果 树 学 报 2026,43(8):2022-2034
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20250681

基于SSR标记对山梨猕猴桃与中华猕猴桃杂交群体的遗传多样性分析

周孜涵[1],胡光明[2,3],韩 飞[2],吕海燕[2],汪 志[4],
张 琼[2],杨思瑜[1],李 青[2],邱栋梁[1*],钟彩虹[2*]

([1]福建农林大学园艺学院,福州 350002;[2]中国科学院武汉植物园•植物多样性与特色经济作物全国重点实验室,武汉 430074;[3]十堰市经济作物研究所•生物育种十堰市重点实验室•湖北省秦巴山区猕猴桃种质资源圃,湖北十堰 442000;[4]湖北省农业科学院果树茶叶研究所•果树种质创新与利用湖北省重点实验室,武汉 430064)

摘 要:【目的】山梨猕猴桃(*Actinidia rufa*)具有极强的环境适应性,中华猕猴桃(*A. chinensis*)拥有优异的果实品质,但两者亲缘关系较远。探究其种间杂交F_1代群体的遗传结构、变异规律及亲本对F_1代的遗传贡献,可为聚合抗逆性与优异果实品质的猕猴桃种质创新提供理论依据。**【方法】**利用40对高多态性SSR引物,对202份F_1代单株及其亲本进行PCR扩增与毛细管电泳检测,利用GenoDive等软件计算遗传多样性参数,进行分子方差分析(AMOVA)、主成分分析(PCA)及杂交指数(hybrid index,h)计算,并筛选特异性引物构建DNA指纹图谱以鉴定杂种的真实性。**【结果】**40对SSR引物揭示了丰富的遗传变异,平均多态性信息含量(*PIC*)高达0.631。F_1群体表现出高水平的遗传多样性(*He*=0.741,*I*=1.36)。群体观测杂合度(*Ho*=0.813)显著高于预期杂合度(*He*),表现出极显著的杂合性过剩($P<0.01$),表明远缘杂交有效维持了基因组的杂合优势。AMOVA显示32.74%的变异来源于种间,遗传分化系数(Φ_{st})为0.327,证明双亲间存在显著遗传分化。杂交指数(h≈0.35)、PCA及聚类分析一致揭示了F_1群体遗传结构存在显著的父本(中华猕猴桃)偏倚现象。利用8对特异性SSR引物鉴定出F_1代的真杂种率为93.07%~98.02%。**【结论】**利用SSR标记能够高效鉴定猕猴桃远缘杂交子代的真实性,研究明确了该组合F_1群体强烈的父本遗传倾向。这一发现对制定回交育种策略及挖掘优异等位基因具有重要的指导意义。

关键词:山梨猕猴桃;中华猕猴桃;种间杂交;SSR标记;遗传多样性

中图分类号:S663.4 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)08-2022-13

Analysis of genetic diversity of *Actinidia rufa* and *Actinidia chinensis* hybrids using SSR markers

Zhou Zihan[1], Hu Guangming[2, 3], Han Fei[2], Lü Haiyan[2], Wang Zhi[4], Zhang Qiong[2], Yang Siyu[1], Li Qing[2], Qiu Dongliang[1*], Zhong Caihong[2*]

([1]College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China; [2]Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences/State Key Laboratory of Plant Diversity and Specialty Crops, Wuhan 430074, Hubei, China; [3]Shiyan Institute of Economic Crops/Shiyan Key Laboratory of Biological Breeding/Hubei Qinba Mountain Area Actinidia Germplasm Resource Nursery, Shiyan 442000, Hubei, China; [4]Fruit and Tea Research Institute, Hubei Academy of Agricultural Sciences/Hubei Provincial Key Laboratory of Fruit Germplasm Innovation and Utilization, Wuhan 430064, Hubei, China)

Abstract:【Objective】Kiwifruit (*Actinidia* spp.) is a globally important economic fruit crop with a diverse genetic background. *Actinidia rufa* is characterized by strong resistance to biotic and abiotic stresses, particularly environmental adaptability, whereas *Actinidia chinensis* is widely cultivated for its large fruit size, excellent flavor, and high commercial value. Interspecific hybridization between these two distantly related species represents a critical pathway for breeding novel cultivars that combine stress re-

收稿日期:2025-12-04 **接受日期:**2025-12-30

基金项目:财政部和农业农村部:国家现代农业产业技术体系(CARS-26);湖北省支持种业高质量发展资金项目(2023-2026)

作者简介:周孜涵,男,在读硕士研究生,研究方向为猕猴桃种质资源鉴定与保育。E-mail:18057272386@163.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail:qiudl1970@fafu.edu.cn; E-mail:zhongch@wbgcas.cn

sistance with superior fruit quality (“wide crossing”). However, due to the complexity of the *Actinidia* genome and potential reproductive barriers in distant hybridization, the genetic architecture, inheritance patterns, and parental contribution in their F_1 progeny remain largely unclear. Understanding whether the offspring genetically incline towards the maternal or paternal parent is crucial for designing subsequent breeding strategies, such as backcrossing schemes. This study aims to evaluate the genetic diversity, population structure, and authenticity of 202 F_1 individuals derived from a cross between *A. rufa* (female) and *A. chinensis* (male) using Simple Sequence Repeat (SSR) markers. The specific goals are to validate the efficiency of SSRs for hybrid identification, quantify the level of genetic differentiation between parents, and elucidate the phenomenon of genetic segregation distortion or parental bias in the hybrid population.【Methods】A total of 202 F_1 individuals and their parents were used as experimental materials. Genomic DNA was extracted from young leaves. A rigorous screening process was conducted to select 40 pairs of highly polymorphic SSR primers from a larger pool of candidate markers. These primers were used for PCR amplification, and the products were detected using high-resolution capillary electrophoresis to ensure accurate allele sizing. Genetic diversity parameters, including the Number of Alleles (Na), Effective Number of Alleles (Ne), Observed Heterozygosity (Ho), Expected Heterozygosity (He), Shannons Information Index (I), and Polymorphism Information Content (PIC), were calculated to assess the variability within the population. Analysis of Molecular Variance (AMOVA) was performed to partition the genetic variance among and within populations, and the genetic differentiation coefficient (Φst) was calculated to quantify the divergence between the parental species. To visualize the genetic structure and relationships, Principal Component Analysis (PCA) and UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) cluster analysis were conducted. Furthermore, the Hybrid Index (h) was calculated for each individual to quantify the genomic contribution of each parent, ranging from 0 to 1. Finally, a subset of 8 pairs of specific, complementary SSR primers was selected to identify true hybrids and construct DNA fingerprints for the population.【Results】The molecular analysis revealed that the 40 selected SSR primers were highly informative, detecting a wealth of genetic variation within the population with an average Polymorphism Information Content (PIC) of 0.631. The F_1 population exhibited a high level of genetic diversity, characterized by a mean Expected Heterozygosity (He) of 0.741 and a Shannon’s Information Index (I) of 1.36. A significant finding was the phenomenon of "Heterozygote Excess", where the Observed Heterozygosity (*Ho* = 0.813) was significantly higher than the Expected Heterozygosity (*He* = 0.741, $P<0.01$), suggesting that the interspecific hybridization effectively broke the linkage drag or inbreeding depression often found in intraspecific crosses. AMOVA results indicated that 32.74% of the total genetic variation occurred among populations, with a genetic differentiation coefficient (Φst) of 0.327, confirming that *A. rufa* and *A. chinensis* are genetically distinct species with significant allelic divergence. Crucially, the analysis of genetic structure revealed a striking pattern of paternal bias. The Hybrid Index ($h \approx 0.35$), together with PCA and cluster analyses, consistently revealed a significant paternal bias (toward *A. chinensis*) in the genetic structure of the F_1 generation—a pattern markedly different from the maternal bias commonly observed in species such as tea plants. This phenomenon was distinct from the maternal inheritance patterns that were often reported in other woody plants. Additionally, using the 8 specific SSR primer pairs, the study successfully distinguished true hybrids from potential selfs or outcrosses, with a true hybrid rate between 93.07% and 98.02%. DNA fingerprints containing parent-specific loci were constructed for the authenticated hybrids.【Conclusion】This study successfully demonstrates the utility of SSR markers for the rapid and accurate identification of interspecific hybrids in Actinidia. The F_1 population derived from *A. rufa* × *A.*

chinensis is characterized by high genetic diversity and significant heterozygote excess, providing abundant variation for breeding selection. Most notably, the study reveals a strong paternal genetic tendency (bias towards *A. chinensis*) in the F_1 generation. This finding implies that while the hybrids successfully inherit the desired quality traits from the paternal *A. chinensis*, there is a risk of losing the resistance traits from the maternal *A. rufa* due to segregation distortion. Therefore, this study provides a critical molecular theoretical basis for future breeding strategies: to combine high quality with high resistance, larger population sizes may be needed to find the rare individuals with balanced inheritance, or specific backcross strategies to the maternal parent may be required to recover the resistance genes. The constructed DNA fingerprints will serve as a permanent record for germplasm protection and management.

Key words: *Actinidia rufa*; *Actinidia chinensis*; Interspecific hybridization; SSR markers; Genetic diversity

猕猴桃（*Actinidia* spp.）是全球重要的经济果树，种质资源丰富。中华猕猴桃（*A. chinensis*）分布于长江中下游，因其果大质优而主导市场。山梨猕猴桃（*A. rufa*）原分布于中国台湾省、日本和韩国，具备极强的抗逆性，如耐高温高湿、耐寒、抗溃疡病等[1-2]。借助种间远缘杂交聚合两者的优异性状，是创制突破性新品种的关键途径。然而，木本植物杂交育种周期长，且常伴随复杂的遗传变异，依靠传统的形态学鉴定很难在早期对遗传构成进行准确评估。因此，利用分子标记技术解析杂交群体的遗传背景显得尤为重要。

微卫星标记（SSR）凭借其高多态性和跨物种转移性等优势，已经被广泛运用于多种作物的遗传多样性评价以及指纹图谱构建。在蔷薇科果树中，利用SSR标记已建立成熟的评价体系：在苹果中，利用全基因组SSR标记成功构建了核心种质并解析了栽培种的驯化历史[3]；在桃[4]及甜樱桃[5]中，SSR技术被广泛用于品种鉴伪与遗传结构分析。在芸香科作物中，由于柑橘属存在复杂的无融合生殖现象，SSR标记被视为鉴别珠心胚与合子胚（真杂种）的首选工具[6]。此外，近年来基于基因组以及转录组测序开发的SSR标记在经济作物中的应用也取得了显著进展。在葡萄全基因组层面，借助SSR标记精准识别了序列变异[7]；基于油梨[8]以及姜荷花[9]转录组开发的EST-SSR标记极大地丰富了标记资源。在遗传多样性评估方面，利用SSR标记揭示了印度杧果种质的丰富变异[10-11]，分别阐明了姜荷花[12]以及古茶树资源[13]的群体遗传结构。针对梨[14]、杏[15]、玉米[16]以及白三叶[17]的研究均表明，高质量SSR标记能有效解析复杂群体的遗传关系。

在解析作物杂交群体的遗传背景方面，该标记同样展现出独特的应用价值。此前在杧果[18]、棉花[19]、南瓜[20]及西瓜[21]等多种作物的远缘杂交或育种研究中，SSR标记均展现出极高的分辨力与可靠性。SSR技术能有效揭示杂交后代的遗传构成，为评估育种材料的遗传基础提供精准依据。在远缘杂交群体中，由于生殖隔离机制的存在，F_1代往往不会严格遵循孟德尔遗传定律，而是表现出向某一亲本的遗传偏倚（segregation distortion），偏倚的方向在不同物种或组合间存在显著差异。例如，在茶树[13]、菊属[22]以及红花油茶[23]等植物的远缘杂交研究中，均观察到了程度不同且方向各异的遗传偏倚现象。在评估杧果品种亲缘关系时，发现了特定亲本的遗传贡献优势[24]，通过SSR标记解析了多胚杧果复杂的遗传传递模式[25]。这些研究表明，深入解析特定杂交组合的遗传偏倚规律，对预测后代性状走向、优化亲本选配策略以及挖掘优异等位基因具有重要意义。此外，基因挖掘与性状关联也是遗传改良的重点。姜荷花开花调控基因的鉴定[26]，以及对红花油茶优株[27]及油脂成分[28]的评价，都展示了分子手段在解析复杂性状中的潜力。然而，对于山梨猕猴桃与中华猕猴桃这一重要杂交组合而言，其F_1代究竟表现为双亲中间型，还是存在特定的基因组优势（genome dominance）或亲本偏倚现象，目前尚缺乏基于分子数据的系统评价。

因此，本研究以山梨猕猴桃为母本和中华猕猴桃为父本的F_1杂交群体为材料，利用筛选出的高多态性SSR标记验证F_1代单株的杂种真实性，评估群体的遗传多样性水平，并重点阐明群体遗传结构是否存在亲本偏倚现象，为猕猴桃属种间生殖障碍机

制解析及抗逆优质新品种创制提供理论依据。

1　材料和方法

1.1　试验材料

试验材料为中国科学院武汉植物园于2008年种植的山梨猕猴桃（*A. rufa*）与中华猕猴桃（*A. chinensis*）种间杂交F_1代群体及亲本，总共204株。其中，母本为山梨猕猴桃优系山梨63101，父本为中华猕猴桃雄性品种磨山雄7号。山梨63101为二倍体，树势强旺，叶片厚纸质，叶光滑无毛，果实长圆柱形，果皮绿色，无毛有斑点，花量大，果顶凹，果小，平均单果质量4.3 g，果肉绿色，风味淡甜，低糖低酸，糖含量约4%、酸含量约0.6%，果实11—12月成熟，耐贮性强，树体表现出极强的抗逆性，如抗溃疡病、耐高温干旱。磨山雄7号为二倍体，树势强旺，花白色，花量大，经分子鉴定与其亲缘关系最近的为中华猕猴桃桂海4号。桂海4号的果实呈阔卵圆形，果顶微凸，果实大，平均单果质量60~80 g，果实风味品质优，糖含量约9%、酸含量约1.4%[29]。

1.2　样品采集与DNA提取

2021年1月，取2个亲本及202个杂交子代植株的嫩叶或枝条，置于冰盒保鲜带回实验室保存在−80 ℃冰箱里。采用TSINGKE植物DNA提取试剂盒提取样品DNA，对产物用1%琼脂糖凝胶电泳和NanoDrop 8000分光光度计进行检测。将质检合格的DNA样本统一调整浓度（ρ，后同）至50 ng·μL^{-1}，并置于−20 ℃环境下保存待用

1.3　SSR引物筛选与毛细管电泳分析

SSR引物筛选：随机选取8个品种，使用435对引物进行PCR扩增，挑选在所有样品中均能成功扩增的引物，根据毛细管电泳结果从中筛选出67对多态性好的SSR引物，进一步选取分布在29条染色体上的40对SSR标记，确保每条染色体同时包含至少1个位点，引物的详细信息参考表1[30]。对所设计的扩增体系以及条件进行适当优化[31]。PCR扩增体积为20 μL，包含1 μL DNA模板（20~50 ng）、10 μL 2× *Taq* PCR MasterMix、0.15 μL正向引物、1.2 μL反向引物、1.2 μL荧光标记M13引物和6.45 μL ddH_2O。扩增程序：94 ℃预变性5 min；94 ℃变性30 s，60 ℃退火30 s，72 ℃延伸30s，35个循环；72 ℃延伸5 min后4 ℃保存。

毛细管检测：首先对PCR扩增产物进行琼脂糖凝胶电泳检测（上样量：2 μL产物+6 μL溴酚蓝，条件：300 V，12 min）。参考电泳图谱估算产物浓度，并加水稀释至符合毛细管电泳的要求。后续分析送往武汉擎科生物科技有限公司进行，上机前使用高度去离子甲酰胺（HiDi）与GS500分子质量内标按130∶1（*V*/*V*）的比例配制上样混合液。96孔板每孔先加10 μL预混液，再移入0.5 μL稀释PCR产物，瞬时离心后95 ℃变性5 min，立即转至−20 ℃骤冷；解冻、轻旋混匀，置于ABI 3730xl基因分析仪进行荧光检测。

1.4　数据分析

利用GenoDive version 3.0计算各种遗传参数，利用MEGA 11软件绘制UPGMA聚类图，并通过在线绘图软件iTOL美化聚类结果，使用R语言绘制PCA散点图。

2　结果与分析

2.1　SSR引物多态性与遗传多样性

利用筛选出来的40对高多态性SSR引物在204份试验材料（含双亲及F_1群体）中进行PCR扩增以及毛细管电泳，统计分析结果见表2。结果显示，这40对标记均表现出丰富的多态性。等位基因数量（*Na*）介于4（Z-Geo350）至20（Z-Geo114）之间，平均值高达10.2；多态性信息含量（*PIC*）均值为0.631，范围为0.303~0.771；Shannon’s信息指数（*I*）均值为1.36，范围为0.621~1.875。*PIC*＞0.5和*I*＞1.0表明所筛选的SSR标记拥有高信息量，是评价F_1群体遗传变异的有效工具。

该F_1群体展现出了极高的遗传多样性水平。平均有效等位基因数量（*Ne*）为3.426，范围为1.392~4.984，平均预期杂合度（*He*）为0.741，范围为0.496~0.860。这证实了种间“宽杂交”策略成功聚合了两个亲本物种的丰富等位基因，为后续育种工作奠定了高变异的遗传基础。

在群体遗传结构方面，F_1群体在所有位点上均显著偏离Hardy-Weinberg平衡（P＜0.01）。群体的平均观测杂合度（*Ho*）高达0.813，范围为0.543~0.929，较平均预期杂合度（*He*）升高了9.7%，在多数位点上均呈现*Ho*＞*He*的趋势。这种强烈的“杂合性过剩”（heterozygote excess）现象，为种间杂交提供了直接的分子证据：F_1群体通过把不同来源的等位基因锁定在杂合状态，瞬时抑制了潜在的近交衰退，

表1 40对SSR引物序列[30]

Table 1 The sequences of 40 pairs of SSR primers[30]

位点 Locus	染色体 Chromosome	复序列 Repeat sequence	正向引物序列 Forward primer sequence	反向引物序列 Reverse primer sequence	引物退火温度 F/R annealing temperature/℃	片段大小 Fragment size/bp
Z-Geo014	1	TC	TGGTTAGTGCCTTCTTGTGTTGAA	TAATTTGGGGGCTTGAATGTATTG	63.06/63.01	130~186
Z-Geo167	2	TC	TCTGCAGAGACTGATCCAACAAAC	TTCGCTACAAGAGTGCTCAAAGTG	62.94/63.08	90~112
Z-Geo335	3	AG	GTAAAGATTTTGGCATTGCTGACC	GACCAAAAGAGTCATCCTGACGTT	63.05/62.91	119~157
Z-Geo341	3	AG	AATCATGGAAGGGGCTAGAGAATC	CAATCAAGTGCTTGTGTAGTTGGG	62.98/62.96	146~178
Z-Geo350	4	AG	AGATAGGGCATACCGTCTTCTTCC	ACACAATAAGCCCTAACTCCCCTC	63.00/62.90	132~170
Z-Geo365	5	CT	TCATCAACGAAACAAAAGCCCTAT	GTTAGGTTTTTGCACAAAGCAGAGA	63.03/62.97	119~147
Z-Geo369	5	CT	GAAGACACCATGGATCAGATACCC	GTAACATCCACAAGTTGGGAAAGC	62.99/63.04	153~179
Z-Geo377	6	AG	ATCGAAGCCATTACATAGCCGTTA	AAGATGATTGCGAGGAGAGAAATG	62.96/63.01	150~176
Z-Geo393	7	GA	TCCTGTAATTAGTGGGACCCTTCA	CCAAAGATTCTTCAGTTCACGCTT	62.99/63.03	139~183
Z-Geo401	7	TG	CTCATCTTCCTCACCCTCCTCATA	TTACACATCACCCACAATTGAACC	62.97/62.93	98~134
Z-Geo407	8	TC	ACCCAACAGAAAGAACACCATCAT	TCAATCTGCAAATTTCTGGGTTTT	63.01/63.02	88~132
Z-Geo415	8	GA	ATAATCAGGGAAAACGGATCGAAT	AGCAACAATTGGACAAGAAATGGT	62.99/63.04	151~179
Z-Geo426	9	AG	TTTCTTTTTGAACAGATTCATCCCA	ATTTGAGGTGAAGGATTGCACATT	63.00/63.03	80~112
Z-Geo427	9	AC	CTTATTCCTCCCTTCGCTTTGAAT	CACGTAGATCCGTCAACCTTAACC	62.99/63.03	148~174
Z-Geo018	10	CT	GCCTTTAGAAGAAAAAGGCGGATA	AAGATAAAGAAAAGGCGTGGAAGC	63.01/63.12	144~178
Z-Geo038	11	TG	CCGATACCTCCAATTAGTGCAAAC	AAGAATGGGCAGAGAACTCAAGTG	62.94/63.12	141~185
Z-Geo042	11	AG	CACTTTTCATCCAAGTTTGTGCAG	TAAACGCTTTTTCGAGAACTCAGG	63.06/63.04	133~173
Z-Geo054	12	TC	AAAAACCTCACCTCAAACATCATCA	ATCTTCACCAGGACAAAGCTCAAC	63.02/63.03	113~167
Z-Geo068	13	TC	CCACTCAAATTTTGGAAACCATTC	AATTGGAGGGATCAGATTATGCAA	62.80/62.90	107~129
Z-Geo083	14	TC	CCGTCTCCTTCCTTACAAAACCTT	CGCACCTGTACAATGACAAAAGAC	62.99/62.97	116~148
Z-Geo101	15	GA	ACTAGAGACCAATGACCGACCAAC	CCAACAACCAATAAAGCAACCAAT	62.81/63.13	119~163
Z-Geo117	16	GGA	ATAGCCCAAAAGGACAGGTGTGTA	CATCCTAAAGTGTTCCAAACCCAC	63.03/62.91	106~166
Z-Geo131	17	TC	TGCTACGGATCAGTACCTTGATGA	CGAAGAAAGGCAGCTTAAATTCAGT	63.05/63.23	133~169
Z-Geo142	18	CT	TCCAAAACCACCTACACAACTCCT	GATGAATAGGCGACAGCAAATACC	63.12/63.05	127~159
Z-Geo156	19	AG	AAAATGAGCACCCAACTGAATCAT	GTCAACACCAGATCTGAGGTCCTT	63.03/63.01	110~164
Z-Geo158	19	GA	GGCTCTACACAGCTTGATCTCCAT	AAATCAAAAGCATGGAAACCTTCA	63.15/63.02	134~166
Z-Geo188	20	GA	CCACTCAACACCAAATTACAACCA	GCTGGTCTTGCTTGTCTTTCTCTC	63.04/63.04	137~181
Z-Geo198	21	TC	GGCTGTGAAAATGGTTTCGATAAG	GAATGTTTAGCCTGCAACTGTGTG	63.03/63.09	129~167
Z-Geo218	22	CT	AACTCCATTTCGTGTGTGCTTGTA	GAAATAAGCCCTGAGGTCCTGAAT	62.97/62.99	155~181
Z-Geo229	23	CT	CTTTGATCGTCTCAGACCCACTTT	ATTCAGGTGTGAAAAATTGAGGGA	63.01/63.00	146~200
Z-Geo249	24	AG	GACTCTTTGCAAACAACAAGCTCA	GGATTCAAAAGAGGTGTCAGTCTCA	62.97/63.01	154~182
Z-Geo257	25	GA	GTTGTCAGCGAAAACAATCACATC	ATCACCAAACCGAAAACGATTCTA	62.97/62.92	111~147
Z-Geo266	25	TC	CTCCAGTGGGTTTCTCCTATCTGA	GCACTAACATCAACACGAACCTTG	62.98/62.97	124~156
Z-Geo275	26	GA	GGAATTAAAGGGATTGGATGAAGG	TTACACTTCTTAACTTGGCGCCTC	62.96/62.96	105~131
Z-Geo290	27	GA	AACTTACCTGATTACCCACAGCCA	ACCATGAATCTTCCCCCTGTATTT	63.03/62.97	92~134
Z-Geo293	27	TC	GCTCTCAGGTTATTCACTAGCCCA	ATGGGTTTCTGGGATAAGCATTTT	63.04/63.00	146~170
Z-Geo302	28	TC	ATCGCGATCTCTGCTAATTCAAAG	CTCAACATCGAGACCTTCTCACAA	63.05/62.92	113~161
Z-Geo307	28	GA	TTCACGGTGTTAAAGGGTCTTCAT	CAAAAACCCCTAGACTCAGCTTCA	63.02/63.02	96~122
Z-Geo316	29	AG	CAAATTGCACCCAAGTACAATCAA	ATGTGGTCCTGAAAATGTCCAACT	63.06/63.01	120~138
Z-Geo323	29	GT	GAAATTCACAAAACTCATTTCGGC	GCCTACCACACATCACCACAATAA	63.03/63.07	121~147

并有效维持了超显性（over dominance）带来的杂合优势。

2.2 群体遗传分化（AMOVA）分析

为了阐明遗传变异在群体间和群体内的分布情况，本研究对亲本（P1、P2）以及F_1杂交群体进行了分子方差分析（AMOVA）。结果（表3）显示，总遗传变异被显著（$P<0.01$）地划分到两个层级：32.74%的变异来源于群体之间（among pops），而67.26%的变

表 2　40 个 SSR 位点在 204 份种质中的遗传多样性

Table 2　Genetic diversity of 40 SSR loci in 204 accessions

位点 Locus	等位基因数 *Na*	有效等位基因数 *Ne*	多态性位点百分率 *P*/%	观测杂合度 *Ho*	预期杂合度 *He*	多态性信息含量 *PIC*	Shannon’s 信息指数 *I*	近交系数 *Fis*
Z-Geo101	9	2.768	1	0.737	0.634	0.572	1.140	−0.163
Z-Geo114	20	4.137	1	0.800	0.804	0.723	1.875	0.005
Z-Geo131	9	4.528	1	0.906	0.851	0.747	1.619	−0.064
Z-Geo014	9	1.801	1	0.606	0.569	0.416	0.924	−0.065
Z-Geo142	15	3.712	1	0.826	0.783	0.680	1.557	−0.055
Z-Geo156	11	2.512	1	0.852	0.775	0.535	1.121	−0.099
Z-Geo158	13	4.486	1	0.914	0.848	0.741	1.697	−0.078
Z-Geo167	10	4.172	1	0.929	0.836	0.727	1.607	−0.112
Z-Geo018	6	2.772	1	0.830	0.736	0.576	1.163	−0.127
Z-Geo188	9	4.074	1	0.836	0.794	0.715	1.555	−0.053
Z-Geo198	10	4.742	1	0.894	0.859	0.756	1.672	−0.041
Z-Geo218	12	4.984	1	0.913	0.860	0.771	1.748	−0.062
Z-Geo229	12	2.875	1	0.742	0.639	0.589	1.221	−0.160
Z-Geo249	9	4.186	1	0.865	0.789	0.718	1.500	−0.096
Z-Geo257	8	2.775	1	0.851	0.733	0.574	1.156	−0.161
Z-Geo266	14	4.034	1	0.916	0.835	0.721	1.699	−0.098
Z-Geo275	10	3.012	1	0.903	0.795	0.619	1.345	−0.136
Z-Geo290	9	2.095	1	0.559	0.496	0.457	0.955	−0.128
Z-Geo293	8	2.862	1	0.723	0.643	0.582	1.179	−0.124
Z-Geo302	13	3.321	1	0.791	0.714	0.642	1.398	−0.108
Z-Geo307	13	2.832	1	0.828	0.804	0.587	1.335	−0.03
Z-Geo316	7	4.024	1	0.855	0.787	0.706	1.457	−0.087
Z-Geo323	9	2.523	1	0.714	0.622	0.539	1.071	−0.148
Z-Geo335	14	4.474	1	0.924	0.845	0.738	1.651	−0.093
Z-Geo341	9	3.232	1	0.853	0.756	0.632	1.324	−0.127
Z-Geo350	4	2.012	1	0.719	0.573	0.383	0.727	−0.255
Z-Geo365	8	4.045	1	0.852	0.790	0.710	1.471	−0.079
Z-Geo369	10	4.254	1	0.918	0.840	0.725	1.554	−0.093
Z-Geo377	7	2.772	1	0.842	0.734	0.571	1.122	−0.147
Z-Geo038	10	3.132	1	0.594	0.567	0.614	1.241	−0.049
Z-Geo393	6	3.890	1	0.749	0.688	0.704	1.416	−0.088
Z-Geo401	9	3.456	1	0.724	0.674	0.657	1.399	−0.074
Z-Geo407	18	4.411	1	0.908	0.848	0.746	1.845	−0.071
Z-Geo415	10	2.162	1	0.775	0.637	0.432	0.948	−0.218
Z-Geo042	11	4.450	1	0.920	0.845	0.735	1.583	−0.089
Z-Geo426	8	3.498	1	0.904	0.818	0.663	1.384	−0.106
Z-Geo427	8	2.886	1	0.850	0.739	0.596	1.227	−0.150
Z-Geo054	14	4.822	1	0.862	0.806	0.760	1.748	−0.070
Z-Geo068	7	2.910	1	0.783	0.757	0.586	1.157	−0.034
Z-Geo083	10	1.392	1	0.543	0.499	0.303	0.621	−0.088
均值 Mean	10.2	3.426	1	0.813	0.741	0.631	1.360	−0.098

异源自群体内部（within pops）。群体间的遗传分化系数（Φ_{ST}）高达 0.327，根据文献[32]的标准，这一数值表明群体之间存在非常强烈的遗传分化。这在分子水平上证实了山梨猕猴桃（*A. rufa*）与中华猕猴桃（*A. chinensis*）亲本以及其 F_1 后代群体之间具有清晰的遗传界限和显著差异的群体结构。

表3 群体遗传分化(AMOVA)分析

Table 3 Analysis of molecular variance (AMOVA)

变异来源 Source of variation	自由度 Free degree	方差总和 Sum of variance	平均方差 Mean variance	方差组分 Variance component	变异率 Percentage variance/%	Φ统计量 Φ_{ST}	*P*值 *P* value
群体间 Among pops	2	122.814	61.407	15.201	32.74	0.327	＜0.01
群体内部 Within pops	202	6 308.184	31.229	31.229	67.26		＜0.01
总计 Total	204	6 430.998		46.484	100.00		

2.3 F_1群体基因组构成分析

利用杂交指数(hybrid index,h)来评估202份F_1杂交后代的基因组构成(图1)。在该分析中,h=0被设定为代表Parent 2(中华猕猴桃)的纯种背景,h=1代表Parent 1(山梨猕猴桃)的纯种背景。理论上,F_1群体中h值应以0.5为均值(图中红色虚线),呈正态分布,即双亲的遗传贡献相等。然而,如图1所示,F_1群体的基因组构成显著偏离了这个理论预期,h均值约为0.35(图中黑色实线),显著低于理论中心值0.5,并且绝大多数F_1个体的h值均小于0.5。这一结果清晰地表明,该F_1群体的遗传背景并非源自双亲的对等贡献,而是显著地偏向于Parent 2(h=0)的遗传背景。这种强烈的分布偏倚现象揭示了在山梨猕猴桃与中华猕猴桃的种间杂交过程当中,可能存在显著的分离失真(segregation distortion)或配子选择效应,导致Parent 2(中华猕猴桃)的等位基因在F_1后代中被超额保留。

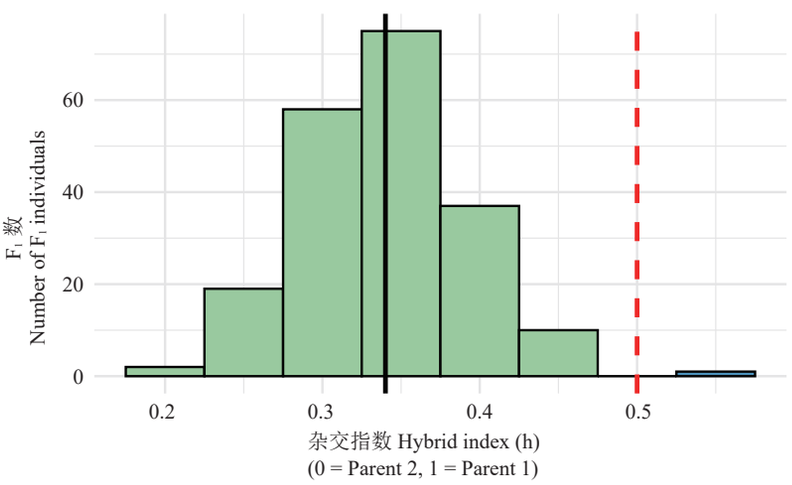


图1 F_1群体基因组构成分析

Fig. 1 Analysis of the genomic composition of the F_1 population

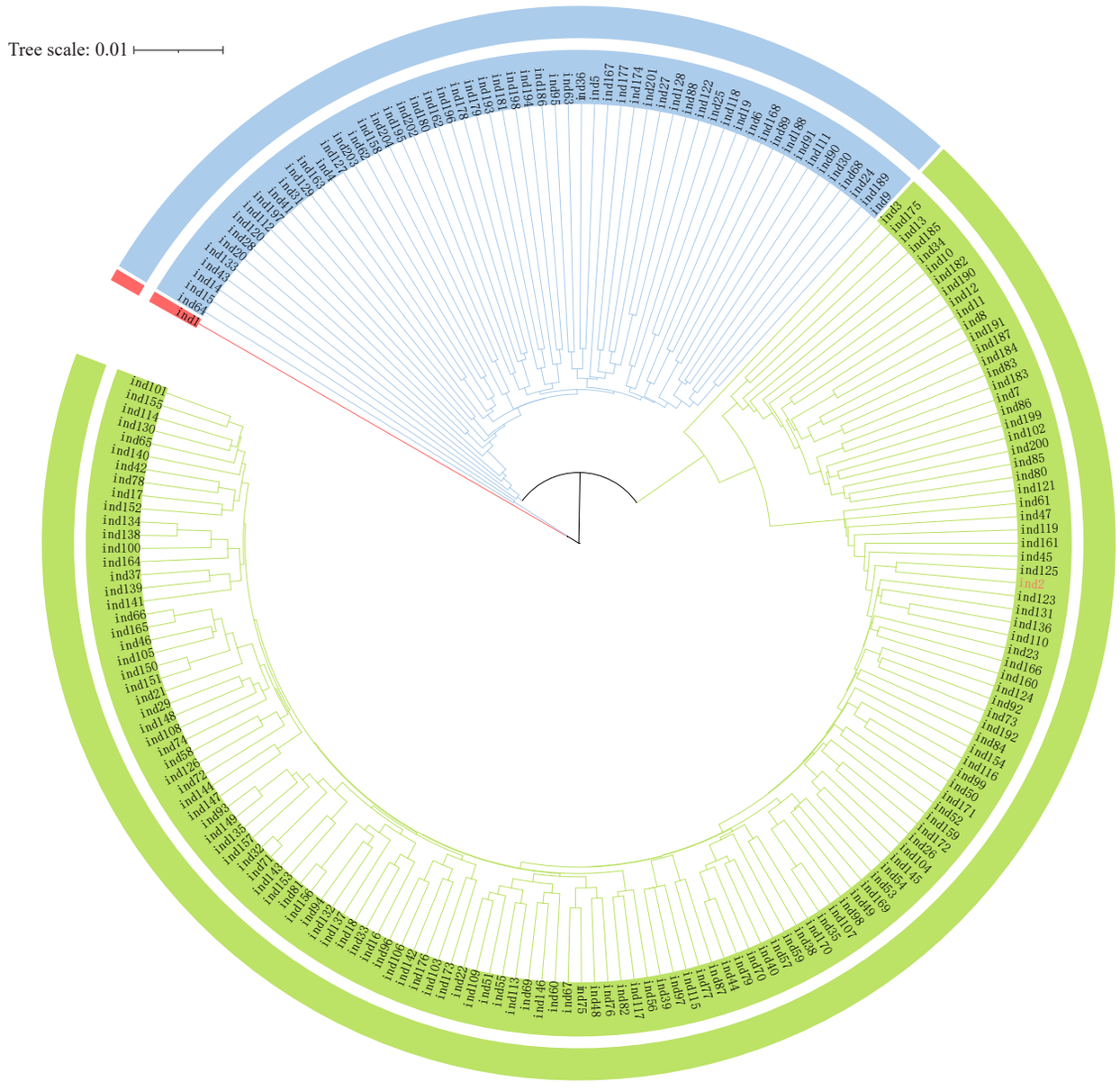
2.4 群体遗传关系聚类分析

为了直观展示山梨猕猴桃山梨63101(母本,ind1)与中华猕猴桃磨山雄7号(父本,ind2)及其F_1杂交后代的遗传关系,本研究构建了UPGMA聚类树。如图2所示,F_1杂交后代表现出明显的遗传分离,并形成了两个规模极不均衡的遗传类群:绿色标记的群体由144个杂种和父本(ind2)组成,占杂种的70.59%;而蓝色标记的群体包含了相对少数的F_1个体以及母本(ind1),占杂种的29.41%。这一拓扑结构表明,F_1后代在遗传上并没有均匀地分离。绿色标记群体的个体数量远远多于蓝色标记的数量,这与前述杂交指数(h ≈ 0.35)的定量分析结果完全一致,直观地证实了F_1群体的基因组构成显著偏向于父本(中华猕猴桃)。

2.5 基于SSR标记的PCA分析

为了进一步从多维尺度揭示亲本及F_1群体的遗传结构,进行了主成分分析(PCA)(图3)。前两个主成分(PC1和PC2)分别解释了总遗传变异的14.3%和8.2%,Pop1(母本/山梨猕猴桃)与Pop2(父本/中华猕猴桃)在PCA图上被清晰地分离,在二维空间上相距遥远,这再次证实了两个亲本物种间存在强烈的遗传分化。

F_1杂交群体(Pop3)的分布模式揭示了遗传偏倚现象。该群体并未如预期般分布在双亲的中间过渡区域,而是形成了一个庞大且集中的群落,该群落完



ind1 代表母本山梨猕猴桃（*Actinidia rufa*）‘山梨 63101’；ind2 代表父本中华猕猴桃（*A. chinensis*）‘磨山雄 7 号’。

ind1 represents the maternal parent *Actinidia rufa* ‘Shanli 63101’; ind2 represents the paternal parent *Actinidia chinensis* ‘Moshan Male 7’.

图 2　亲本与 202 株杂种后代遗传关系的有根聚类分析

Fig. 2　A rooted clustering diagram of the genetic relationships between the parents and 202 hybrid offspring

全将父本 Pop2 包围在内。与此形成鲜明对比的是，母本 Pop1（红色三角）在遗传上远离了大部分的 F_1 后代。这一 PCA 散点图直观地展示了 F_1 群体的基因组构成显著地偏向于父本（Pop2，中华猕猴桃），这一结论与前述的杂交指数（$h \approx 0.35$）及 UPGMA 聚类分析结果高度一致。

2.6　杂交子代的 SSR 分子鉴定

为了准确剔除假杂种及验证山梨猕猴桃以及中华猕猴桃种间杂交群体的真实性，本研究从前期初筛引物中进一步优选出 8 对扩增条带清晰、多态性高的特异性 SSR 引物，并对 F_1 代群体进行了分子鉴定。依据孟德尔遗传规律：凡是扩增产物中含有父本特异性条带或者同时拥有双亲互补带型的单株判定为真杂种；仅含有母本条带而缺失父本特征带的单株判定为假杂种。假杂种可能源于母本自交或者外源污染。统计结果见表 4，8 对 SSR 引物均展现出了极高的鉴定效率，真杂种鉴定率处于 93.07%~98.02% 之间。引物 Z-Geo249 的鉴定效果最佳，在检测群体中

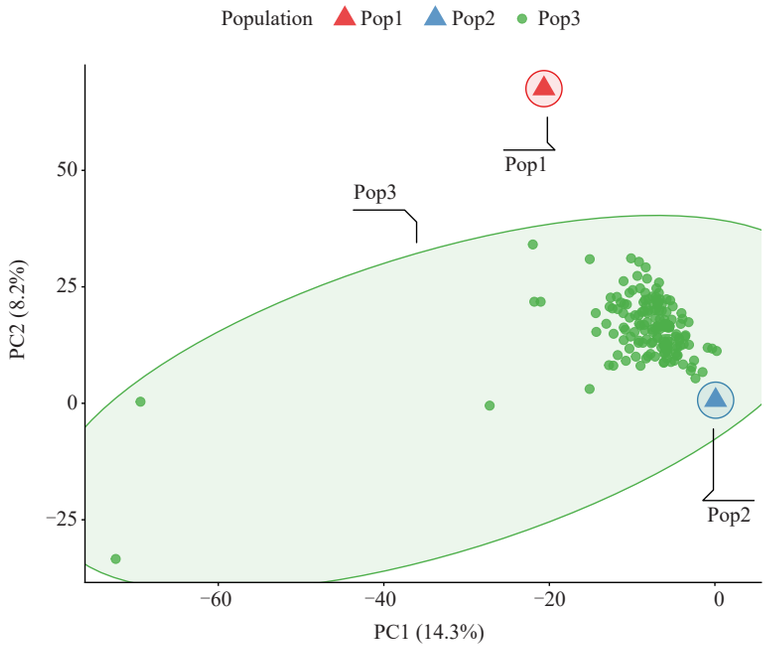


图3 亲本与202株杂种后代PCA分析散点图

Fig. 3 A scatter plot of PCA analysis for the genetic relationships between the parents and 202 hybrid offspring

成功鉴定出了198株真杂种，鉴定率高达98.02%，只检测到了4株母本型假杂种。引物Z-Geo101以及Z-Geo293也表现得非常优异，鉴定率分别为97.03%及96.04%。鉴定率相对低的引物Z-Geo266，其真杂种鉴定率也达到了93.07%，即鉴定出了188株真杂种。以上结果说明绝大多数F_1单株继承了父本的遗传物质，种间杂交的成功率很高。基于上述扩增结果构建的DNA指纹图谱（图4）进一步直观地展示了父本等位基因在子代中的渗入情况，为表4的统计结果提供了可视化的分子证据。

表4 杂交子代的SSR分子鉴定

Table 4 SSR molecular identification of hybrid offspring

SSR标记 SSR marker	F_1子代数 Number of F_1			真杂种数 Number of true hybrids	鉴定率 Identification rate/%
	双亲带型 Paternal and maternal marker bands	父本带型 Paternal marker band	具母本1条带 One of the maternal marker bands		
Z-Geo101	196	0	6	196	97.03
Z-Geo018	193	0	9	193	95.54
Z-Geo218	190	0	12	190	94.06
Z-Geo229	189	0	13	189	93.56
Z-Geo249	198	0	4	198	98.02
Z-Geo266	188	0	14	188	93.07
Z-Geo290	193	0	9	193	95.54
Z-Geo293	194	0	8	194	96.04

3 讨 论

杂交育种是创制植物新种质、改良品种性状的重要途径，而运用SSR分子标记对杂交后代开展遗传多样性分析以及真实性鉴定是评估育种成效的关键环节。本研究利用筛选出的40对SSR引物对山梨猕猴桃（*A. rufa*）×中华猕猴桃（*A. chinensis*）的202份F_1代单株以及亲本进行了分析，结果显示引物的平均多态性信息含量（*PIC*）高达0.631。曾有人[33]提出*PIC*>0.5即为高度多态性位点，所以本研究所选用的标记能够有效揭示该远缘杂交群体的遗传变异。这一结果显著高于在白三叶杂交群体中测得的

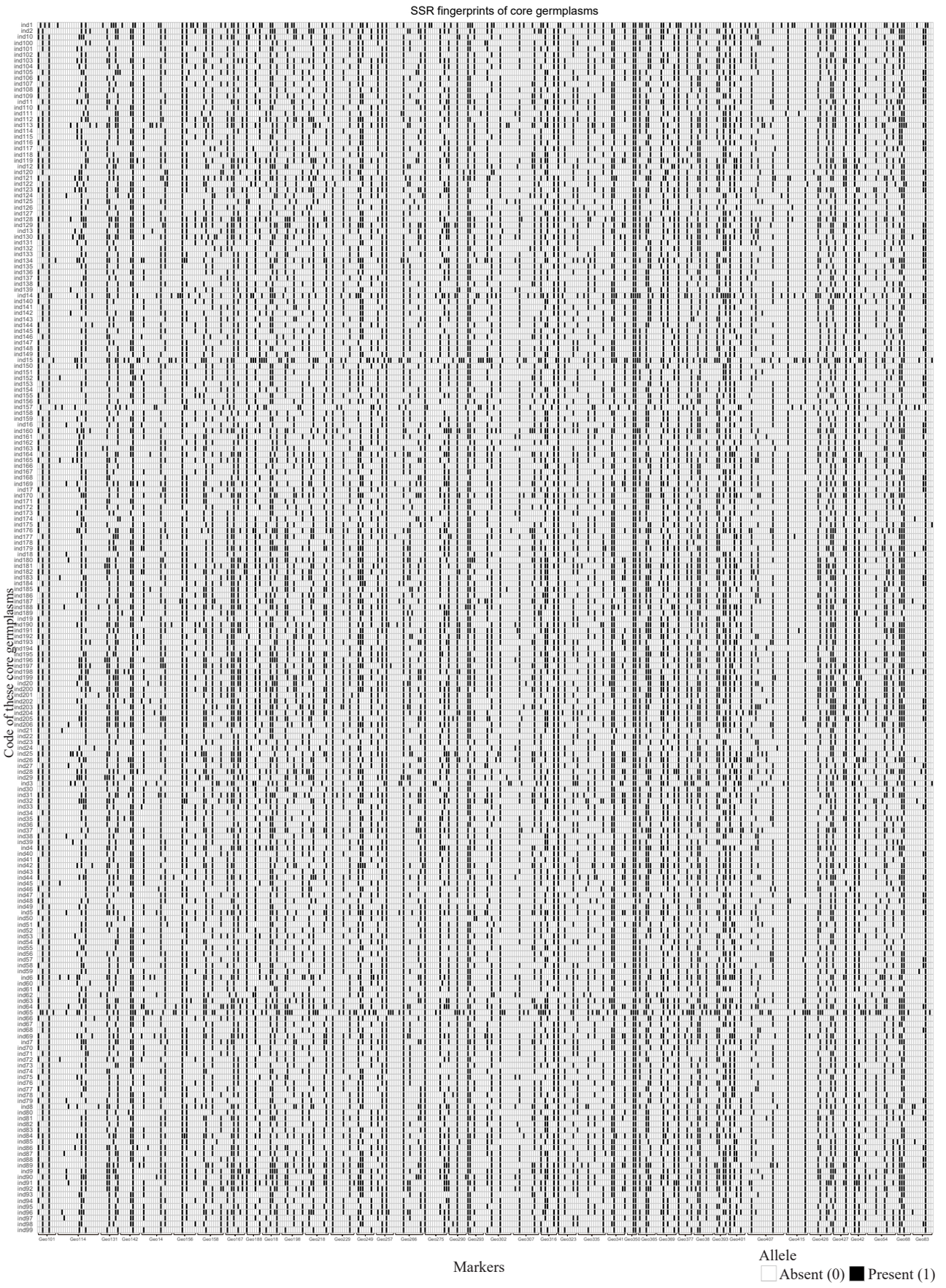


图 4　基于 40 对 SSR 引物形成的亲本及子代指纹图谱

Fig. 4　Parental and offspring fingerprints based on 40 pairs of SSR primers

平均水平（*PIC*=0.347 3）[34]，同时也高于在茶树杂交群体中测得的*PIC*值（0.49）[35]，以及橡胶树杂交子代群体中测得的*PIC*值（0.494 4）[36]。高多态性主要是由于本研究采用了“宽杂交”策略，聚合了两个物种的特异性等位基因，这为后续高密度遗传图谱构建以及QTL定位奠定了良好的标记基础。

群体遗传结构分析显示，F_1群体的观测杂合度（*Ho*=0.813）显著高于预期杂合度（*He*=0.741），表现出强烈的“杂合性过剩”，且显著偏离Hardy-Weinberg平衡（$P<0.01$）。这一现象与在栗属植物种间杂交F_1代的研究形成鲜明对比，栗杂交子代通常表现为杂合度亏损（*Ho*＜*He*）[37]，而本研究中猕猴桃F_1代则呈现显著的杂合优势。这种高杂合度支持了“超显性”假说，即杂合基因型在适应性上优于纯合基因型，可能是种间杂交瞬时屏蔽了亲本隐性有害突变的结果。此外，AMOVA分析显示32.74%的变异分布于种间，Φ_{ST}=0.327，远超所定义的“巨大分化”标准（$\Phi_{ST}>0.25$）[32]，量化了两物种间的生殖隔离界限；但是67.26%的变异仍来源于群体内部，这与汪阳等[34]和江锡兵等[37]的发现一致，即杂交子代群体内部依然是遗传变异的主要来源。

在杂种真实性鉴定方面，本研究利用8对在双亲间具有显著多态性的SSR引物对F_1代进行了分子鉴定，真杂种率介于93.07%~98.02%之间。这与在白三叶（96.36%）[34]及在杧果（95.38%）[18]中的结果相近，明显高于在茶树中（79.55%~85.42%）的报道[35]。结合DNA指纹图谱中父本特征条带的稳定遗传，在分子水平上证明了该种间杂交群体的真实性，为后续遗传分析提供了可靠材料。

本研究发现F_1群体的遗传结构向父本（中华猕猴桃）强烈偏倚。杂交指数分析、PCA及UPGMA聚类均显示绝大多数F_1单株与父本聚为一类。这一结果与在茶树杂交研究中发现的“偏母本遗传”倾向（子代先与母本聚为一类）截然相反[35]，也不同于在菊花脑×甘菊杂交中观察到的子代更接近母本的现象[22]。然而，这种“偏父本”现象在部分木本植物中已有报道，例如浙江红花油茶×广宁红花油茶的F_1代在表型性状上更倾向于父本[24]；在姜荷花杂交研究中也发现，特定组合（如黄色梦幻×荷兰红）的F_1代在聚类分析中表现出明显的偏父本遗传现象[38]。这种偏向某一亲本的“分离失真”（segregation distortion）在远缘杂交中并不罕见，在月季二倍体杂交群体中也检测到了高达45%的SSR标记偏分离率[39]。在本研究中，强烈的父本偏倚可能暗示中华猕猴桃的雄配子在受精过程中具有更强的竞争优势，或者携带特定母本等位基因的合子在发育早期发生了败育（合子选择）。基于这种偏向父本的遗传特性，在利用该杂交组合进行育种时，后代将能较好地继承中华猕猴桃（父本）的优良性状，但同时也需扩大群体规模，以避免山梨猕猴桃（母本）特有抗性基因的丢失。

本研究初步揭示了F_1群体的遗传偏倚规律，但要实现优异种质的有效利用，仍需结合表型数据再深入挖掘。后续研究可致力于构建基因型与表型的关联，重点通过QTL定位或关联分析，寻找控制山梨猕猴桃抗溃疡病性状与中华猕猴桃优异品质性状的关键位点，解析性状聚合的遗传基础。同时，针对SSR数据揭示的父本遗传偏倚现象，笔者将进一步通过叶片茸毛、果实形态等典型形态学性状的统计分析进行生物学验证，探究这种基因组偏向是否在植株表型上得以体现，从而更全面地解析种间杂交的遗传渐渗机制。

4 结 论

本研究证实利用SSR标记可高效鉴定山梨猕猴桃与中华猕猴桃种间杂种的真实性。F_1群体具有高遗传多样性和显著的杂合性过剩，且表现出强烈的父本遗传偏倚。该群体是聚合抗逆与优质性状的宝贵资源，研究结果为猕猴桃分子育种及亲本选配策略提供了重要理论依据。

参考文献 References：

[1] 黄宏文. 猕猴桃属 分类 资源 驯化 栽培[M]. 北京：科学出版社，2013.
Huang Hongwen. *Actinidia* taxonomy germplasm domestication cultivation[M]. Beijing：Science Press，2013.

[2] 李黎，潘慧，李文艺，汪祖鹏，钟彩虹. 中国野生猕猴桃资源的溃疡病抗性种质筛选[J]. 植物科学学报，2022，40(6)：801-809.
Li Li，Pan Hui，Li Wenyi，Wang Zupeng，Zhong Caihong. Screening of wild *Actinidia* germplasms resistant to bacterial canker disease in China[J]. Plant Science Journal，2022，40(6)：801-809.

[3] Gross B L，Henk A D，Richards C M，Fazio G，Volk G M. Genetic diversity in *Malus* × *domestica* (Rosaceae) through time in response to domestication[J]. American Journal of Botany，2014，101(10)：1770-1779.

[4] Cheng Z P，Huang H W. SSR fingerprinting Chinese peach cultivars and landraces (*Prunus persica*) and analysis of their genetic

relationships[J]. Scientia Horticulturae，2009，120(2)：188-193.

[5] Wünsch A，Hormaza J I. Cultivar identification and genetic fingerprinting of temperate fruit tree species using DNA markers[J]. Euphytica，2002，125(1)：59-67.

[6] Ruiz C，Breto M P，Asíns M J. A quick methodology to identify sexual seedlings in citrus breeding programs using SSR markers[J]. Euphytica，2000，112(1)：89-94.

[7] Zhong H X，Zhang F C，Zhou X M，Pan M Q，Xu J，Hao J Z，Han S A，Mei C，Xian H，Wang M，Ji J H，Shi W，Wu X Y. Genome-wide identification of sequence variations and SSR marker development in the Munake grape cultivar[J]. Frontiers in Ecology and Evolution，2021，9：664835.

[8] 郭俊，朱婕，谢尚潜，张叶，叶蓓蕾，郑丽燕，凌鹏 . 油梨转录组SSR分子标记开发与种质资源亲缘关系分析[J]. 园艺学报，2020，47(8)：1552-1564.
Guo Jun，Zhu Jie，Xie Shangqian，Zhang Ye，Ye Beilei，Zheng Liyan，Ling Peng. Development of SSR molecular markers based on transcriptome and analysis of genetic relationship of germplasm resources in avocado[J]. Acta Horticulturae Sinica，2020，47(8)：1552-1564.

[9] Taheri S，Abdullah T L，Rafii M Y，Harikrishna J A，Werbrouck S P O，Teo C H，Sahebi M，Azizi P. *De novo* assembly of transcriptomes，mining，and development of novel EST-SSR markers in *Curcuma alismatifolia* (Zingiberaceae family) through Illumina sequencing[J]. Scientific Reports，2019，9：3047.

[10] Srivastav M，Singh S K，Prakash J，Singh R，Sharma N，Ramchandra S，Devi R，Gupta A，Mahto A K，Jayaswal P K，Singh S，Singh N K. New hyper-variable SSRs for diversity analysis in mango (*Mangifera indica* L.)[J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding，2021，81(1)：119-126.

[11] Surapaneni M，Vemireddy L R，Hameedunnisa B，Reddy B P，Anwar S Y，Siddiq E A. Genetic variability and DNA fingerprinting of elite mango genotypes of India using microsatellite markers[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences，India Section B：Biological Sciences，2019，89(4)：1251-1258.

[12] Yu H W，Ke L J，Xiao Y L，Chen S J，Li Y Y，Tian Q L，Li Y H，Lin J S，Lu L M. Genetic diversity and population structure of *Curcuma alismatifolia* Gagnep. accessions revealed by SSR markers[J]. Genetic Resources and Crop Evolution，2022，69(4)：1661-1669.

[13] 罗亦纾，张霞，毛君林，李华钧，刘勤晋，童华荣，梁国鲁，魏旭 . 35份重庆大茶树种质资源遗传多样性的SSR分析[J]. 分子植物育种，2019，17(19)：6549-6557.
Luo Yishu，Zhang Xia，Mao Junlin，Li Huajun，Liu Qinjin，Tong Huarong，Liang Guolu，Wei Xu. Analysis of genetic diversity in 35 ancient tea accessions from Chongqing with SSR markers[J]. Molecular Plant Breeding，2019，17(19)：6549-6557.

[14] Ouni R，Zborowska A，Sehic J，Choulak S，Hormaza J I，Garkava-Gustavsson L，Mars M. Genetic diversity and structure of Tunisian local pear germplasm as revealed by SSR markers[J]. Horticultural Plant Journal，2020，6(2)：61-70.

[15] 刘硕，刘宁，章秋平，张玉萍，张玉君，徐铭，马小雪，刘威生 . 中国华北和东北地区杏种质资源遗传多样性分析[J]. 园艺学报，2019，46(6)：1045-1056.
Liu Shuo，Liu Ning，Zhang Qiuping，Zhang Yuping，Zhang Yujun，Xu Ming，Ma Xiaoxue，Liu Weisheng. Genetic diversity of the apricot germplasms from North & Northeast China[J]. Acta Horticulturae Sinica，2019，46(6)：1045-1056.

[16] 杨荣志，谭君，杨华勇，吴钢，余康进，杨俊品 . 川西高原早熟玉米种质资源的SSR遗传多样性分析[J]. 中国种业，2020(3)：47-50.
Yang Rongzhi，Tan Jun，Yang Huayong，Wu Gang，Yu Kangjin，Yang Junpin. SSR genetic diversity analysis of early-maturing maize germplasm resources in western Sichuan plateau[J]. China Seed Industry，2020(3)：47-50.

[17] Ma S N，Han C Y，Zhou J，Hu R C，Jiang X，Wu F F，Tian K，Nie G，Zhang X Q. Fingerprint identification of white clover cultivars based on SSR molecular markers[J]. Molecular Biology Reports，2020，47(11)：8513-8521.

[18] Li X，Zheng B，Xu W T，Ma X W，Wang S B，Qian M J，Wu H X. Identification of F_1 hybrid progenies in mango based on fluorescent SSR markers[J]. Horticulturae，2022，8(12)：1122.

[19] 王一帆，郑赟，荣二花，吴玉香 . 亚洲棉与拟似棉远缘杂种的合成与鉴定[J]. 生物技术通报，2020，36(8)：1-7.
Wang Yifan，Zheng Yun，Rong Erhua，Wu Yuxiang. Synthesis and identification of distant hybrids between *Gossypium arboreum* and *Gossypium gossypioides*[J]. Biotechnology Bulletin，2020，36(8)：1-7.

[20] 宋慧，王迎儿，黄芸萍 . 中国南瓜(*Cucurbita moschata*)×印度南瓜(*C. maxima*)种间杂交幼胚培养和杂种真实性鉴定[J]. 植物遗传资源学报，2019，20(6)：1486-1493.
Song Hui，Wang Yinger，Huang Yunping. Immature embryo culture and marker-assisted identification of inter-specific hybrids derived from *Cucurbita moschata* × *Cucurbita maxima*[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2019，20(6)：1486-1493.

[21] 程维舜，罗茜，洪娟，王素萍，黄翔，杜雷，姜利，张利红，陈钢 . 利用荧光标记SSR鉴定西瓜杂交种的纯度研究[J]. 中国果菜，2020，40(12)：36-41.
Cheng Weishun，Luo Xi，Hong Juan，Wang Suping，Huang Xiang，Du Lei，Jiang Li，Zhang Lihong，Chen Gang. Using the fluorescent labeled SSR marker to identify hybrid purity of watermelon[J]. China Fruit & Vegetable，2020，40(12)：36-41.

[22] 刘颖鑫，李沛曈，迟天华，王海滨，管志勇，房伟民，陈发棣，张飞 . 菊花脑×甘菊种间F_1杂种的鉴定和遗传多样性分析[J]. 园艺学报，2019，46(8)：1553-1564.
Liu Yingxin，Li Peitong，Chi Tianhua，Wang Haibin，Guan Zhiyong，Fang Weimin，Chen Fadi，Zhang Fei. Identification and genetic diversity analysis of interspecific F_1 hybrids between *Chrysanthemum nankingense* × *C. lavandulifolium*[J]. Acta Horticulturae Sinica，2019，46(8)：1553-1564.

[23] 周文才，田仟仟，李田，黄彬，温强 . 浙江红花油茶×广宁红花油茶杂交子代的表型性状及其SSR分子鉴定[J]. 广西植物，2024，44(7)：1269-1277.
Zhou Wencai，Tian Qianqian，Li Tian，Huang Bin，Wen Qiang. Phenotypic traits and SSR molecular identification of hybrid

progenies of *Camellia chekiangoleosa* × *C. semiserrata*[J]. Guihaia，2024，44(7)：1269-1277.

[24] Yamanaka S，Hosaka F，Matsumura M，Onoue-Makishi Y，Nashima K，Urasaki N，Ogata T，Shoda M，Yamamoto T. Genetic diversity and relatedness of mango cultivars assessed by SSR markers[J]. Breeding Science，2019，69(2)：332-344.

[25] Sajana S，Thomas P，Ravishankar K V，Nandeesha P，Kurian R M，Sane A，Bindu H. Marker-assisted confirmation of maternal or zygotic origin of embryogenic cultures and regenerated plantlets of two polyembryonic mango cultivars using SSR markers[J]. The Journal of Horticultural Science & Biotechnology，2021，96(2)：201-208.

[26] Li Y Y，Chen X H，Yu H W，Tian Q L，Lu L M. Identification and characterization of *CONSTANS*-like genes from *Curcuma alismatifolia*[J]. Horticulture，Environment，and Biotechnology，2021，62(2)：279-286.

[27] 董乐，李田，黄文印，王波，徐林初，徐立安，温强 . 浙江红花油茶优株筛选与综合评价[J]. 中南林业科技大学学报，2021，41(11)：35-45.
Dong Le，Li Tian，Huang Wenyin，Wang Bo，Xu Linchu，Xu Li'an，Wen Qiang. Selection and comprehensive evaluation of superior individual plant in *Camellia chekiangoleosa*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology，2021，41(11)：35-45.

[28] 贺义昌，吴妹杰，董乐，温强，李田，李晓辉，朱恒，徐林初，徐立安 . 主产区浙江红花油茶籽仁含油率及脂肪酸组成变异分析[J]. 经济林研究，2020，38(3)：37-45.
He Yichang，Wu Meijie，Dong Le，Wen Qiang，Li Tian，Li Xiaohui，Zhu Heng，Xu Linchu，Xu Li'an. Analysis of kernel oil content and variation of fatty acid composition of *Camellia chekiangoleosa* in the main producing areas[J]. Non-wood Forest Research，2020，38(3)：37-45.

[29] 韩飞，赵婷婷，刘小莉，张琦，李大卫，田华，彭珏，钟彩虹 . 山梨猕猴桃与中华猕猴桃种间杂交后代果实性状的遗传倾向分析[J]. 植物科学学报，2022，40(4)：505-512.
Han Fei，Zhao Tingting，Liu Xiaoli，Zhang Qi，Li Dawei，Tian Hua，Peng Jue，Zhong Caihong. Genetic analysis of fruit traits in *Actinidia rufa* (Siebold and Zuccarini) Planchon ex Miquel × *Actinidia chinensis* var. *chinensis* C. F. Liang kiwifruit hybrid population[J]. Plant Science Journal，2022，40(4)：505-512.

[30] 胡光明，张琼，韩飞，李大卫，李作洲，汪志，赵婷婷，田华，刘小莉，钟彩虹 . 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.
Hu Guangming，Zhang Qiong，Han Fei，Li Dawei，Li Zuozhou，Wang Zhi，Zhao Tingting，Tian Hua，Liu Xiaoli，Zhong Caihong. Screening and application of universal SSR molecular marker primers in *Actinidia*[J]. Scientia Agricultura Sinica，2022，55(17)：3411-3425.

[31] Liu C Y，Zhang Q，Yao X H，Zhong C H，Yan C L，Huang H W. Characterization of genome-wide simple sequence repeats and application in interspecific genetic map integration in kiwifruit[J]. Tree Genetics & Genomes，2016，12(2)：21.

[32] Wright S. Evolution and the genetics of populations，volume 4：Variability within and among natural populations[M]. Chicago：University of Chicago Press，1978.

[33] Botstein D，White R L，Skolnick M，Davis R W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms[J]. American Journal of Human Genetics，1980，32(3)：314-331.

[34] 汪阳，闫三博，张睿，黄琳凯，张新全，聂刚 . 白三叶杂交 F_1 代群体的表型鉴定及 SSR 分析[J]. 草地学报，2024，32(6)：1657-1664.
Wang Yang，Yan Sanbo，Zhang Rui，Huang Linkai，Zhang Xinquan，Nie Gang. Phenotypic identification and SSR analysis of *Trifolium repens* F_1 hybrid progeny[J]. Acta Agrestia Sinica，2024，32(6)：1657-1664.

[35] 雷雨，段继华，黄飞毅，康彦凯，罗意，陈宇宏，丁玎，姚利娜，董丽娟，李赛君 . 茶树杂交 F_1 真假杂种的 SSR 鉴定及遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报，2021，22(3)：748-757.
Lei Yu，Duan Jihua，Huang Feiyi，Kang Yankai，Luo Yi，Chen Yuhong，Ding Ding，Yao Lina，Dong Lijuan，Li Saijun. Identification and genetic diversity of tea F_1 hybrids based on SSR markers[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2021，22(3)：748-757.

[36] 李文秀，贺军军，张华林，翁俊亮，李进良，罗萍 . 橡胶树杂交子代遗传特性及遗传多样性分析[J]. 西南农业学报，2022，35(5)：981-990.
Li Wenxiu，He Junjun，Zhang Hualin，Weng Junliang，Li Jinliang，Luo Ping. Genetic characteristics and genetic diversity of hybrid progeny of *Hevea brasiliensis*[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences，2022，35(5)：981-990.

[37] 江锡兵，章平生，徐阳，吴聪连，张东北，龚榜初，吴开云，赖俊声 . 栗杂交 F_1 代 SSR 标记遗传多样性分析[J]. 园艺学报，2021，48(5)：897-907.
Jiang Xibing，Zhang Pingsheng，Xu Yang，Wu Conglian，Zhang Dongbei，Gong Bangchu，Wu Kaiyun，Lai Junsheng. Genetic diversity of F_1 hybrids of chestnut based on SSR markers[J]. Acta Horticulturae Sinica，2021，48(5)：897-907.

[38] 江素华，吴雨欣，罗锦榕，叶悦娟，林金水，余惠文，陆銮眉 . 姜荷花杂交子代的 SSR 鉴定及遗传多样性分析[J]. 热带作物学报，2024，45(5)：928-935.
Jiang Suhua，Wu Yuxin，Luo Jinrong，Ye Yuejuan，Lin Jinshui，Yu Huiwen，Lu Luanmei. Identification and genetic diversity analysis of hybrid offsprings of *Curcuma alismatifolia* revealed by SSR markers[J]. Chinese Journal of Tropical Crops，2024，45(5)：928-935.

[39] 周宁宁，李淑斌，李远波，蹇洪英，晏慧君，王其刚，陈敏，邱显钦，张颢，唐开学 . 二倍体月季 F_1 群体的 SSR 鉴定与遗传分析[J]. 园艺学报，2017，44(1)：151-160.
Zhou Ningning，Li Shubin，Li Yuanbo，Jian Hongying，Yan Huijun，Wang Qigang，Chen Min，Qiu Xianqin，Zhang Hao，Tang Kaixue. Hybrids identification and genetic analysis in diploid roses population (F_1) using SSR markers[J]. Acta Horticulturae Sinica，2017，44(1)：151-160.