

谷子 SSR 分子标记的研究进展

Research progresses on SSR molecular markers in foxtail millet

沈 琰¹ 王 颖^{1,2} 孙大庆² 张东杰¹

SHEN Yan¹ WANG Ying^{1,2} SUN Da-qing² ZHANG Dong-jie¹

(1. 黑龙江八一农垦大学食品学院, 黑龙江 大庆 163319; 2. 国家杂粮工程技术研究中心, 黑龙江 大庆 163319)

(1. College of Food Science, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China;
2. National Coarse Cereals Engineering Research Center, Daqing, Heilongjiang 163319, China)

摘要:谷子作为一种在中国杂粮作物中占据重要地位的粮食作物,其全基因组测序的完成极大地促进了谷子分子标记技术的发展。SSR 作为第二代分子标记,具有操作简单、重复性好、结果可靠等优势,现已被广泛应用于作物遗传多样性、遗传连锁图谱构建、数量性状分析、品种鉴定等研究。文章对 SSR 标记技术在谷子遗传多样性、遗传连锁图谱等方面的研究进行综述,以期为中国谷子 SSR 标记技术发展提供参考与借鉴。

关键词:谷子; SSR; 分子标记; 应用

Abstract: Foxtail millet was one of the important positions in grain crops. With the completion of its whole genome sequencing, it had greatly promoted the development of molecular markers of foxtail millet. As the second generation, with a simple operation, good reproducibility and reliable results and other advantages, SSR markers technology had been widely adopted in crop genetic diversity, construction of genetic linkage map, analysis of quantity shape, species identification and other research. The application in genetic diversity and other research of SSR markers in foxtail millet were reviewed, and it was expected to provide information and reference for the development of SSR markers in foxtail millet.

Keywords: foxtail millet; SSR; molecular markers; application

谷子亦称粟米,是最早起源于中国的重要杂粮,迄今已有 8 700 年的栽培史^[1]。谷子属禾木科狗尾草属作物,具有生育期短、耐旱、耐瘠等生理特性,广泛分布于亚欧大陆的温带和热带,是中国黄河中上游地区主要栽培作物之一^[2]。同时,谷子营养价值极高,含有丰富的氨基酸、蛋白质、维生素

以及钙、铜、铁、锌、硒、碘、镁等微量元素,营养保健作用也非常显著,因此被广泛加工和研发成一系列方便食用的产品。谷子与水稻的基因组结构具有明显的共线性,为二倍体自花授粉作物,基因组较小,约 490 Mb,基于此,谷子易被选为基因组研究的目标对象。

SSR (simple sequence repeats) 又称为微卫星,是一类在真核生物和原核生物基因组编码区及非编码区中广泛存在、分散度高、多态性良好的简单重复序列^[3]。SSR 在植物基因组中分布随机;两侧序列较保守;多数 SSR 无功能性,位点变异广泛存在于各品种间;一般以少数几个(通常为 1~6 bp)核苷酸为重复单位的首尾串联重复 DNA 序列,如 (TG)_n、(CA)_n、(GGC)_n 等,其中 n 代表重复次数,重复次数从几个到几十个不等^[4]。典型的 SSR 一般由 5~100 个串联重复序列单位构成^[5]。SSR 标记为共显性分子标记^[6],扩增时需要少量模板 DNA,即便 DNA 降解,也能有效地分析鉴定。利用 SSR 两侧单拷贝序列可设计出一对特异性引物,通过 PCR (polymerase chain reaction) 即聚合酶链式反应技术,一种在体外快速扩增特定基因或 DNA 序列的方法进行扩增^[7],得到目的 SSR 片段,多利用电泳技术分析获得长度多态性^[8]。

SSR 作为第二代分子标记,与 RAPD、RFLP 等分子标记技术相比,具有操作简单、重复性好、结果可靠等特点,现已在植物遗传研究和育种中广泛应用,如系谱分析^[9-10]、群体遗传学^[11-12]、遗传图谱构建^[13]等方面。尽管 SSR 分子标记具有上述这些优点,但利用传统方式进行开发的难度较大,对于人力物力的损耗也较大^[14]。迄今为止,SSR 技术已在水稻^[15]、玉米^[16-17]、小麦^[18-19]、大豆^[20-21]、高粱^[22]、绿豆^[23]等农作物中得到比较深入地研究与应用。近年,随着谷子全基因组测序的完成^[24],谷子 SSR 标记的开发与应用研究逐渐增多,有力地促进了谷子遗传、育种、栽培等方面的研究与应用。

1 谷子 SSR 标记开发

SSR 按标记开发方式可分为基因组 SSR 和表达序列标

基金项目:“十二五”农村领域国家科技计划项目(编号:2012BAD34B02);黑龙江省应用技术与开发重大项目(编号:GA14B104)

作者简介:沈琰,女,黑龙江八一农垦大学在读硕士研究生。

通讯作者:张东杰(1966-),男,黑龙江八一农垦大学教授,博士,博士生导师。E-mail: byndzjd@126.com

收稿日期:2015-08-17

签 SSR(EST-SSR)^[25]。基因组 SSR 是基于全基因组序列开发的,由于探针设计的局限,传统基因组 SSR 开发方法费时费力,且开发的 SSR 种类有限。随着谷子基因组测序的完成,为 SSR 标记技术研究提供大量的序列信息并促进了此技术在谷子中的发展;EST-SSR 是指在基因编码区内的 SSR,不包括内含子及非编码区中的 SSR,通常 3 个碱基重复的 SSR 居多。作为一种引物特异性标记,SSR 必须在 DNA 序列已知的情况下进行引物设计及 PCR 扩增,如何筛选到效果显著且种属特异的 SSR 引物是 SSR 技术应用的关键问题^[26]。

1.1 基因组 SSR 标记的开发

传统的基因组 SSR 开发,多需要建立富含某种碱基重复单元的基因组文库,利用探针筛选阳性克隆并测序,序列分析鉴定后,利用这些富含 SSR 的序列设计引物并用于 PCR 扩增^[27]。例如贾小平等^[28]通过选择扩增微卫星法获得谷子 SSR 序列 163 个,成功设计 60 个特异性引物,其中 55 个属于完整型重复,5 个属于复合型重复。马丽华等^[29]主要通过 5' 锚定 PCR 技术,利用豫谷 1 构建基因组文库分离得到谷子微卫星序列 140 个,含有 GT/CA、TG/AC、GA/CT 和 AG/TC 四类重复基元,但大部分克隆 SSR 序列较短。

随着谷子基因组测序项目的完成,基于谷子基因组 DNA 序列和生物信息学软件分析,可以直接预测获得大量的 SSR 标记,从而根据研究目的设计不同的特异性引物进行 SSR 标记的验证和应用。目前,基于谷子基因组序列开发的 SSR 标记及其应用已有少量报道,如张晗等^[30]利用 Phytozome 数据库,搜索得到 21 150.78 kb 谷子基因组序列,其中含有 1 872 个 SSR,包含 126 种重复基元,其中 63.41% 为二核苷酸类型,31.86% 为三核苷酸类型。基于搜索到的 SSR,设计 74 对特异性引物,其中 64 对引物可以稳定扩增。利用 40 对引物对 27 份谷子品种进行多态性检验,27 对引物扩增良好且多态性丰富,共扩增出 220 个等位变异,平均每个位点 8.15 个。Garima Pandey 等^[24]对谷子的全基因组进行开发,发现 28 342 个微卫星片段,共设计 21 294 对引物,其中 15 573 对分布在 9 个染色体上。

1.2 EST-SSR 标记的开发

表达序列标签(expressed sequence tags, ESTs)是 cDNA 文库中随机挑选克隆,对其进行大规模测序所获得的部分 cDNA 的 5' 端或 3' 端序列,长度一般为 150~500 bp^[31]。利用 EST 能够有效、快速地获取大规模基因组序列,这极大地促进了基因差异表达、寻找新基因、构建遗传图谱、制备 DNA 芯片及比较基因组学等研究的发展^[32]。EST-SSR 标记的开发主要是通过含有 SSR 的 EST 进行筛选,根据其两侧保守的单拷贝序列设计特异性引物,利用 PCR 扩增得到基因组编码区中的微卫星序列。EST-SSR 与基因组 SSR 相比,技术和原理十分相似,主要区别在于 EST-SSR 存在于基因组编码区内,因此可以更充分地反映出植物基因组的功能信息^[33]。Kajal Kumari 等^[34]利用 NCBI 中已知的 66 027 个谷子 EST 片段推断出 24 828 个非冗余 EST 片段,成功设计 447 对引物,其中 327 对分布在谷子 9 个染色体上。

2 SSR 技术在谷子中的应用

2.1 遗传多样性研究

遗传多样性主要是指种内不同居群之间或同一居群不同个体之间的遗传变异的总和^[35]。对谷子种植资源的遗传多样性进行可靠、快捷、精确地分析,了解种群之间的遗传距离,为谷子资源的充分利用、科学育种及遗传学研究提供重要依据。以往通过地理来源、系谱关系及有限的表型鉴定数据,很难区分数以万计的谷子品种资源。伴随着分子标记研究的不断发展,利用分子方法标记等位基因并计算遗传距离,现已成为物种遗传多样性研究的热点。随着谷子 SSR 标记大量开发,将其应用于遗传多样性的研究也屡见报道。

郝晓芬等^[36]应用小麦的 120 对 SSR 引物,对中国 96 个谷子品种的遗传多样性进行分析,筛选得到扩增稳定、重复性好且具有多态性的引物 5 对,共 34 个多态位点,平均 PIC 值为 0.173 24。通过聚类分析,将 96 个谷子品种分成 5 类,各类中均有采自不同生态地理类型的谷子品种,但未发现分类与不同生态地理类型之间的相关性。该研究结果与王节之等^[37]的遗传多样性与地理类型之间有一定规律性的结论不一致,聚类结果可能与熟期、籽粒灌浆饱满有一定关系,和穗型、谷色无关。

朱学海等^[38]利用均匀分布于谷子 9 条染色体上的 21 个 SSR 标记,在 120 份谷子核心种质中扩增出等位变异 305 个,每个位点平均 PIC 值为 0.809。通过 UPGMA 聚类,将 120 份样品划分为 4 个类群,发现与来源地生态类型保持一致。杨天宇等^[39]以中国北部高原生态区的 6 个农家品种及 14 个育成品种为材料,利用 60 对谷子 SSR 标记,分析其遗传差异。通过聚类分析,将 20 个品种划分为四大类,6 个农家品种分别属于三大类,可以看出农家品种的遗传差异较大。说明农家谷子品种中基因资源丰富,是谷子育种的重要资源。总体而言,应用 SSR 标记技术可有效地鉴别谷子品种的起源和多样性,并且可以比较有效地区分不同来源地及不同生态类型的谷子品种。

2.2 谷子遗传连锁图谱的构建

作为基因组学研究的基础,遗传图谱是由遗传重组所得到的基因线性排列图,说明了少数功能基因与遗传标记之间的相对关系^[40]。图谱构建时,一般将 SSR 标记作为锚定标记,因为其共显性、位点稳定且多态率高等特点,有益于整合不同连锁群和图谱连锁群或染色体的归并^[3]。基于 SSR 标记技术所构建的谷子遗传连锁图谱,更有利于从分子水平上对谷子的农艺性状进行进一步了解,对基因定位、克隆、基因组结构与功能的研究以及重要性状的遗传分析具有重要的意义。杨坤^[41]³²⁻³³利用 120 个以青狗尾草 N10 与谷子栽培品种大青秸杂交获得的单株 F₂ 群体作为样品,构建 SSR 标记的谷子连锁图谱,46 个标记分布在 10 个连锁群上,总长度为 916 cM,标记间平均距离为 19.91 cM。每个连锁群长度为 22.6~179.7 cM,平均连锁群长度为 91.6 cM,每个连锁群中包含 2~9 个标记。

2.3 数量性状基因分析

在谷子基因组中,SSR 位点分布随机且均匀,因此可利

用数量性状基因(quantitative trait locus, QTL)和 SSR 位点存在的连锁关系,对该基因进行功能和定位研究。郝晓芬等^[42]为寻找谷子光敏雄性不育基因,通过 166 对 SSR 引物对谷子光敏不育系 GM 及恢复系恢东 1 号两亲本间进行筛选。在亲本间存在差异的引物共 61 对,其中一对引物 b159 与目的基因连锁,最终将光敏雄性不育基因定位于第 6 染色体,连锁距离为 13.5 cM。杨坤^[41]³⁴⁻⁴⁰通过所构建谷子遗传连锁图谱对穗颈长等 5 个主要农艺性状的 QTL 进行分析,共得到 12 个 QTL。其中 3 个农艺性状的 QTL 出现富集现象,经相关分析表明 3 个性状之间呈极显著正相关。王晓宇等^[43]选取表型差异较大的沈 3 及晋谷 20 F₂ 为作图群体,利用 SSR 分子标记,通过观测穗长、株高、穗重等形状进行 QTL 分析。被整合的 54 个 SSR 标记构建 10 个连锁群,检测到 2 个与株高相关的主效 QTL,1 个穗长主效 QTL,与穗重、粒重相关的主效 QTL 为同一位点。谷子表型控制复杂,相关 QTL 的检测受环境影响较大,不同连锁群 QTL 间交互作用明显。

2.4 品种鉴定

在各种 DNA 分子标记中,利用 SSR 分子标记进行种子鉴定,具有很多优越性(见表 1)。SSR 在作物种内或种间具有良好的保守性,因为 SSR 标记技术灵敏度和重复性高、操作简单、稳定性好,已成为构建遗传图谱、基因定位等研究的理想工具,被广泛应用于许多作物的基因组作图、基因定位、

系谱分析及分子标记育种、DNA 指纹和品种鉴定、种植资源保护和利用等方面^[44-45]。SSR 标记符合作物品种鉴定的 4 个基本准则:环境的稳定性、最小品种内变异性、品种间变异可识别性和试验结果的可靠性。因此 SSR 标记技术是一种比较理想的品种鉴定技术,并且已在小麦、玉米、花生等作物中展开了大量的研究和应用。目前,SSR 标记技术已成为水稻(NY/T 1433—2014)、玉米(NY/T 1432—2014)品种鉴定的国家标准。

李汝玉等^[46-47]利用 8 对 SSR 引物对 71 份中国小麦育成品种(系)进行品种鉴定,获得了 71 份品种的 SSR 基因型数据,成功将 71 份品种进行区分。贾春兰等^[48]参考国内外文献资料,选用玉米 10 条染色体上的 42 对 SSR 引物对鉴定品种和标准品种进行鉴定,最后成功区分出鉴定品种。马红勃等^[49]、左示敏等^[50]利用其他作者发表的 SSR 引物对水稻品种进行区分。证明 SSR 技术对试验所采用的水稻品种区分率可达到 100%。由此可见,SSR 技术已广泛地应用于各类种子的品种鉴定中,且技术成熟,多态性高,稳定性好。

Kajal Kumari^[34]利用所设计的 327 对引物中的 40 对,对 8 种谷子品种和 4 种非谷子作物进行鉴定,能成功区分是否为谷子作物及品种。Garima Pandey^[24]从所设计的 21 294 对引物中选取 159 对,利用 8 种谷子品种对这 159 对引物进行鉴定潜力检测,其中 107 对表现出多态性,说明其在品种鉴定中具有一定潜力。

表 1 不同分子标记方法的比较^[44]

Table 1 Comparison of different methods of molecular markers

方法	遗传特性	多态性水平	可检测位点数	检测基础	检测基因组部位	使用技术难度	DNA 质量要求	DNA 用量/ μg
RFLP	共显性	低	1~4	分子杂交	低拷贝区	中等	高	5~10
RAPD	显性	中等	1~10	随机 PCR	整个基因组	易	低	<50
SNP	显性/共显性	低	1	专一 PCR	整个基因组	易	低	<50
ISSR	显性	中等	2~20	PCR	整个基因组	易	低	<50
SSR	共显性	中等	10~100	专一 PCR	重复序列区	易	低	50
AFLP	显性/共显性	高	50~200	专一 PCR	整个基因组	中等	高	100

3 展望

由于 SSR 标记具有操作简单、灵敏度高、重现性好等优点,近年来在作物遗传学研究中的应用和发展迅速。在谷子分子研究中,是最具应用前景的分子标记之一。但依靠传统试验方式开发的谷子 SSR 标记效率不高、操作繁琐且消耗大量人力、物力,而基于 EST 开发的 SSR 标记多态性又不如基因组 SSR。虽然只有少数学者基于谷子基因组序列开发了 SSR 标记及其引物,但有力地促进了 SSR 技术在谷子研究中的发展。然而 SSR 标记的传统开发方法本身存在一定的局限性,致使一些研究结果存在较大差异,例如郝晓芬等^[36]在研究中未发现谷子的遗传多样性与不同生态地理类型之间的相关性,这个研究结果与王节之等^[37]的遗传多样性与地理类型之间有一定规律性的结论不一致。综上所述,SSR 技术已逐步应用于谷子的遗传图谱的构建、遗传多样性研

究、数量性状基因分析及品种鉴定等方面。今后基于更多谷子品种的全基因组序列信息,在获得大量 SSR 标记的基础上,应大力开展 SSR 标记下游应用技术的研究,为中国特有的谷子种质资源保护及应用提供技术保障。

参考文献

- [1] 孙加梅,王雪梅,王东健,等. 谷子种质资源遗传多样性研究[J]. 山东农业科学, 2013, 45(3): 33-37.
- [2] 刘敬科,张玉宗,刘莹莹,等. 谷子蛋白组分分析研究[J]. 食品与机械, 2014, 30(6): 39-42.
- [3] 王东东,李良秋,马连营,等. 大型真菌中 SSR 分子标记的开发与应用[J]. 微生物学通报, 2013, 40(4): 646-654.
- [4] 敖日格乐,贾晓,葛台明. SSR 分子标记的开发策略概述[J]. 湖北民族学院学报, 2009, 27(4): 462-467.
- [5] 刘闯萍,王军. SSR 标记及其在葡萄上的应用[J]. 果树学报, 2008, 25(1): 93-101.

- [6] 陆敏佳, 蒋玉蓉, 陆国权, 等. 利用 SSR 标记分子藜麦品种的遗传多样性[J]. 核农学报, 2015, 29(2): 260-269.
- [7] 刘辉, 杨利, 平张滨. PCR 及其改进技术在食品检测中的应用[J]. 食品与机械, 2008, 24(4): 166-169.
- [8] 杨文柱, 焦燕. SSR 分子标记技术在生物遗传学领域的应用[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(2): 640-642.
- [9] 李晓岚, 陆嘉惠, 谢碧蓉, 等. 4 种甘草属植物 EST-SSR 引物开发及其亲缘关系分析[J]. 西北植物学报, 2015, 35(3): 480-485.
- [10] 李赛君, 雷雨, 段继华, 等. 基于 EST-SSR 的祁门种群遗传多样性和亲缘关系分析[J]. 茶叶科学, 2015, 35(4): 329-335.
- [11] 罗兵, 孙海燕, 杨志刚, 等. 基于 SSR 标记的太湖稻区常规粳稻 DNA 指纹图谱构建及遗传相似性分析[J]. 南方农业学报, 2015, 46(1): 9-14.
- [12] 叶春秀, 李全胜, 李有忠, 等. 新疆早熟陆地棉 SSR 标记遗传多样性及群体结构分析[J]. 西南农业学报, 2015, 28(3): 997-1002.
- [13] 宗成堃, 宋振巧, 陈海梅, 等. 利用 SSR、SRAP 和 ISSR 分子标记构建首张丹参遗传连锁图谱[J]. 药学报, 2015, 50(3): 360-366.
- [14] 阮泓越, 宛煜嵩, 贺辉群, 等. 14 个微卫星 DNA 标记在猪个体识别和溯源中的应用研究[J]. 农业生物技术学报, 2010, 18(6): 1129-1133.
- [15] 程本义, 夏俊辉, 龚俊义, 等. SSR 荧光标记毛细管电泳检测法在水稻 DNA 指纹鉴定中的应用[J]. 中国水稻科学, 2011, 25(6): 672-676.
- [16] 刘晓鑫, 谢传晓, 赵琦, 等. 基于 SSR 荧光标记技术的玉米群体混合样本基因频率分析方法[J]. 中国农业科学, 2008, 41(12): 3991-3998.
- [17] 赵久然, 王风格, 易红梅, 等. 我国玉米品种标准 DNA 指纹库构建研究及应用进展[J]. 作物杂志, 2015(2): 1-6.
- [18] 赵檀, 金柳艳, 李远, 等. 基于全基因组的河北省小麦品种遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(1): 45-53.
- [19] 郑永胜, 张哈, 王东建, 等. 基于荧光检测技术的小麦品种 SSR 鉴定体系的建立[J]. 中国农业科学, 2014, 47(19): 3725-3735.
- [20] 徐海风, 杨加银, 程保山. 26 份菜用大豆品种(系)指纹图谱的构建及其遗传多样性分析[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(5): 145-148.
- [21] 陈亮, 郑宇宏, 范旭红, 等. 大豆 SSR 指纹图谱身份证的研究进展与展望[J]. 大豆科技, 2015(2): 38-43.
- [22] 倪先林, 赵甘霖, 汪小楷, 等. 42 份糯高粱种质资源的 SSR 标记遗传多样性分析[J]. 分子植物育种, 2015, 31(9): 16-22.
- [23] 任红晓, 程须珍, 徐东旭, 等. 应用 SSR 标记分析中国北方名优绿豆的遗传多样性[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(2): 395-399.
- [24] Garima Pandey, Gopal Misra, Kajal Kumari. Genome-wide development and use of microsatellite marker for large-scale genotyping applications in foxtail millet [*setaria italica* (L.)][J]. DNA Research, 2013(20): 197-207.
- [25] 孙清明, 马文朝, 马帅鹏, 等. 荔枝 EST 资源的 SSR 信息分析及 EST-SSR 标记开发[J]. 中国农业科学, 2011, 44(19): 4037-4049.
- [26] 陈怀琼, 隋春, 魏建和. 植物 SSR 引物开发策略简述[J]. 分子植物育种, 2009, 17(4): 845-851.
- [27] 王金彦, 杨庆利, 禹山林. 花生 SSR 分子标记的开发与利用[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 401-406.
- [28] 贾小平, 王天宇, 黎裕, 等. 用 SAM 法分离谷子 SSR 位点的研究[J]. 河南农业科学, 2009(8): 17-21.
- [29] 马丽华, 刁现民, 尚忠林. 应用 5' 锚定 PCR 开发谷子微卫星标记[D]. 保定: 河北大学, 2008: 27-29.
- [30] 张哈, 王雪梅, 王东健, 等. 谷子基因组 SSR 信息分析和标记开发[J]. 分子植物育种, 2013, 11(1): 30-36.
- [31] 杨维泽, 许宗亮, 杨绍兵, 等. 三种植物 EST-SSR 引物在滇重楼上的通用型分析[J]. 西南农业学报, 2014, 27(4): 1686-1690.
- [32] 刘林, 孙来亮, 兰茗清, 等. 小麦 EST-SSR 的分析及其引物开发[J]. 云南农业大学学报, 2012, 27(5): 623-630.
- [33] 李卫国, 常天骏, 龚红梅. EST-SSR 及其在植物基因组学研究中的应用[J]. 生物技术, 2008, 18(4): 90-93.
- [34] Kajal Kumari, Mehanathan Muthamilaran, Gopal Misra. Development of eSSR-markers in *setaria italica* and their applicability in studying genetic diversity, cross-transferability and comparative mapping in millet and non-millet species[J]. PLOS ONE, 2013, 8(6): 65-79.
- [35] 欧良喜, 向旭, 狄凤香, 等. SSR 分子标记在荔枝上的研究进展[J]. 生物技术通报, 2009, 3(S1): 83-87.
- [36] 郝晓芬, 王节之, 王璐英, 等. SSR 标记分析谷子遗传多样性[J]. 山西农业科学, 2005, 33(4): 29-31.
- [37] 王节之, 郝晓芬, 王根全, 等. 谷子种质资源分子标记的多态性研究[J]. 生物技术, 2006, 16(1): 10-14.
- [38] 朱学海, 张艳红, 宋燕春, 等. 基于 SSR 标记的谷子遗传多样性研究[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(6): 698-702.
- [39] 杨天宇, 牟平, 孙万仓, 等. 中国北部高原地区谷子品种遗传差异的 SSR 分析[J]. 西北植物学报, 2010, 30(9): 1786-1791.
- [40] 詹少华, 盛新颖, 樊洪泓, 等. 大豆 EST 序列长度与 SSR 特性的关系[J]. 大豆科学, 2009, 28(2): 204-209.
- [41] 杨坤. 谷子 SSR 标记连锁图谱构建及几个主要性状 QTL 分析[D]. 保定: 河北农业大学, 2008.
- [42] 郝晓芬, 王志民, 王根全, 等. SSR 方法标记谷子光敏雄性不育基因[J]. 华北农学报, 2011, 26(5): 112-116.
- [43] 王晓宇, 刁现民, 王节之, 等. 谷子 SSR 分子图谱构建及主要农艺性状 QTL 定位[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(5): 108-115.
- [44] 王印肖, 徐秀琴, 韩宏伟. 分子标记在品种鉴定中的应用级前景[J]. 河北林业科技, 2006, 9(S1): 46-49.
- [45] 盖树鹏, 盖伟玲, 黄进勇. SSR 与 SRAP 标记在玉米品种鉴定中的比较研究[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(3): 468-472.
- [46] 李汝玉, 李群, 张文兰, 等. 利用 SSR 标记进行小麦品种鉴定和新品种保护研究[J]. 山东农业科学, 2007(6): 14-17.
- [47] 李汝玉, 李群, 张文兰, 等. 利用 SSR 标记进行中国小麦品种鉴定的研究[J]. 种子, 2008, 27(2): 91-96.
- [48] 贾春兰, 刘少坤, 柳京国, 等. SSR 分子标记技术在玉米品种鉴定中的应用[J]. 农业科技通讯, 2006(4): 16-17.
- [49] 马红勃, 许旭明, 韦新宇, 等. 基于 SSR 标记的福建省若干水稻品种 DNA 指纹图谱构建及遗传多样性分析[J]. 福建农业学报, 2010, 25(1): 33-38.
- [50] 左示敏, 周娜娜, 陈宗祥, 等. SSR 标记在江苏粳稻品种鉴定中的应用研究[J]. 扬州大学学报, 2014, 35(4): 46-51.