

黄金凤,王冬梅,闫忠业,等. 苹果遗传图谱的构建与 QTL 定位研究进展[J]. 江苏农业科学,2016,44(2):4-8.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.02.002

苹果遗传图谱的构建与 QTL 定位研究进展

黄金凤,王冬梅,闫忠业,吕天星,王颖达,刘 志
(辽宁省果树科学研究所,辽宁营口 115009)

摘要:遗传图谱构建及 QTL 定位对苹果育种具有十分重要的意义,高密度饱和的遗传图谱是有效 QTL 定位的基础,QTL 定位是基因精细定位、克隆及后续指导育种实践的基础。综述了国内外苹果遗传图谱构建和 QTL 定位的研究进展,其中对图谱构建综述包括分子标记类型及数目、作图群体及群体大小的选择、图谱距离、连锁群数目等,QTL 定位综述内容包括国内外抗病、品质和农艺性状相关 QTL 的研究进展,同时对图谱构建及 QTL 定位中存在问题进行分析并对发展前景进行了展望。

关键词:苹果;遗传图谱;QTL 定位

中图分类号: S661.103 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)02-0004-05

苹果是世界上除柑橘和香蕉外的第三大水果,也是我国第一大水果。我国是世界第一大苹果生产国,苹果栽培面积、产量均占世界苹果总面积、总产量的 40% 以上^[1],因此,加快优良苹果品种选育对我国苹果产业发展具有十分重要的意义。果树常规育种手段主要是杂交育种、芽变选种,常规育种方法周期长,育种目标不够明确,带有一定的盲目性,而且效

率低,这些特点严重制约苹果育种产业的发展。分子标记技术能够显著缩短育种年限,未来分子标记育种将成为辅助常规育种的有效手段。利用分子标记技术构建饱和的遗传图谱,随后基于图谱对苹果的数量性状位点(quantitative trait locus,QTL)进行定位,是分子标记育种的重要组成部分。QTL 定位可以使作物复杂数量性状尤其是经济性状的遗传改良和分子操纵成为可能,具有巨大的应用前景^[2]。

收稿日期:2015-01-13

基金项目:现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-28);国家科技支撑计划(编号:2013BAD02B01-4)。

作者简介:黄金凤(1985—),女,辽宁阜新人,研究实习生,主要研究方向为分子标记辅助育种。E-mail:huangfeng1002@163.com。

通信作者:刘 志,博士,研究员,研究方向为分子标记辅助育种。E-mail:lnliuzhi@163.com。

1 苹果遗传图谱的构建

1.1 用于连锁图谱构建的分子标记

利用遗传重组率作为基因间的距离而得到的图谱称为遗传连锁图谱,将分子标记技术应用于遗传连锁图谱的构建便

[7]黄祖辉,黄宝连,顾益康,等. 成都市城乡统筹发展中的农村土地产权流转制度创新研究[J]. 中国土地科学,2012(1):21-26.

[8]闫贵壮. 城乡商贸一体化条件下的农村土地产权交易补偿机制研究[J]. 商业时代,2014(13):103-104.

[9]严 俊. 中国农村社会保障政策分析[D]. 北京:中共中央党校,2008:55-57.

[10]贺雪峰. 让进城失败农民有退路[J]. 决策,2014(4):21.

[11]简新华,黄 锬. 中国城镇化水平和速度的实证分析与前景预测[J]. 经济研究,2010(3):28-39.

[12]朱国芬,李俊奎. 农村城镇化进程中新生代农民工的境遇和出路[J]. 西北农林科技大学学报:社会科学版,2014(6):1-7.

[13]庄士成,王 莉. 社会融合困境与城镇化“陷阱”:一个经济社会学的分析视角[J]. 经济问题探索,2014(11):102-106,144.

[14]王建平,谭金海. 农民工市民化:宏观态势、现实困境与政策重点[J]. 农村经济,2012(2):89-92.

[15]桂家友. 公民权利平等视角下的农民市民化问题[J]. 南通大学学报:社会科学版,2012(4):56-62.

[16]李 宏. 中国城市化进程中土地产权交易研究[D]. 武汉:武汉理工大学,2005:101-105.

[17]王制浩. 土地产权交易的税收问题研究[D]. 昆明:昆明理工大学,2013:53-55.

[18]梁桂保,向为民. 用制度经济学分析土地产权交易中存在的问

题[J]. 重庆工学院学报,2004,18(2):68-70.

[19]张 磊,栾贵勤. 论政府介入土地产权交易的制度弊端[J]. 北方经贸,2002(11):16-17.

[20]陈峥珍. 土地产权交易的纳税筹划[J]. 财经界:学术版,2010(12):410-411.

[21]韩振燕,辛天霞. 产权理论与我国农村土地产权制度的改革[J]. 经济体制改革,2006(4):91-93.

[22]连雪君,毛雁冰,王红丽. 细碎化土地产权、交易成本与农业生产——来自内蒙古中部平原地区乌村的经验调查[J]. 中国人口·资源与环境,2014(4):86-92.

[23]杨宏力. 现行农村制度框架下的农民土地产权与交易成本[J]. 农村经济,2007(10):21-25.

[24]朱 怡,杨新海. 借鉴英国经验完善中国土地产权流转[J]. 国际城市规划,2007(2):78-82.

[25]王 曦. 统筹城乡发展中农村土地产权变更的补偿与交易机制[J]. 商业时代,2013(22):109-112.

[26]杨成林,何自力. 土地职能和土地产权制度选择——中国土地产权私有化有效性质疑[J]. 经济理论与经济管理,2011(10):22-30.

[27]李维庆. 我国农村土地产权制度的残缺及变革方向[J]. 中州学刊,2007(5):42-44.

[28]文宗瑜. 农村土地产权交易市场的建立及其监管[J]. 国有资产管理,2009(8):32-35.

产生了分子连锁图谱^[3]。最早被用于构建苹果遗传图谱的标记是同功酶标记和 RFLP (restriction fragment length polymorphism, 限制性片段长度多态性)、RAPD (random amplified polymorphic DNA, 随机扩增多态性 DNA) 标记^[4], 随后 AFLP (amplified fragment length polymorphism, 扩增片段长度多态性)、SCAR (sequence characterized amplified region, 序列特异扩增区域)、SSR (simple sequence repeats, 简单重复序列)、EST (expressed sequence tag, 表达序列标签)、ISSR (inter-simple sequence repeats, 简单重复序列间区)、SRAP (sequence-related amplified polymorphism, 相关序列扩增多态性标记) 等标记陆续被应用到遗传图谱构建上, 伴随着测序技术的发展, SNP (single nucleotide polymorphisms, 单核苷酸多态性) 也越来越多地被应用在遗传图谱构建上。相较之前的标记, SNP 不仅具有多态性好、广泛均匀分布于全基因组的特点, 而且随着高通量测序及生物信息学数据分析技术的发展, 可以实现大规模自动化检测^[5]。尽管构建图谱的标记方法很多, 但每种方法都有其优缺点, 因此, 可以将几种标记方法相结合应用于遗传图谱构建, 以发挥每种标记的优势, 最大程度覆盖苹果基因组, 更好地为性状定位甚至后续基因克隆、功能验证等服务。

1.2 苹果作图群体

果树为多年生木本, 具有生长周期长、基因组杂合度高等特点, 很难通过杂交获得纯系, 很难得到 F₂ 群体, 一度导致构建图谱工作难以开展。“双假测交” (double pseudo test cross) 理论的提出, 使得利用分子标记技术构建苹果的分子遗传图谱成为可能^[6]。其原理是高度杂合的果树品种亲本都相当于纯合亲本的杂种一代, 对亲本中所拥有的杂合位点而言, 杂交后代相当于“F₁”自交产生的“F₂”群体^[7]。因此, 苹果杂交群体 F₁ 代即可用于遗传作图, 大大简化并推动了苹果遗传图谱的构建工作^[8]。

1.3 分子连锁图谱的构建研究进展

自 1994 年 Hemmat 等构建了第 1 张苹果遗传图谱以来, 世界上至少有几十张遗传图谱被发表。以 Fiesta × Discovery 杂交 F₁ 群体的 267 个后代单株构建了目前认为是最完整、饱和度和最大的苹果遗传连锁图谱, 该图谱包含 840 个标记 (475 个 AFLP, 235 个 RAPD, 129 个 SSR, 1 个 SCAR 分子标记)^[9]。部分图谱的基本情况见表 1。从表 1 可以看出, 国外对苹果遗传图谱研究中作图群体大小均在 85 以上; 亲本包含品种、品系、砧木等; 标记类型从最初的同工酶标记到大规模测序开发 SNP 标记, 不断向前发展; 标记数目总体不断增加, 由最初的几百个上升到几千个; 随着标记数目的增加, 图谱距离也在不断扩大, 目前已发表的最大图谱距离为 1 454.6 cM; 连锁群最终稳定为 17 个, 与染色体组相对应。国内对苹果遗传图谱构建的研究开始较晚, 群体、标记数目相对较少, 有待进一步加强。

2 苹果 QTL 定位研究进展

苹果许多农艺性状如果实大小、产量、成熟期等都是数量性状。数量性状受多基因控制, 因此遗传基础比较复杂, 而且表型受环境因素影响较大, 变异呈现出一定的连续性。数量性状定位标记的实质是分析 QTL 与分子标记之间的关系。

目前苹果的许多 QTL 已被定位, 如抗病性、品质、产量等。

2.1 抗性相关 QTL

目前, 关于苹果抗性相关 QTL 研究较多 (表 2)。抗性相关 QTL 包括抗病性、抗逆性等, 抗病性研究包括抗黑星病、白粉病、轮纹病、斑点落叶病 (真菌病害)、火疫病、冠瘿病 (细菌病害), 其中研究较多的是抗黑星病方面: 利用 RAPD 标记寻找与抗黑星病基因连锁的标记, OPAM192200 和 OPAL07580 与 Vf 遗传距离为 (0.9 ± 0.9) cM^[27]。抗黑星病基因 *Vd3* 被定位到 LG1 上, 连锁的 SSR 标记 CH - Vf1, 遗传距离为 1 cM^[28]。研究表明, 抗黑星病基因 *Val* 被定位在 LG1 上, 与其连锁的分子标记为 SSR CH - Vf1 遗传距离为 1 cM, *Va2* 也在 LG1 上与 CH - Vf1 相距 15 cM^[29]。

2.2 品质相关 QTL

目前许多果实品质相关性状已被定位, 包括果皮颜色、果肉硬度、单果质量、可溶性固形物、果形、酸度、挥发性化合物、多酚化合物等一系列性状, 部分品质相关 QTL 定位情况见表 3。

2.3 农艺性状相关 QTL

利用 Wijcik McIntosh × NY 75441 - 58 杂交群体 F₁ 代 172 个个体, 构建遗传图谱, 高度增量、节间数、节间长、基直径增加、基底直径、分枝数等性状被定位, 可解释 6.6% ~ 41.6% 表型变异^[46]。3 个茎粗和 2 个叶片大小相关的 QTL 被定位, 5 个开花习性相关的 QTL 被定位在第 7、10、17 连锁群上^[47]。利用 SSR、AFLP 标记构建 Telamon × Braeburn 后代群体的图谱, 将控制柱型性状的 *Co* 基因定位在 Telamon 的第 15 连锁群上, 与其最近的连锁标记为 COL 和 ECAAMCGA385, 距离分别为 23.62、4.77 cM^[48]。A、B 2 个群体中初始营养芽分化时期相关的 QTL 均在第 9 连锁群上, 最多可分别解释 40.1%、44.6% 的表型变异^[49]。国内对农艺性状相关 QTL 研究相对较少。刘遵春等利用红富士 × 红肉苹果杂交群体定位叶片相关性状的 QTL 共 20 个分布于 1、2、3、4、5、7、8、10、11、12、16 连锁群上, 可解释 11.63% ~ 16.36% 的表型变异^[50]。

3 问题与展望

3.1 遗传图谱构建存在问题

目前苹果遗传图谱标记少, 除 SNP 标记外, 一般定位到遗传图谱上的标记多为几百个, 基本没有上千, 而且开发标记成本也比较高, 图谱的密度以及均匀度不够。由于遗传图谱构建作者各自选用不同的作图群体、标记类型, 使得很难将多个图谱整合加以利用。

3.2 QTL 定位存在问题

QTL 定位是分子遗传图谱构建的重要应用之一, 只有把相应的目标基因定位于图谱上, 才能发挥图谱的遗传育种作用^[51]。目前苹果 QTL 数目少, 一些重要性状有待于进一步定位, 标记与性状间距离较大, 后续基因定位, 功能验证不足。当前分子标记辅助的定位只能是初级定位, 仅有少部分进行了精细定位或者克隆并应用到了育种实践, 大多分子标记定位的位置、效应随材料、时间、地点而异, 而且成本较高, 所以很少真正与高产育种实践结合起来^[52]。

3.3 发展前景的展望

目前, 苹果全基因组序列测序工作已经完成, 将大大加快

表 1 苹果遗传图谱构建研究进展

分类	群体大小	亲本	标记类型	标记数目 (个)	图谱距离 (cM)	连锁群
国外研究进展	—	Romebeauty × White Ange ^[4]	Isozyme、RFLP、RAPD	156、253	950	24、21
	114、172	Wijcik McIntosh × NY 75441 – 67; Wijcik McIntosh × NY 75441 – 58 ^[10]	RAPD	238、110、183	1 206	19、16、18
	152	Prima × Fiesta ^[11]	RAPD、RFLP、SSR、 AFLP、SCAR、 Isozyme markers	290	984	17
	112	Fiesta × Discovery ^[12]	SSR	200、220	914.2、 1 015	17
	267	Fiesta × Discovery ^[9]	AFLP、RAPD、 SSR、SCAR	475、235、 129、1	1 143.8、 1 454.6	17
	257	Telamon × Braebum ^[13]	AFLP、SSR	259、264	1 039、 1 245	17
	267	Fiesta × Discovery ^[14]	SSR	148	1 145.3、 1 417.1	17
	83、72	Ralls Janet × Delicious ^[15]	AFLP、SSR、 RAPD、EST	346、300	1 082、 1 031	17
	149、204、 149、174	Discovery × TN10 – 8; Fiesta × Discover- y; Discovery × Prima; Durello di Forli × Fiesta ^[16]	SSR、RAPD、Isozymes	255、423、 278、334	772、888、 1038、833	17
	94	Malling 9 × Robusta 5 ^[17]	SSR、SCAR、SNP、 RAPD、EST – SSR	224、1814、 42、47	1 175.7、 1 086.7	17
	188	Royal Gala × PI 613988 ^[18]	SSR	180、190	1 387.0、 1 283.4	17
	140	M. 27 × M. 116 ^[19]	SSR、self – incompati- bility locus	324	1 229.5	17
	121、399	Prima × Fiesta ^[20]	DArT	247、260	—	17
	140	M432 progeny ^[21]	SNP、SSR、S – locus	2、272、306、1	1 282.20	17
	88、128、130	Honeycrisp × Monark; Honeycrisp × Gala; Honeycrisp × MN1764 ^[22]	SNP	1 018、 1 042、 1 041	1 340.20、 1 097.55、 1 350.29	17
	89	Golden Delicious × Scarlet Spur ^[23]	SNP	3 967	1 272	17
国内研究进展	34	秦冠 × 富士	RAPD	188	440.7、 401.9	11、12
	94	特拉蒙 × 富士 ^[24]	SRAP、AFLP、形态学 标记	133、31、1	1127.6	18
	110	富士 × 夏红肉 ^[25]	SSR、SRAP	175、105	1 299.7	17
	158	秦冠 × 富士 ^[26]	SSR	27	227.7	10

表 2 苹果抗性相关 QTL 研究进展

分类	性状	亲本	QTL 数目	标记类型	连锁群	贡献率(%)
国外研究进展	fire blight resistance (抗火疫病)	Fiesta × Discovery ^[30]	1	AFLP、 SSR、RAPD	Fiesta 7	38.0
	powdery mildew resistant (抗白粉病)	Discovery × TN10 – 8 ^[31]	7	AFLP、 SSR、Risozyme	1、2、8、10、13、 14、17	7.5 ~ 27.4
	aphid resistance (抗蚜虫)	Fiesta × Discovery ^[32]	2	AFLP、 SSR、RAPD	Fiesta; 17、 Fiesta; 7	28.3、50.2
	rst mite resistant (抗锈螨)	Fiesta × Discovery ^[33]	2	AFLP、 SSR、RAPD	7	11.0、16.6
	crown gall resistance (抗冠瘿病)	JM7 × <i>M. sieboldii</i> Sanashi 63 ^[34]	1	SSR	2	75.3 ~ 84.3
	scab resistant(抗黑星病)	Royal Gala × PI613988 ^[18]	4	SSR	2	
国内研究进展	抗枝干轮纹病性状	舞姿 × 短枝富士 ^[35]	1	SSR	11	
	斑点落叶病感病性	紫塞明珠 × 富士 ^[36]	18	SSR、SNP 等	7、8、9、12、17	7.0 ~ 65.9
	果实轮纹病抗病性	红玉 × 金冠 ^[37]	29	SSR	5、10、12、15、27	0.6 ~ 16.1

表 3 苹果品质相关 QTL 研究进展

分类	性状	亲本	QTL 数目	标记类型	连锁群	贡献率(%)
国外研究进展	果实品质	Telamon × Braeburn ^[38]	74	SSR、AFLP	2、3、5、6、8、9、10、13、14、15、16、17	5.2 ~ 34.2 (2004) ; 6.2 ~ 76.9 (2005)
	挥发性化合物	Discovery × Prima ^[39]	48	AFLP、SSR	1、2、3、5、6、7、9、11、12、15、16、17	12.1 ~ 73.4
	多酚化合物	Royal Gala × Braeburn ^[40]	79	SNP	1、6、7、9、13、14、15、16、17	5.0 ~ 71.8
	苹果酸	Jonathan × Golden Delicious ^[41]	1	SSR	Jonathan,8	- 13.5
	挥发性有机化合物	Fuji × Delearly ^[42]	77	SNP、SSR	2、3、4、5、11、13、14、15、16、17	26.0 ~ 68.9
	果实品质	Co - op 17 × Co - op 16 ^[43]	2	SSR 等	3、5	15.4 ~ 46.4 ; 18.3 ~ 21.9
	果实品质	Fuji × Delearly (FD) ; Fuji × Cripps. Pink _ PinkLady® (FPL) ; Golden Delicious × Scarlet (GDS) ; Golden Delicious × Braeburn (GDB) ^[44]	19、14、16、7	SSR、SNP	FD;3、4、6、7、9、10、11、12、15、17;FPL;3、4、5、7、8、9、16; GDS:1、4、5、8、9、10、15;GDB:2、7、9、11、15、16	15.8 ~ 60.2 ; 18.4 ~ 35.6 ; 8.1 ~ 77.4 ; 20.4 ~ 65.9
国内研究进展	果形	特拉蒙 × 富士	1	AFLP、SRAP	16	
	酸度	短枝富士 × 粉红女士 ^[45]	1	SSR	6	
	果形	红玉 × 金冠	SSR:19、SNP:16	SSR、SNP	较多不列举	5.5 ~ 13 ; 6.2 ~ 18.3

苹果功能基因研究步伐,随着分子生物学技术的发展和生物信息学的应用,高密度遗传图谱的构建,影响苹果产量、品质、抗性的 QTL 数目、位置和效应等数量性状的遗传规律将进一步被人们认识并利用。将会有越来越多的优良性状 QTL 被精细定位、克隆并验证其功能,以 QTL 定位为基础的分子标记辅助选择育种乃至分子设计育种将在苹果育种中发挥巨大作用。

参考文献:

[1]王金政,薛晓敏,路超.我国苹果生产现状与发展对策[J].山东农业科学,2010(6):117-119.

[2]田翠,张涛,蒋开锋,等.水稻 QTL 定位研究进展[J].基因组学与应用生物学,2009,28(3):557-562.

[3]刘杰.马铃薯分子连锁图谱及 QTL 研究进展[C].中国作物学会马铃薯专业委员会年会暨学术研讨会论文集,2006:239-245.

[4]Hemmat M,Weeden N F,Manganaris A G,et al. Molecular marker linkage map for apple[J]. The Journal of Heredity,1994,85(1):4-11.

[5]Helyar S J,Hemmer - Hansen J,Bekkevold D,et al. Application of SNPs for population genetics of nonmodel organisms:new opportunities and challenges [J]. Molecular Ecology Resources, 2011, 11 (Suppl 1):123-136.

[6]Weeden N F,Hemmatt M,Lawson D M,et al. Development and application of molecular marker linkage maps in woody fruit crops[J]. Euphytica,1994,77(1/2):71-75.

[7]李英慧,韩振海,许雪峰.分子标记技术在苹果育种中的应用[J].生物技术通报,2002(6):11-13,10.

[8]常源升.苹果果形性状遗传分析与 QTL 定位[D].北京:中国农

业大学,2014.

[9]Liebhard R,Koller B,Gianfranceschi L,et al. Creating a saturated reference map for the apple (*Malus × domestica* Borkh.) genome [J]. Theoretical and Applied Genetics,2003,106(8):1497-1508.

[10]Conner P J,Brown S K,Weeden N F. Randomly amplified polymorphic DNA - based genetic linkage maps of three apple cultivars[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science,1997,122:350-359.

[11]Maliepaard C,Alston F H,van Arkel G,et al. Aligning male and female linkage maps of apple (*Malus pumila* Mill.) using multi - allelic markers [J]. Theoretical and Applied Genetics,1998,97(1/2):60-73.

[12]Liebhard R,Gianfranceschi L,Koller B,et al. Development and characterisation of 140 new microsatellites in apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. Molecular Breeding,2002,10,217-241.

[13]Kenis K,Keulemans J. Genetic linkage maps of two apple cultivars (*Malus × domestica* Borkh.) based on AFLP and microsatellite markers[J]. Molecular Breeding,2005,15:205-219.

[14]Silfverberg - Dilworth E,Matasci C L,van de Weg W E,et al. Microsatellite markers spanning the apple (*Malus × domestica* Borkh.) genome[J]. Tree Genetics & Genomes,2006,2(4):202-224.

[15]Igarashi M,Abe Y,Hatsuyama Y,et al. Linkage maps of the apple (*Malus × domestica* Borkh.) cvs ‘Ralls Janet’ and ‘Delicious’ include newly developed EST markers[J]. Molecular breeding, 2008,22:95-118.

[16]N'diaye A,van de Weg W E,Kodde L P,et al. Construction of an integrated consensus map of the apple genome based on four mapping populations[J]. Tree Genetics & Genomes,2008,4(4):727-743.

[17]Celton J M,Tustin D S,Chagné D,et al. Construction of a dense

- genetic linkage map for apple rootstocks using SSRs developed from *Malus* ESTs and *Pyrus* genomic sequences [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2009, 5(1): 93–107.
- [18] Wang A, Aldwinckle H, Forsline P, et al. EST contig – based SSR linkage maps for *Malus × domestica* cv Royal Gala and an apple scab resistant accession of *M. sieversii* [J]. *The Progenitor Species of Domestic Apple*, 2012, 29: 379–397.
- [19] Fernández – Fernández F, Antanavičiute L, van Dyk M M, et al. A genetic linkage map of an apple rootstock progeny anchored to the *Malus* genome sequence [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2012, 8(5): 991–1002.
- [20] Schouten H J, van de Weg W E, Carling J, et al. Diversity arrays technology (DArT) markers in apple for genetic linkage maps [J]. *Molecular Breeding: New Strategies in Plant Improvement*, 2012, 29(3): 645–660.
- [21] Antanavičiute 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: 203.
- [22] Clark M D, Schmitz C A, Rosyara U R, et al. A consensus ‘Honeycrisp’ apple (*Malus × domestica*) genetic linkage map from three full – sib progeny populations [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2014, 10: 627–639.
- [23] Gardner K M, Brown P, Cooke T F, et al. Fast and cost – effective genetic mapping in apple using next – generation sequencing [J]. *G3 (Bethesda)*, 2014, 4(9): 1681–1687.
- [24] 司 鹏. 苹果分子遗传图谱构建及其部分性状 SRAP 分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2010.
- [25] 刘遵春. 新疆野苹果 (*Malus sieversii*) 核心种质与遗传图谱构建的研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2010.
- [26] 李 爽. 苹果 SSR 标记体系的优化及遗传连锁图谱构建初探 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [27] Tartarini S. RAPD markers linked to the *Vf* gene for scab resistance in apple [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92(7): 803–810.
- [28] Soriano J M, Joshi S G, van Kaauiwen M, et al. Identification and mapping of the novel apple scab resistance gene *Vd3* [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2009, 5(3): 475–482.
- [29] Dunemann F, Egerer J. A major resistance gene from Russian apple ‘Antonovka’ conferring field immunity against apple scab is closely linked to the *Vf* locus [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2010, 6(5): 627–633.
- [30] Khan M A, Duffy B, Gessler C, et al. QTL mapping of fire blight resistance in apple [J]. *Molecular Breeding*, 2006, 17(4): 299–306.
- [31] Calenge F, Durel C E. Both stable and unstable QTLs for resistance to powdery mildew are detected in apple after four years of field assessments [J]. *Molecular Breeding*, 2006, 17(4): 329–339.
- [32] Stoeckli S, Mody K, Gessler C, et al. QTL analysis for aphid resistance and growth traits in apple [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2008, 4(4): 833–847.
- [33] Stoeckli S, Mody K, Patocchi A, et al. Rust mite resistance in apple assessed by quantitative trait loci analysis [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2009, 5(1): 257–267.
- [34] Moriya S, Iwanami H, Takahashi S, et al. Genetic mapping of the crown gall resistance gene of the wild apple *Malus sieboldii* [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2010, 6(2): 195–203.
- [35] 殷 豪. 苹果枝干轮纹病抗病性状分子标记及几丁质酶基因克隆研究 [D]. 青岛: 青岛农业大学, 2011.
- [36] 敬小康, 吕 松, 刘欣颖, 等. *Malus asiatica* × *M. domestica* 种间杂种苹果斑点落叶病感病性的 QTL 定位 [J]. *中国农业大学学报*, 2014, 19(6): 140–147.
- [37] 崔镁沙, 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.
- [38] Kenis K, Keulemans J, Davey M W. Identification and stability of QTLs for fruit quality traits in apple [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2008, 4(4): 647–661.
- [39] Dunemann F, Ulrich D, Boudichevskaia A, et al. QTL mapping of aroma compounds analysed by headspace solid – phase microextraction gas chromatography in the apple progeny ‘Discovery’ × ‘Prima’ [J]. *Mol Breeding*, 2009, 23: 501–521.
- [40] Chagné D, Krieger C, Rassam M, et al. QTL and candidate gene mapping for polyphenolic composition in apple fruit [J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 12.
- [41] Zhang Q, Ma B, Li H, et al. Identification, characterization, and utilization of genome – wide simple sequence repeats to identify a QTL for acidity in apple [J]. *BMC Genomics*, 2012, 13: 537.
- [42] Cappellin L, Farneti B, Di Guardo M, et al. QTL analysis coupled with PTR – ToF – MS and candidate gene – based association mapping validate the role of Md – AAT1 as a major gene in the control of flavor in apple fruit [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2015, 33(2): 239–252.
- [43] Potts S M, Khan M A, Han Y, et al. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for fruit quality traits in apple [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 2014, 32: 109–116.
- [44] Costa F. MetaQTL analysis provides a compendium of genomic loci controlling fruit quality traits in apple [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2014, 11(1): 819.
- [45] 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.
- [46] Conner P J, Brown S K, Weeden N F. Molecular – marker analysis of quantitative traits for growth and development in juvenile apple trees [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96(8): 1027–1035.
- [47] Liebhard R, Kellerhals M, Pfammatter W, et al. Mapping quantitative physiological traits in apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. *Plant Molecular Biology*, 2003, 52(3): 511–526.
- [48] Kenis K, Keulemans J. Study of tree architecture of apple (*Malus × domestica* Borkh.) by QTL analysis of growth traits [J]. *Molecular Breeding*, 2007, 19(3): 193–208.
- [49] Dyk M M, Soeker M K, Labuschagne I F, et al. Identification of a major QTL for time of initial vegetative budbreak in apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2010, 6: 489–502.
- [50] 刘遵春, 苗卫东, 刘大亮, 等. 苹果叶片相关性状的 QTL 定位及其遗传效应分析 [J]. *西北植物学报*, 2014, 34(3): 481–487.
- [51] 贾小丽. 化感水稻的遗传图谱构建及其 QTL 定位 [D]. 福州: 福建农林大学, 2006.
- [52] 梅德圣, 李云昌, 王汉中. 作物产量性状 QTL 定位的研究现状及应用前景 [J]. *中国农学通报*, 2003, 19(5): 83–88.