−0.23 [*]	−4.55
	C6	5.06	5.44	5.25	0.32	6.10	5.44	0.13	2.39
	C7	4.94	5.06	5.00	0.08	1.60	5.06	0.02	0.40
	C8	5.66	4.52	5.09	0.10	1.96	5.66	−0.47 ^{**}	−8.30
	C9	5.66	5.06	5.36	0.29 ^{**}	5.41	5.66	−0.01	−0.18
一年生枝长 Annual branch length /cm	C1	31.13	42.23	36.68	6.11 ^{**}	16.66	42.23	0.56	1.33
	C2	31.13	34.28	32.71	6.97 ^{**}	21.31	34.28	5.40 ^{**}	15.75
	C3	31.67	32.65	32.16	12.02 ^{**}	37.38	32.65	11.53 ^{**}	35.31
	C4	31.67	34.28	32.98	12.28 ^{**}	37.24	34.28	10.98 ^{**}	32.03
	C5	32.65	31.67	32.16	14.28 ^{**}	44.40	32.65	13.79 ^{**}	42.24
	C6	32.65	36.51	34.58	3.41 [*]	9.86	36.51	1.48 [*]	4.05
	C7	42.23	32.65	37.44	1.95	5.21	42.23	−2.84 [*]	−6.73
	C8	42.65	34.28	38.47	5.22 ^{**}	13.57	42.65	1.04	2.44
	C9	42.65	32.65	37.65	4.33 ^{**}	11.50	42.65	−0.67	−1.57

续表 4 Continued Table 4									
性状 Trait	杂交组合 Hybrid combinations	母本 Female	父本 Male	中亲值 MPV	中亲优势 <i>H_m</i>	中亲优势率 <i>RH_m</i> /%	高亲值 <i>BPV</i>	超亲优势 <i>H_b</i>	超亲优势率 <i>RH_b</i> /%
一年生枝粗 Annual branch diameter /mm	C1	5.21	5.87	5.54	0.39	7.04	5.87	0.06	1.02
	C2	5.21	5.71	5.46	0.90**	16.48	5.71	0.65**	11.38
	C3	4.21	5.85	5.03	1.45**	28.83	5.85	0.63**	10.77
	C4	4.21	5.71	4.96	1.46**	29.44	5.71	0.71**	12.43
	C5	5.85	4.21	5.03	1.86**	36.98	5.85	1.04**	17.78
	C6	5.85	4.45	5.15	0.40*	7.77	5.85	−0.30	−5.13
	C7	5.87	5.85	5.86	0.16	2.73	5.87	0.15	2.56
	C8	6.45	5.71	6.08	0.47**	7.73	6.45	0.10	1.55
	C9	6.45	5.85	6.15	0.53**	8.62	6.45	0.23	3.57
节间距 Internodal distance /cm	C1	1.87	2.57	2.22	0.44**	19.82	2.57	0.09	3.50
	C2	1.87	2.29	2.08	0.39**	18.75	2.29	0.18*	7.86
	C3	2.37	1.93	2.15	0.56**	26.05	2.37	0.34**	14.35
	C4	2.37	2.29	2.33	0.39**	16.74	2.37	0.25**	10.55
	C5	1.93	2.37	2.15	0.52**	24.19	2.37	0.30**	12.66
	C6	1.93	2.29	2.11	0.21*	9.95	2.29	0.03	1.31
	C7	2.57	1.93	2.25	0.33**	14.67	2.57	0.01	0.39
	C8	2.79	2.29	2.54	0.38**	14.96	2.79	0.13*	4.66
	C9	2.79	1.93	2.36	0.37**	15.68	2.79	−0.06	−2.15

注：* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著。F₁ 群体中亲优势、超亲优势显著性检验分别为 F₁ 单株目标性状平均值与中亲值和高亲值的 *t* 检验结果

Note: * and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 levels, respectively. The significance test of mid-parent heterosis and heterobeltiosis were *t* test results of F₁ and mid-parents value, F₁ and high parent value, respectively



1~7 分别代表 YLZ 1、YLZ 2、YLZ 14、YLZ 15、YLZ 24、YLZ 26 和魁栗

图 1 7 个亲本 DNA 聚丙烯酰胺凝胶电泳图

1—7 indicate YLZ 1, YLZ 2, YLZ 14, YLZ15, YLZ 24, YLZ 26 and Kuili, respectively

Fig.1 Polyacrylamide gel electrophoresis of 7 parents DNA

系最近。再从 7 个亲本 UPGMA 法聚类树状图(图 2)来看,在遗传距离 0.42 处,可将 7 个亲本分为 A、B 两类,其中 YLZ 24 单独聚为 A 类,而其余 6 个亲本聚为 B 类,表明锥栗种群内部可能存在较大的遗传分化,可以为栗属杂交育种提供丰富的亲本材料;在遗传距离 0.38 处,B 类群又可分为 B1 和 B2 两个亚类,其中 YLZ 15 与‘魁栗’能够聚为 1 个亚类,说明 YLZ 15 与‘魁栗’可能存在着基因渐渗的现象。

2.4 亲本间遗传距离与杂种优势相关性分析

利用 Graphpad prism8.0 软件将亲本间遗传距离分别与各自杂交子代生长、枝条性状的中亲和超亲优势进行相关性分析(表 7),结果表明,杂交子代 3 个枝条性状的中亲或超亲优势与亲本遗传距离间均存在正相关关系。由图 3 散点图可以看出,在亲本遗传距离 0.216 9~1.113 5 范围内,随着亲本遗传距离的增大,一年生枝长、一年生枝粗及节间距的

表 5 7 个栗亲本群体 28 对 SSR 引物的遗传参数

Table 5 Genetic parameters of 28 pairs of SSR primers in 7 chestnut parent populations

引物名称 Marker	N_a	N_e	I	PIC	H_o	H_e	N_m
CsCAT3	4	3.27	1.25	0.694	0.252 7	0.747 3	0.644 7
CsCAT5	5	4.08	1.49	0.755	0.186 8	0.813 2	0.328 1
CsCAT8	3	2.33	0.96	0.571	0.384 6	0.615 4	0.416 7
CsCAT38	4	3.38	1.30	0.704	0.241 8	0.758 2	0.170 7
CsCAT15	4	2.88	1.20	0.653	0.296 7	0.703 3	0.194 4
CsCAT18	5	2.23	1.13	0.551	0.406 6	0.593 4	0.269 2
CsCAT33	4	2.80	1.17	0.643	0.307 7	0.692 3	0.312 5
CsCAT41	4	3.27	1.28	0.694	0.252 7	0.747 3	0.403 8
CmTCR15	4	2.97	1.20	0.663	0.285 7	0.714 3	0.119 3
CmTCR25	5	3.50	1.39	0.714	0.230 8	0.769 2	0.583 3
CmTCR19	4	3.38	1.27	0.704	0.241 8	0.758 2	0.612 5
CmTCR22	4	2.97	1.23	0.663	0.285 7	0.714 3	0.456 5
CmTCR13	3	2.39	0.98	0.582	0.373 6	0.626 4	0.241 4
CmTCR6	5	4.67	1.57	0.786	0.153 8	0.846 2	0.208 3
ICMA012s	4	3.38	1.30	0.704	0.241 8	0.758 2	0.388 9
ICMA017s	4	3.63	1.33	0.725	0.219 8	0.780 2	0.362 1
ICMA016	3	2.65	1.03	0.622	0.329 7	0.670 3	0.552 6
ICMA018	4	2.80	1.17	0.643	0.307 7	0.692 3	0.031 3
ICMA014	5	3.50	1.40	0.714	0.230 8	0.769 2	0.166 7
EMCs15	5	3.63	1.44	0.724	0.219 8	0.780 2	0.243 1
EMCs4	4	3.38	1.27	0.704	0.241 8	0.758 2	0.170 7
KT010a	4	3.38	1.30	0.704	0.241 8	0.758 2	0.388 9
KT014a	4	2.97	1.20	0.663	0.285 7	0.714 3	0.068 6
KT024a	5	3.50	1.40	0.714	0.230 8	0.769 2	0.250 0
PRD21	4	3.77	1.36	0.735	0.208 8	0.791 2	0.350 0
PRD26	4	3.38	1.30	0.704	0.241 8	0.758 2	0.257 4
PRD52	3	2.00	0.83	0.500	0.461 5	0.538 5	0.187 5
PRA86	4	2.80	1.17	0.643	0.307 7	0.692 3	0.200 0
均值/Mean	4.1	3.17	1.25	0.674	0.273 9	0.726 1	0.265 0

表 6 亲本间遗传距离

Table 6 Genetic distance between parents

亲本 Parent	魁栗 Kuili	YLZ 26	YLZ 24	YLZ 15	YLZ 14	YLZ 2
YLZ 26	0.649 6					
YLZ 24	0.770 3	0.761 9				
YLZ 15	0.536 8	0.752 8	0.852 0			
YLZ 14	0.809 6	0.692 0	0.645 2	0.782 1		
YLZ 2	0.841 8	0.836 0	0.858 2	0.636 9	0.332 9	
YLZ 1	0.682 8	0.472 2	1.113 5	0.893 7	0.216 9	0.574 5

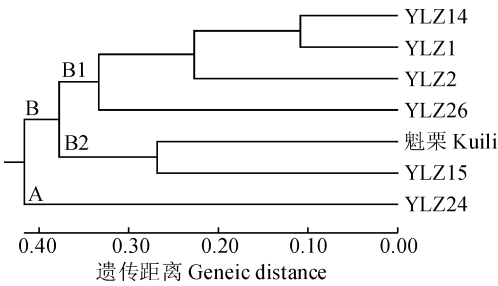


图 2 7 个亲本 UPGMA 法聚类树状图
Fig. 2 UPGMA clustering tree of 7 parents

表 7 杂种优势与亲本间遗传距离的相关系数

Table 7 Coefficient of correlation between heterosis and genetic distance between parents

性状 Trait	中亲优势 H_m		超亲优势 H_b	
	相关系数 R	$P > F$	相关系数 R	$P > F$
树高 Height	-0.297 0	0.437 7	0.041 0	0.916 7
地径 Ground diameter	0.107 7	0.782 7	-0.203 5	0.599 4
冠径 Crown diameter	0.729 2 *	0.025 8	0.049 4	0.899 6
一年生枝长 Annual branch length	0.910 4 **	0.000 6	0.900 8 **	0.000 9
一年生枝粗 Annual branch diameter	0.900 4 **	0.000 9	0.733 2 *	0.024 6
节间距 Internodal distance	0.756 1 *	0.018 4	0.804 3 **	0.009 0

注：* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平相关性显著
Note: * and ** indicate significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively

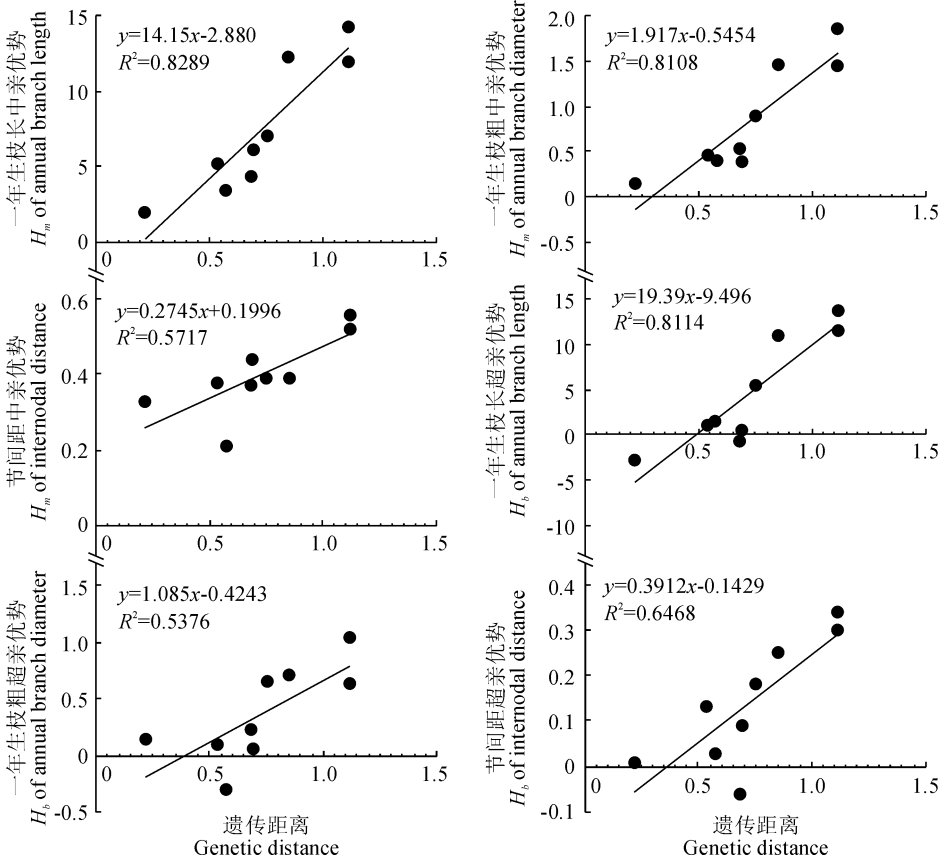


图 3 亲本遗传距离与杂种优势散点图
Fig. 3 Scatter plot of genetic distance and heterosis of parents

3 讨论

一直以来,杂交育种周期长、育种效率低都是困扰林木育种研究的一个重大难题,如何通过林木杂交后代早期性状进行预先选择已成为林木杂交育种研究的又一重大热点,为此国内外育种学家们曾开展了大量的研究工作,但研究多集中于鹅掌楸^[17]、杉木^[18-19]、桉树^[20-21]等用材林树种的木材产量及品质方面;而经济林果树的选育目标主要集中在产量、品质等果实性状,通过苗期性状筛选出的结果具有不确定性,这大大加大了果树早期选择的难度。在长期的研究中发现,果树的一些生长性状(如地径、冠幅)、枝条性状与果实及产量性状具有密切相关性^[9,22-23],利用其对果树进行筛选具有一定的可行性。因此,对果树幼林期生长、枝条性状的遗传变异及杂种优势的研究可为果树的早期筛选提供一定的理论指导。

变异系数的大小反映着不同品种及个体间固有特征的差异,是性状遗传稳定性的具体体现,变异系数越大,性状离散程度越大,遗传背景越丰富,越具有选择优株的潜力^[24]。本研究中,栗属杂交组合 F_1 代幼林期生长、枝条性状的变异系数范围为 6.60%~27.69%,变异程度较大,这与前人关于板栗杂交后代坚果性状的研究结果较为一致^[7-8]。其中,本研究各组合中 C5 组合子代的一年生枝长、C1 组合子代的冠径和节间距,以及 C6 组合子代的树高、地径和一年生枝粗分别呈现最大的变异系数,表明这 3 个组合具有较大的筛选潜力。本研究的遗传传递力和广义遗传力的分析结果显示,栗类杂交子代生长、枝条性状受遗传影响较大,具有较高的稳定性。同时,本研究还发现一些单一性状最突出的个体,并不一定出现在平均值表现最高的杂交组合子代群体中,如组合 C3 的冠径平均值(5.15 m)小于组合 C9 (5.65 m),组合 C6 的一年生枝条粗度平均值(5.55 mm)小于组合 C5(6.89 mm),但却分别出现了 235 个杂交子代中冠幅、一年生枝粗最大的个体;因此,在进行栗属杂交育种改良时,既需要考虑杂交子代群体的平均表现,又需要关注相对弱势群体的极端性状个体,才更能够提高育种效率。

杂种优势是生物界普遍存在的一种现象^[25]。有效利用杂种优势不但可以提高植物产量,还可改良品质以及增强植物的抗逆性、抗病性,因而其自提出以来,已在果树杂交育种中得到广泛应用。然而,多年来栗属杂交育种虽已开展了大量的研究,且获

得了一批优良杂交品系,但至今为止关于栗属植物杂交子代性状尤其是幼林期生长、枝条性状的杂种优势研究却鲜有报道。本研究中,栗属 9 个杂交组合子代各性状的平均值大都高于中亲值,表现出明显杂种优势现象,此现象与前人对核桃(*Juglans regia* L.)^[26]、桃(*Amygdalus persica* L.)^[27]、龙眼(*Dimocarpus longana* Lour.)^[28]等植物的研究结果基本一致。同时,组合 C3、C4 和 C5 的子代一年生枝长、一年生枝粗和节间距均值均明显高于双亲,表现出较强的超亲优势,推测该 3 个组合杂交子代枝条性状的遗传除了受基因的加性效应外还受一定非加性效应影响^[6,29]。

亲本遗传距离与杂种优势间关系的研究,目前尚无定论。王晓阳等^[30]在对鹅掌楸苗期生长性状杂种优势的研究中指出亲本遗传距离与生长杂种优势之间无显著的相关性。而 Zhang 等^[31]、Dong 等^[32]关于马尾松(*Pinus massoniana* L.)的研究却一致得出亲本遗传距离与 F_1 代生长性状杂种优势具有显著的正相关关系,可以利用一定水平的遗传距离对子代杂种优势进行预测。基于前人研究基础,本研究通过 SSR 分子标记探索了栗属杂交亲本遗传距离与杂种优势间的关系。28 对引物对 7 个亲本扩增的结果满足遗传距离与杂种优势的分析要求,遗传距离与杂种优势相关性及一元回归分析表明,栗属杂交亲本遗传距离与杂交子代枝条性状杂种优势存在显著的线性关系,亲本遗传距离越大,杂交子代杂种优势越明显。此研究结果与前人在马尾松(*Pinus massoniana*)生长性状杂种优势与遗传距离间关系的研究结果较为一致^[31-32]。此外,本研究还发现,‘魁栗’(板栗品种)与 YLZ 15(锥栗)的亲缘关系较近,且二者在遗传距离 0.38 处可单独聚为一个亚类。出现此现象的原因可能是本次试验所选亲本‘魁栗’与 YLZ 15 均来自浙江中南部,二者的地理位置相距较近,在长期的人类活动或自然条件的影响下出现混生现象。刘莹等^[33]关于天然同域居群的板栗和锥栗叶表型的研究表明在板栗、锥栗重叠分布区域可能有二者的杂交个体存在。据此推测‘YLZ 15’可能是野生锥栗与板栗‘魁栗’在浙江中南部混生地帶自然杂交形成的杂种。

4 结论

本试验通过对栗属 9 个杂交组合 235 个杂交子代的生长、枝条性状遗传变异规律及杂种优势的研究发现板栗、锥栗种内和种间杂交子代幼林期生长、

枝条性状存在丰富的遗传多样性,平均变异系数为 6.60%~27.69%,具有较大选择潜力。各性状的中亲优势率为-6.01%~44.40%,除地径外,其他 5 个性状多表现出明显的杂种优势。广义遗传力和遗传传递力的分析表明杂交子代生长及枝条性状受遗

传影响较大,具有较高的遗传稳定性。亲本遗传距离与杂种优势间关系的研究表明,亲本遗传距离与一年生枝长、一年生枝粗及节间距的杂种优势均存在显著的线性关系,随遗传距离增大杂种优势增强。

参考文献:

[1] 张宇和,柳 鑾,梁维坚,等. 中国果树志:板栗榛子卷[M]. 北京:中国林业出版社,2005: 9-17.

[2] 江锡兵,汤 丹,龚榜初,等. 基于 SSR 标记的板栗地方品种遗传多样性与关联分析[J]. 园艺学报,2015, **42**(12): 2 478-2 488.

JIANG X B, TANG D, GONG B C, *et al.* Genetic diversity and association analysis of local cultivars of Chinese chestnut based on SSR makers[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(12): 2 478-2 488.

[3] 高 华,赵政阳,王雷存,等. 苹果新品种‘瑞雪’的选育[J]. 果树学报,2016, **33**(3): 374-377.

GAO H, ZHAO Z Y, WANG L C, *et al.* Breeding report of a new apple cultivar ‘Ruixue’[J]. *Journal of Fruit Science*, 2016, **33**(3): 374-377.

[4] 牛 良,鲁振华,崔国朝,等. 早熟油桃新品种‘中油 13 号’的选育[J]. 果树学报,2017, **34**(4): 129-131.

NIU L, LU Z H, CUI G C, *et al.* ‘CN 13’ an early ripening nectarine cultivar[J]. *Journal of Fruit Science*, 2017, **34**(4): 129-131.

[5] 杨 健,王 龙,王苏珂,等. 极早熟梨新品种——‘早酥蜜’的选育[J]. 果树学报,2015, **32**(6): 1 283-1 285.

YANG J, WANG L, WANG S K, *et al.* A new extra early ripening and high quality pear cultivar—‘Zaosumi’[J]. *Journal of Fruit Science*, 2015, **32**(6): 1 283-1 285.

[6] 王广鹏,孔德军,刘庆香. 板栗杂交后代 3 个重要经济性状的遗传特点[J]. 华北农学报,2009, **24**(增刊): 102-104.

WANG G P, KONG D J, LIU Q X. Inheritance characters of three economic characteristics of crossed chestnut progeny[J]. *Acta Agriculturae Boreali Sinica*, 2009, **24** (Supplement): 102-104.

[7] LIU G B, LAN Y P, YAO Y W, *et al.* Genetic variation of nut morphological traits in crossed chestnut progenies [J]. *Acta Agriculturae Boreali Sinica*, 2011, **26**(5): 117-121.

[8] 纪飞杨,张惠真,王广鹏,等. 正反交后代坚果性状遗传倾向研究[J]. 北京农学院学报,2018, **33**(4): 18-22.

J I F Y, ZHANG H Z, WANG G P, *et al.* Studies on genetic tendency of nut characters in the progenies of reciprocal crosses in *Castanea mollissima* [J]. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2018, **33**(4): 18-22.

[9] BAYAZIT S. Determination of relationships among kernel percentage and yield characteristics in some Turkish walnut genotypes by correlation and path analysis[J]. *Journal of Animal & Plant Sciences*, 2012, **22**(2): 513-517.

[10] 张 莹,曹玉芬,霍宏亮,等. 基于枝条和叶片表型性状的梨种质资源多样性[J]. 中国农业科学,2018, **51**(17): 122-138.

ZHANG Y, CAO Y F, HUO H L, *et al.* Diversity of pear germplasm resources based on twig and leaf phenotypic traits [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, **51**(17): 122-138.

[11] 李 颖,张树航,郭 燕,等. 中国板栗 9 个结果母枝相关表型性状遗传多样性研究 [J]. 园艺学报, 2019, **46** (3): 453-463.

LI Y, ZHANG S H, GUO Y, *et al.* Genetic diversity analysis of several phenotypic traits related to biennial bearing branch in Chinese chestnut [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2019, **46** (3): 453-463.

[12] NISHIO S, TAKADA N, YAMAMOTO T, *et al.* Mapping and pedigree analysis of the gene that controls the easy peel pellicle trait in Japanese chestnut (*Castanea crenata* Sieb. et Zucc.) [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2013, **9**(3): 723-730.

[13] 顾 竞,李 玲,宗绪晓,等. 豌豆种质表型性状 SSR 标记关联分析[J]. 植物遗传资源学报,2011, **12**(6): 833-839.

GU J, LI L, ZONG X X, *et al.* Association analysis between morphological traits of pea and its polymorphic SSR markers [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, **12** (6): 833-839.

[14] 赵 爽,任俊杰,石鹤飞,等. 早熟核桃叶片性状遗传规律研究[J]. 植物遗传资源学报,2015, **16**(3): 659-663.

ZHAO S, REN J J, SHI H F, *et al.* Study on leaf traits genetic law of precocious walnut [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2015, **16**(3): 659-663.

[15] 刁松峰,李芳东,段 伟,等. 柿杂交 F₁ 代叶表型遗传多样性研究[J]. 中国农业大学学报,2017, **22**(2): 32-44.

DIAO S F, LI F D, DUAN W, *et al.* Genetic diversity of phenotypic traits of leaves in F₁ progeny of persimmon [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2017, **22** (2): 32-44.

[16] DU Q Z, WANG B W, WEI Z Z, *et al.* Genetic diversity and population structure of Chinese white poplar (*Populus tomentosa*) revealed by SSR markers [J]. *The Journal of Heredity*, 2012, **103**(6): 853-862.

[17] 李 斌,顾万春. 鹅掌楸主要木材性状早期选择可行性研究 [J]. 林业科学,2002, **38**(6): 43-48.

LI B, GU W C. Study on feasibility of earlier selection of main wood characteristics in *Liriodendron chinense* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, **38**(6): 43-48.

[18] 郑仁华,施季森,肖 晖,等. 杉木第3代种质资源自由授粉子代生长性状遗传变异及早期选择[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2014,**38**(6): 38-42.
ZHENG R H,SHI J S,XIAO H,*et al.* Genetic variation and early selection of growth traits in 8-year-old open-pollinated progenies of the 3rd germplasm of Chinese fir[J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition), 2014,**38**(6): 38-42.

[19] TRIEU N B,DING G,CHEN Y,*et al.* Evaluation and early selection of Chinese fir provenances in Vietnam[J]. *Journal of Forest & Environment*,2016,**36**(1): 92-97.

[20] JEAN M B,PHILIPPE V,RACHEL A S,*et al.* Early selection of *Eucalyptus* clones in retrospective nursery test using growth,morphological and dry matter criteria,in Republic of Congo[J]. *Journal of the South African Forestry Association*,2011,**200**(1): 5-17.

[21] 熊 涛,邓冬丽,王建忠,等. 赤桉第二代家系遗传变异及早期选择研究[J]. 中南林业科技大学学报,2017,**37**(5): 31-35.
XIONG T,DENG D L,WANG J Z,*et al.* Genetic variation and early selection of second generation breeding population of *Eucalyptus camaldulensis*[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*,2017,**37**(5): 31-35.

[22] 徐 宁,朱建华,彭宏祥,等. 不同荔枝品种结果母枝与果实性状的相关分析[J]. 热带作物学报,2010,**31**(1): 31-34.
XU N,ZHU J H,PENG H X,*et al.* Correlation analysis of fruiting maternal branch and fruit characters of different *Litchi chinensis* varieties [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*,2010,**31**(1): 31-34.

[23] 张 琦,姜 喜,张绪萍. 香梨杂种后代营养枝叶片与果实性状的相关性研究[J]. 中国农学通报,2011,**27**(19): 205-209.
ZHANG Q,JIANG X,ZHANG X P. Study on correlation between leaf of vegetative shoot character and fruit character in hybrid progeny of fragrant pear[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*,2011,**27**(19): 205-209.

[24] ALIZADEH K,FATHOLAH S,DASILVA J A. Variation in the fruit characteristics of local pear (*Pyrus* spp.) in the Northwest of Iran[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*,2015,**62**(5): 635-641.

[25] 李义良,赵奋成,吴惠娜,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 elliotii* × *P. caribaea* based on SSR molecular markers[J]. *Forest Research*,2012,**25**(2): 138-143.

[26] 张 雨,方文亮,杨 杨,等. 核桃杂交 F₁ 代坚果品质主要性状遗传分析[J]. 西南农业学报,2004,**17**(B05): 461-466.
ZHANG Y,FANG W L,YANG Y,*et al.* Genetic analysis on main characters of F₁ generation of hybridization of *Juglans*. [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2004,**17**(B05): 461-466.

[27] 张斌斌,姜卫兵,韩 键,等. 桃光合性状杂种优势研究[J]. 园艺学报,2011,**38**(1): 25-34.
ZHANG B B,JIANG W B, HAN J,*et al.* Research on heterosis of photosynthetic characteristics of peach[J]. *Acta Horticulturae Sinica*,2011,**38**(1): 25-34.

[28] 许 玲,魏秀清,章希娟,等. 龙眼正反交杂种后代果实经济性状遗传倾向研究 [J]. 热带作物学报,2015,**36**(2): 224-228.
XU L,WEI X Q,ZHANG X J,*et al.* Genetic tendency of fruit electric characters in reciprocal crosses hybrid progeny of longan[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*,2015,**36**(2): 224-228.

[29] 谭 伟,李晓梅,董志刚,等. 毛欧杂种‘2-1-3’杂交 F₁ 代果实性状遗传倾向分析[J]. 果树学报,2018,**35**(12): 1 444-1 454.
TAN W,LI X M,DONG Z G,*et al.* Inheritance trend of the fruit traits of F₁ grape progenies of two crossing combinations with‘2-1-3’(*Vitis quinquangularis* × *Vitis vinifera*) as the female parent[J]. *Journal of Fruit Science*,2018,**35**(12): 1 444-1 454.

[30] 王晓阳,李火根. 鹅掌楸苗期生长杂种优势的 SSR 分析[J]. 林业科学,2011,**47**(4): 57-62.
WANG X Y,LI H G. Possible mechanism analysis for heterosis of hybrid *Liriodendron chinese* based on seedling growth and SSR markers[J]. *Scientia Silvae Sinicae*,2011,**47**(4): 57-62.

[31] ZHANG Y,YANG Q, ZHOU Z,*et al.* Divergence among Masson pine parents revealed by geographical origins and SSR markers and their relationships with progeny performance [J]. *New Forests*, 2013, **44**(3): 341-355.

[32] 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): 66-75.

[33] 刘 莹,宁祖林,王 静,等. 板栗和锥栗天然同域居群的叶表型变异研究[J]. 武汉植物学研究,2009,**27**(5): 480-488.
LIU Y,NING Z L,WANG J,*et al.* Study on leaf phenotypic variation of a sympatric population of *Castanea mollissima* and *C. henryi* [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009,**27**(5): 480-488.

(编辑:裴阿卫)