

# 杨树茎高-直径多阶段生长的 QTL 定位分析

龚慧莹<sup>1</sup> 张晓宇<sup>1</sup> 方青<sup>3</sup> 邬荣岭<sup>2,4</sup>

(1. 北京林业大学理学院 北京 100083; 2. 北京林业大学林木分子设计育种高精尖创新中心 北京 100083;  
3. 日本山形大学理学院 Yamagata 9903; 美国宾夕法尼亚州立大学 Hershey, PA 17033)

**摘要:**【目的】探究杨树生长过程中在不同阶段之间过渡的发育遗传程序, 结合树木生长过程中性状间的相互作用关系, 对茎高-直径复合性状进行 QTL 定位, 深入解析控制复合性状阶段生长及过渡的遗传结构, 对森林培育以及改善林木生产具有重要意义。【方法】本研究以 64 个全同胞杨树群体及其父母本为实验材料, 获取茎高和直径 1-24 年的动态生长数据, 利用 Lotka - Volterra (LV) 微分方程组描述幼年期两个性状的相互作用, 2 个 logistic 函数分别描述成年期生长发育, 建立复合的多阶段生长模型 (CMG)。并与单阶段和两阶段 logistic 模型进行比较。基于茎高和直径生长的二元正态分布通过系统作图方法对控制茎高-直径阶段生长过渡的关联 QTL 进行定位。【结果】相比于传统的 logistic 单阶段和两阶段生长模型, CMG 模型拟合杨树茎高和直径生长数据精度较高。应用系统作图方法分别筛选出 64 个显著测交 QTL 和 117 个显著杂交 QTL 对茎高-直径多阶段生长具有重要调控作用, 其中显著的 QTL 在 1、2、5、8、9、11、12、13、14、16、17、18 及 19 号染色体上均有分布。这些 QTL 控制茎高和直径阶段开始和结束的时间, 阶段所持续的时间, 阶段转变的时间, 以及每个阶段生长所达到的表型值和最大生长速率。【结论】CMG 模型有助于树木多性状多阶段生长分析, 定位的显著位点为林木分子标记育种提高培育质量提供重要借鉴。

**关键词:** 多阶段生长; QTL 定位; 复合生长模型; 茎高-直径; 杨树

## QTL mapping analysis for multi-stage height-diameter growth of *Populus*

**Abstract:** 【Objective】 The purpose of this study was to explore the developmental genetic program of the transition between different stages in the process of poplar growth. Combined with the interaction relationship between traits growth, QTL mapping was carried out on the composite traits of height and diameter to analyze genetic structure of multi-stage growth and transition, which is of great significance for the forest cultivation and improvement of forest production. 【Method】 In this study, dynamic growth data of stem height and diameter over the first 24 years of a full-sib family of *Populus* including 64 hybrids along with two parents were studied. We present a complex multi-stage growth model (CMG) by incorporating Lotka-Volterra (LV) differential equations to describe the juvenile interaction between the two traits and two logistic functions to describe the growth and development of adults. CMG model are compared with the monophasic and diphasic logistic models. Based on the binary normal distribution of height and diameter, the associated QTLs controlling the growth transition of stages were identified by system mapping. 【Result】 Compared with the traditional monophasic and diphasic logistic growth models, the CMG model fitted poplar height and diameter growth data with higher accuracy. 64 testcross QTLs and 117 intercross QTLs were detected to play an important role in regulating multi-stage height-diameter growth and these significant QTLs were distributed on chromosomes 1, 2, 5, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18 and 19. These QTLs control the onset and offset, the duration, the phase transition time, and the maximum phenotypic value and growth rate of stages. 【Conclusion】 Our CMG model provided useful tool for the analysis of multi-trait and multi-stage growth of trees, and the identified significant sites provided important reference for improving the quality of molecular marker breeding of forest trees.

**Key words:** multi-stage growth; QTL mapping; complex growth model; height-diameter; *Populus*

植物生命周期中历经一系列的发育阶段的转变,包括从幼年期到成年期和从营养期到生殖期的转变,以及器官或组织形成中的发育转变(李莹等, 2021; Baurle *et al.*, 2006)。胚后期芽的发育通常发生在三个或多或少离散的时间阶段:幼体期,成体期和生殖期,最后进入衰老期。阶段转变与整个生命周期中的植株生长代谢、生物量累积等多种发育过程相互联系,植物的形态和生理也因而发生变化,植物阶段转变机制的研究具有重要的理论意义和应用意义。其中,转变的连续模式存在于从细胞到器官再到整个生物体生长和发育的各个方面(Poethig, 2003)。这种连续的阶段转变是逐渐发生的过程,变化差异非常微妙,特别是在木本植物中这个转变需要几十年的时间完成。但是连续的阶段转变以精确的数量方式调整生物体生长形式以适应外部环境刺激(Huijser *et al.*, 2011),对研究树木生长过程具有重要的意义。

在生物及统计意义上,连续的阶段转变可以通过建立数量随时间增长的时间模式来识别。常用的阶段性分析数学模型包括阶梯型增长模型、折线型增长模型、多阶段 Logistic 增长模型以及多阶段 Misherlich 增长模型(袁志发等, 1986)。其中基于经典生长函数的多阶段生长模型已经被证实比单阶段拟合生长更精确(Grossman *et al.*, 1988; Koops *et al.*, 1991)。例如, Mendes 根据生长曲线拟合优度标准,分别选择了三阶段和两阶段的 logistic 生长函数预测不同饲养密度的肉鸡参数(Mendes *et al.*, 2010)。另外,对植物生长来说, Dasgupta 通过分析剑麻叶片的长度和中宽对整体生长的影响,同样揭示了多相生长模式,对评估剑麻种植的经济潜力具有重要意义(Dasgupta, 2015)。但是,考虑到复杂性状生长中存在的相互作用关系(于鸿莹等, 2014; 何芸雨等, 2019),基于经典函数的多阶段模型的生物意义是不足的。在资源不足或营养物质利用率低的情况下,植物可以通过牺牲一个性状的生长,将资源的分配转移到与营养吸收相关的过程中从而最大化自身的功能(Falster *et al.*, 2015)。因此,结合微分方程组将不同性状生长进行联合是一种有效的性状互作分析方法。例如, Wu 等人利用三重常微分方程组表示植物叶,茎,和根生物量之间的协调生长关系(Gai *et al.*, 2011)。

随着分子遗传学的发展,研究人员已经进行了大量研究来探究控制生物不同阶段之间过渡的发育遗传程序。一些 MicroRNAs (miRNAs)是参与植物发育阶段的转变主要调控因子,其中, miR156 和 miR172 序列活性调控幼体到成体的转变(Ma *et al.*, 2020; Yunmin *et al.*, 2018; Ahsan *et al.*, 2019),这些发现反映了基因表达表观遗传调控的多样性。另外,利用数量性状位点定位的方法来解析复杂性状的阶段转变是一种十分有效的手段, Xu 等人提出映射植物阶段变化时间的计算框架,分析了杨树截面增长阶段过渡的 QTL (Xu *et al.*, 2016)。QTL 定位对研究阶段转变是十分必要的,有助于阐明植物相变的表观遗传调控机制。本文研究杨树直径和高度两组数量性状的相互作用形式,以及生长过程中的阶段变化,对控制这一生长过程的关联 QTL 进行定位。为林木阶段发展机制提供了新的见解,同时对树木分子标记育种提供重要借鉴。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

供试材料是 Wu 等人已发布的美洲黑杨 (*Populus deltoides*) 生长数据 (Xu *et al.*, 2016),这种杨树在 20 世纪 70 年代于美国中部被引入中国。在 1987,利用两个杂合的无性繁殖系个体为亲本进行杂交得到 450 个全同胞子代群体。在江苏徐州市张集林场土壤物理性质、水分和养分含量均一致一块地上(34.14°N, 117.38°W),采用随机分株设计进行种植。在 1987 - 2010 年的 24 年间,随机选取了群体中 64 个子代以及他们的父母本共 66 个个体,对每棵树的茎高和茎基部直径的年生长数据进行分析。对这些树木进行全基因组基因分型,得到分布在 19 条染色体上的 299 155 个单核苷酸多态性(SNPs),包括 94591 个测交标记

61771 个杂交标记。采用 Applied Biosystems QuantStudio 12K 实时荧光定量 PCR 系统进行基因分型，经过严格的质量控制筛选，得到 SNP 基因型。

### 1.2 生长曲线

目前有多种数学模型可以用来描述数量性状 S 型的动态变化，例如 Gompertz, Richards, Logistic 和 Von Bertalanffy 模型。进一步，这些模型的复合形式可以有效描述数量性状不同阶段的生长。其中 Logistic 曲线是用来描述生物生长发育最常用的曲线 (Sheehy *et al.*, 2004)，其函数形式通常表示如下：

$$f(t) = \frac{a}{1 + b \exp(-rt)} \quad (1)$$

其中： $t$  表示时间点； $f(t)$  表示时间  $t$  的表型值； $a$  表示表型的渐近值； $b$  表示生长的初始值； $r$  表示为相对生长速率。

该曲线虽然可以描述茎高和直径的生长模式，但是却不能反映出两个性状之间的相互作用关系。因此，本文引入描述物种竞争关系的 Lotka–Volterra (LV) 微分方程组 (Fujikawa *et al.*, 2014) 对在杨树幼年期茎高和直径的相互作用及生长进行联合分析，LV 的形式为：

$$\begin{cases} \frac{dH_1}{dt} = \alpha_H H_1 \left(1 - \frac{H_1 + \beta_{H \leftarrow D} D_1}{K_H}\right) = \alpha_H H_1 \left(1 - \frac{H_1}{K_H}\right) - \alpha_H H_1 \frac{\beta_{H \leftarrow D} D_1}{K_H} \\ \frac{dD_1}{dt} = \alpha_D D_1 \left(1 - \frac{D_1 + \beta_{D \leftarrow H} H_1}{K_D}\right) = \alpha_D D_1 \left(1 - \frac{D_1}{K_D}\right) - \alpha_D D_1 \frac{\beta_{D \leftarrow H} H_1}{K_D} \end{cases} \quad (2)$$

其中： $H_1$  和  $D_1$  分别代表茎高和直径在幼年期的表型值， $\alpha_H, \alpha_D$  表示生长速率， $K_H, K_D$  表示渐近值， $\beta_{H \leftarrow D}, \beta_{D \leftarrow H}$  是无量纲的参数用来描述两个性状的相互作用关系。利用两个 Logistic 函数分别表示茎高和直径在成年期的生长：

$$\begin{cases} H_2 = \frac{a_1}{1 + b_1 \exp(-r_1 t)} \\ D_2 = \frac{a_2}{1 + b_2 \exp(-r_2 t)} \end{cases} \quad (3)$$

其中： $H_2$  和  $D_2$  分别代表茎高和直径在成年期的表型值， $a_k, b_k, r_k$  分别为茎高和直径对应的渐近值，初始值和相对生长速率。结合 LV 微分方程组和 Logistic 函数建复合的多阶段生长模型 (CMG) 形式如下：

$$\begin{cases} H = H_1 + H_2 \\ D = D_1 + D_2 \end{cases} \quad (4)$$

### 1.3 QTL 定位方法

$n$  表示全同胞家系内个体的数量， $g_{Hi}$  和  $g_{Di}$  分别表示第  $i$  个个体茎高和直径两个性状。基于 CMG 模型，茎高和直径多阶段生长可以看作一个整体的复杂性状。假设每一个 QTL 第  $j$  个基因型型组分下多个个体复杂性状的不同组分服从一个多元正态分布，用  $f_j(g_{Hi}; g_{Di})$  表示正态分布的概率密度函数。其中均值向量  $\mu_j = (\mu_{jH}; \mu_{jD})$ ，由 CMG 模型参数  $(\alpha_{jH}, K_{jH}, \beta_{jH \leftarrow D}, \alpha_{jD}, K_{jD}, \beta_{jD \leftarrow H}, a_{j1}, b_{j1}, r_{j1}, a_{j2}, b_{j2}, r_{j2})$ ， $(j = 1, \dots, J)$  构造。两个性状的协方差矩阵  $\Sigma$  为：

$$\Sigma = \begin{pmatrix} \Sigma_H & \Sigma_{HD} \\ \Sigma_{DH} & \Sigma_D \end{pmatrix} \quad (5)$$

$\Sigma_H$  和  $\Sigma_D$  为每个性状的方差矩阵， $\Sigma_{HD}$  和  $\Sigma_{DH}$  为一对性状之间的协方差矩阵。

针对每个 SNP 标记，可构建如下似然函数：

$$L(g_H; g_D) = \prod_{j=1}^J \prod_{i=1}^{n_j} f_j(g_{Hi}; g_{Di}) \tag{6}$$

其中：J 表示每个 QTL 基因型数量。

### 1.4 假设性检验

通过不同基因型下不同组分的均值是否具有显著差异来判断一个 QTL 是否显著影响多阶段生长，构建如下假设检验：

$$H_0: (\alpha_{jH}, K_{jH}, \beta_{jH \leftarrow D}, \alpha_{jD}, K_{jD}, \beta_{jD \leftarrow H}, a_{j1}, b_{j1}, r_{j1}, a_{j2}, b_{j2}, r_{j2}) \\ = (\alpha_H, K_H, \beta_{H \leftarrow D}, \alpha_D, K_D, \beta_{D \leftarrow H}, a_1, b_1, r_1, a_2, b_2, r_2), \text{ for } j = 1, \dots, J \\ H_1: \text{以上等式至少有一个不成立}$$

分别在每个假设计算出似然值  $L_0$  和  $L_1$ ，进一步构建对数似然比统计量（likelihood ratio, LR）：

$$LR = -2\log\left(\frac{L_0}{L_1}\right) \tag{7}$$

计算基因组每一个 SNP 的 LR 统计量，根据一定的显著水平作为检验的临界值，确定显著的 QTL 位点。

## 2 结果与分析

### 2.1 多阶段生长模型的拟合与选择

生长曲线的选取对 QTL 定位精度有较大影响。为了验证 CMG 模型对茎高和直径表型值的拟合精度，分别基于一阶段 Logistic、两阶段 Logistic 和 CMG 模型进行拟合并比较统计优良性，见表 1。相比于一阶段 Logistic 模型，两阶段的 Logistic 和 CMG 模型拟合结果更佳，其中 CMG 模型的拟合优度  $R^2$  及调整的  $R^2$  值最大。并且根据三种信息准则 AIC、BIC 和 HQ 对模型拟合的精确度与模型复杂度进行比较，CMG 模型 AIC、BIC 和 HQ 的值均远小于另外两个模型，因此在描述茎高和直径的阶段生长时，两个阶段的 CMG 模型具有最佳的拟合精度和优良性。

表 1 生长方程拟合参数及拟合优良性比较

Tab. 1 Fitting parameters and goodness of fit comparison of growth equations

一阶段 Logistic		两阶段 Logistic		CMG	
Height	Diameter	Height	Diameter	Height	Diameter
$a = 24.4223$	$a = 29.8502$	$a_1 = 16.3464$	$a_1 = 12.9462$	$\alpha_H = 0.6486$	$\alpha_D = 0.6134$
$b = 4.6948$	$b = 5.2662$	$b_1 = 11.7182$	$b_1 = 227.7987$	$K_H = 7.2091$	$K_D = 38.1332$
$c = 0.2181$	$c = 0.2615$	$r_1 = 0.2173$	$r_1 = 0.2835$	$\beta_{H \leftarrow D} = -0.2913$	$\beta_{D \leftarrow H} = 1.1811$
—	—	$a_2 = 8.9608$	$a_2 = 21.9812$	$a = 11.1379$	$a = 12.7997$
—	—	$b_2 = 7.9006$	$b_2 = 11.0025$	$b = 55.4032$	$b = 248.5138$
—	—	$r_2 = 0.6855$	$r_2 = 0.5606$	$c = 0.2919$	$c = 0.2883$
$R^2 = 0.9903$	$R^2 = 0.9761$	$R^2 = 0.9984$	$R^2 = 0.9912$	$R^2 = 0.9990$	
$adj.R^2 = 0.9900$	$adj.R^2 = 0.9754$	$adj.R^2 = 0.9983$	$adj.R^2 = 0.9910$	$adj.R^2 = 0.9989$	
AIC= 13.1655		AIC= 10.5508		AIC= 4.8789	
SC=13.3645		SC=10.9490		SC= 5.4588	
HQ=13.2441		HQ=10.7081		HQ= 5.2180	

我们对群体的平均茎高和直径进行了拟合(图 1), 性状的生长被分为两个不同的生长阶段。其中根据 LV 方程的形式, 性状在幼年期的生长可以分为独立生长和相互作用两个部分。平均茎高的独立生长曲线略高于阶段一的总体生长, 说明茎高的生长受到直径生长的抑制作用(图 1A); 而平均直径的独立生长明显小于其总体生长, 说明茎高的生长促进了直径的生长(图 1B)。根据速率值的积分与生长值的关系可以计算出两个生长阶段开始以及结束的时间, 发现两个生长阶段具有一段重叠的时间, 这段时间称为阶段转变的时间。茎高平均生长的转变时间为 6.13 年, 直径平均生长的转变时间为 5.08 年, 茎高在两个阶段转变所经历的时间比直径更长。

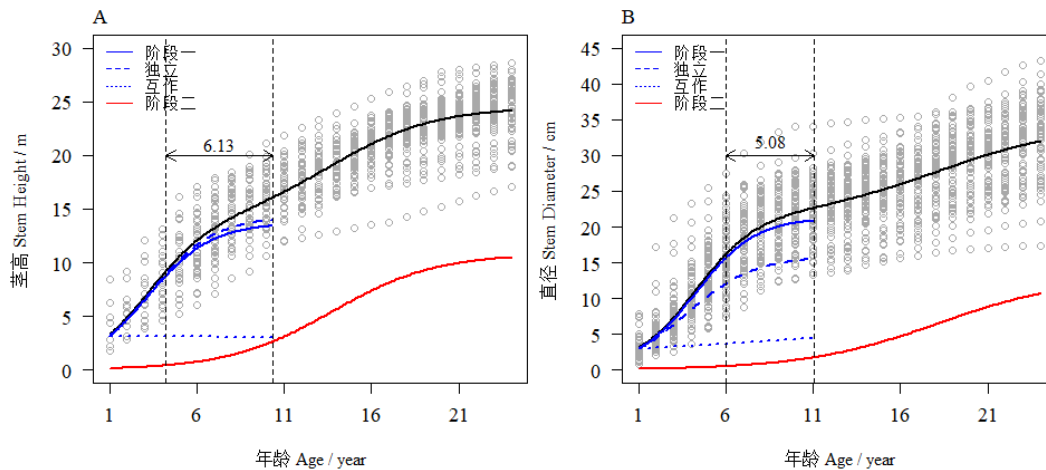


图 1 茎高和直径生长的 CMG 模型拟合曲线

Fig. 1 CMG model fitting curves for stem height and diameter growth

## 2.2 茎高-直径多阶段生长的 QTL 定位

根据 QTL 定位方法, SNP 位点基因型的差异表现在性状动态生长的 CMG 模型参数上。对基因组测交类型和杂交类型位点每一种基因型的 CMG 模型参数  $(\alpha_{jH}, K_{jH}, \beta_{jH \leftarrow D}, \alpha_{jD}, K_{jD}, \beta_{jD \leftarrow H}, a_{j1}, b_{j1}, r_{j1}, a_{j2}, b_{j2}, r_{j2})$  进行估计, 由模型参数计算似然值, 构建每一个位点的检验统计量 LR, 从而获得 P 值绘制 Manhattan 图(图 2)。由图 2 可见, 在  $10^{-40}$  显著性水平下, 通过 Bonferroni 校正, 测交类型位点和杂交类型位点均发现显著位点。其中, 定位到测交类型的显著位点 64 个, 杂交类型的显著位点 117 个, 在 1、2、5、8、9、11、12、13、14、16、17、18 及 19 号染色体上均有分布。与阶段生长紧密相关的位点可以进一步根据基因功能注释验证。例如, 染色体 12 上的杂交 SNP110720 位于基因 KEA5 的范围内; Chr5/48794 位于基因 CBS 区域内, 该基因编码 CBS 结构域, 作为细胞能量的传感器; 测交的 Chr14/117854 位于基因 QWRF2 区域是微管切断活性相关基因, 在细胞间扩散中起重要作用; Chr13/111190 位于基因 RING/U-box 与自交不亲和性、激素反应和非生物胁迫反应等功能相关。

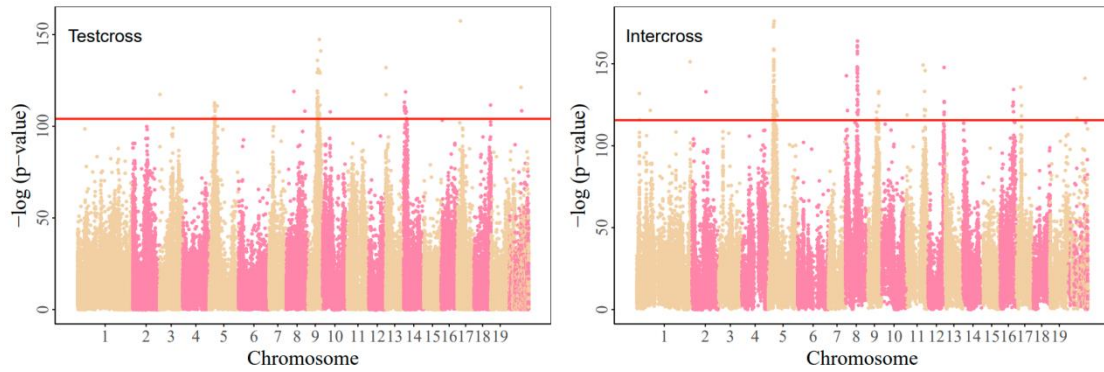


图 2 茎高-直径多阶段生长的 QTL 定位结果

Fig. 2 Manhattan plot of multi-stage stem height - diameter growth

### 2.3 显著 QTL 对阶段生长的遗传控制

通过 QTL 定位方法，我们检验出控制树木茎高和直径的多阶段生长的显著 QTL，遗传控制包括各阶段开始和结束的时间，阶段转变的时间，以及每个阶段生长所达到的表型值和最大生长速率。我们选取一个显著的杂交位点 Chr5/48971 进行对直径生长的遗传控制分析（图 3）。对于直径幼年期的生长，基因型 AA 的树木结束时间晚于另外两个基因型 CA 和 CC（12.7 vs 11.54, 11.67）。根据幼年期拟合应用的 CMG 模型，生长可以进一步分为独立生长以及相互作用生长的两个部分。可以看出在 Chr5/48971 这个 SNP 位点，三个基因型的树木直径的独立生长曲线均在总体生长曲线之上，这说明直径的生长受到茎高生长明显的抑制作用。其中，基因型为 CA 的杨树样本独立生长值远大于另外两个基因型，因此，在这个生长阶段，基因型 CA 的树木具有更大的生长潜力。基因型为 CC 的树木直径的成年期生长的开始时间晚于基因型 CA, AA（10.14 vs 9.75, 9.82）。另外，从性状生长值上比较，在幼年期，基因型 CC 的树木的直径生长值大于基因型 CA，生长值最小的是基因型为 AA 的树木（24.63 vs 22.53 vs 19.45）。而截至到观测的第 24 年，三个基因型的树木在成年期的生长值比较接近，其中基因型为 AA 的树木略小于另外两个基因型（8.67 vs 9.97, 9.68）。直径的阶段生长的起止时间和生长值存在明显的基因型差异，这表明这个 SNP 不仅控制杨树茎高和直径的总体生长，而且影响了不同阶段的发育时间。

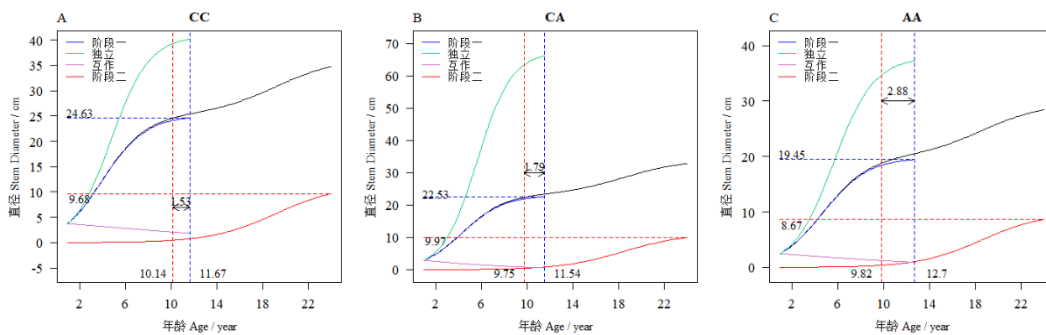


图 3 直径阶段生长的基因型曲线

Fig. 3 Genotype curves of diameter multi-stage growth

最大增长率是整体增长率的决定因素，树木茎高和直径在不同生长阶段的最大生长速率是由遗传控制的。我们以 Chr5/48971 对直径生长速率动态曲线为例，对其遗传控制进行探究（图 4）。在幼年期，基因型 CC 的树木的最大生长速率高于另外两个基因型，其次是基因型 CA，基因型 AA 的最大生长速率最小（3.39 vs 3.18 vs 2.5）。而对于成年期的生长来说，最大生长速率在三种基因型的差异却并不明显（1.03 vs 1.01 vs 0.9）。

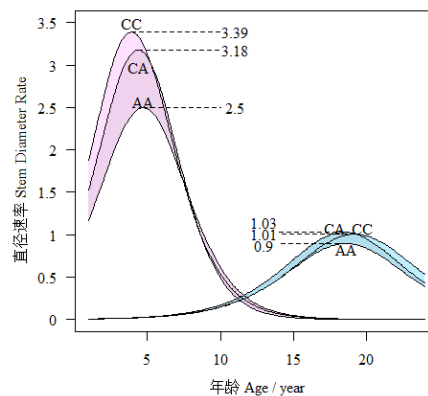


图4 直径阶段生长的速率曲线

Fig. 4 Curves of diameter multi-stage growth rate

### 3 讨论

树木的结构和功能从简单到复杂的过程要经过多个阶段的生长发育，包括种子萌发后的幼年阶段、成熟阶段和衰老阶段。树木在不同生长阶段的发育以及在阶段间的转变过渡受到其内在机制的调控作用。了解树木阶段生长规律，不但有助于认识树木自身生长发育机制，而且对指导森林经营和遗传育种工作具有重要意义。目前有许多广泛应用的描述树木生长规律的函数，例如 Schumacher, Mitscherlich, Gompertz, Richards, Korf, Logistic 等模型对树高和胸径的拟合具有很好的拟合效果（林丽平等，2018；钟连香等，2018；刘小军等，2019）。其中幼年期是树木生长的速生期，同时也是营养储备的阶段，不同的生长性状之间因此存在对养料的竞争关系。本文借助生态学 Lotka-Volterra 模型研究这种性状间的互作关系。结合 Logistic 模型建立复合的多阶段生长模型（CMG），为分析树高和直径的阶段生长提供了较高精度的拟合模型。

树木的生长发育受到遗传和环境的影响，在合适的生长环境下需要进一步解析其生长的遗传结构，挖掘内在的生长机制。对于茎高-直径阶段生长这种难以直接精确测量的复合性状，合适的 QTL 定位模型可以提高基因定位准确性以及育种效率（Klasen *et al.*, 2016）。本研究基于 CMG 模型对杨树茎高-直径多阶段生长的 QTL 进行定位，并探究 QTL 对生长机制的遗传控制。CMG 模型描述了生长过程中性状阶段性的动态变化，基于系统定位框架，将表型的不同生长阶段与基因进行关联，复杂的遗传定位问题转变为估计特定 SNP 的基因型特异性曲线参数的问题。

我们绘制了定位 QTL 的茎高和直径在幼年期（包括独立生长和互作生长）和成熟期的动态轨迹。总的来说，在幼年期茎高和直径生长之间存在竞争关系，树木通过牺牲茎的径向生长或高度生长从而获得更高的高度或直径的增长速率。因此，高度增长或直径增长通过养料或资源形成了一种平衡关系。性状生长进入成熟期，整体的生长要明显小于幼年期，特别可以在生长速率的变化曲线上可以看出。通过对 CMG 模型参数的估计，我们的 QTL 定位分析可以揭示一些潜在的遗传控制机制，包括茎高-直径生长关系，基因多效性以及阶段生长关系。理分析这些关系有助于进一步了解植物大小和形状对发育的响应机制，并为选择适合特定环境的形状和结构最优的林木品种提供指导。

研究表明在内源性调控因子之外，控制生物不同阶段之间过渡的发育遗传程序还受到环境刺激的调节作用，后续我们的研究可以拓展以探究结合环境和内源性刺激影响的更复杂的阶段生长机制。另一方面，我们的分析需要进一步对阶段生长 QTL 区域的候选基因展开功能组学和分子生物学的研究，这有助于杨

树分子标记辅助育种的开展。

#### 4 结论

树木在生长过程中茎高和直径的发育存在幼年期到成年期的阶段转变,并且在幼年期两个性状之间存在明显的竞争关系。这种复杂的阶段生长转变与性状相互作用受到基因的调控,基于多阶段生长模型(CMG),在全基因组进行系统做图可以识别出控制这一生长机制的关键 QTL,为林木分子标记育种提高培育质量提供重要借鉴。

#### 参 考 文 献

- 何芸雨,郭水良,王喆. 2019.植物功能性状权衡关系的研究进展.植物生态学报. 43(12):1021-1035.  
(He Y Y, Guo S L, Wang Z. 2019. Advances in studies on tradeoff between functional traits in plants. Chinese Journal of Plant Ecology. 43(12):1021-1035. [in Chinese])
- 李莹,孟宪巍,马志航,等. 2021.枣树阶段转变相关 microRNA 家族的鉴定及其表达分析.园艺学报. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2020-0969>.  
(Li Y, Meng X W, Ma Z H, *et al.* 2021. Identification and expression analysis of microRNA families associated with stage transition in jujube. Journal of horticulture. <https://doi.org/10.16420/j.issn.0513-353x.2020-0969>. [in Chinese])
- 林丽平,徐期瑚,罗勇,等. 2018.广东省樟树立木生长规律和生长模型研究.中南林业科技大学学报.38(06):23-29.  
(Lin L P, Xu Q H, Luo Y, *et al.* 2018. Study on growth law and growth model of camphor tree in guangdong province. Journal of Central South University of Forestry and Technology .38(06):23-29. [in Chinese])
- 刘小军,刘平宇,赵苗苗,等.2019.天然麻栎次生林生长规律研究.西北林学院学报.34(01):175-179.  
(Liu X J, Liu P Y, Zhao M M, *et al.* 2019. Study on the growth rule of natural Quercus acutissima secondary forest. Journal of Northwest Forestry University. 34(01):175-179. [in Chinese])
- 袁志发, 顾科让. 1986. 几种常用的多阶段增长曲线的拟合方法. 西北农林科技大学学报(自然科学版)(02), 66-74.  
(Yuan Z F, Xie K R. 1986. Several commonly used multi-stage growth curve fitting methods. Journal of Northwest A&F University(Social Science Edition) (02), 66-74. [in Chinese])
- 于鸿莹,陈莹婷,许振柱,等. 2014.内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析.植物生态学报.38(10):1029-1040.  
(Yu H Y, Chen Y T, Xu Z Z, *et al.* 2014. Relationship and economic spectrum analysis of leaf functional traits of plants in Inner Mongolia desert steppe. Chinese Journal of Plant Ecology.38(10):1029-1040. [in Chinese])
- 钟连香,米伟,施福军.2018.广东琼楠人工林生长规律研究.西南农业学报.31(12),2666-2671.  
(Zhong L X, Mi W, Shi F J. 2018. Study on the growth law of mangrove of chinense in guangdong. Southwest China Journal of Agricultural Sciences. 31(12),2666-2671. [in Chinese])
- Baurle I, Dean C. 2006. The timing of developmental transitions in plants. Cell, 125(4), 655-664.
- Grossman M, Koops W J. 1988. Multiphasic analysis of growth curves in chickens. Poultry science, 67(1), 33-42.
- Dasgupta R. 2015. Rates of Convergence in CLT for Two Sample U-Statistics in Non iid Case and Multiphasic Growth Curve. Springer International Publishing.
- Gai J, Wang Z, Huang Z, *et al.* 2011. Systems mapping: how to improve the genetic mapping of complex traits through design principles of biological systems. BMC Systems Biology, 5(1), 1-11.
- Ma, J., Zhao, P., Liu, S., *et al.* 2020. The control of developmental phase transitions by micromas and their targets in seed plants. International Journal of Molecular sciences, 21(6), 1971.
- Yunmin X, Lu Z, Gang W. 2018. Epigenetic regulation of juvenile-to-adult transition in plants. Frontiers in Plant Science, 9, 1048.
- Ahsan M U, Hayward A, Irihimovitch V, *et al.* 2019. Juvenility and vegetative phase transition in tropical/subtropical tree crops. Frontiers in Plant science, 10.
- Xu M, Jiang L, Zhu S, *et al.* 2016. A computational framework for mapping the timing of vegetative phase change. New Phytologist, 211.
- Sheehy J E, Mitchell P L, Ferrer A B. 2004. Bi-phasic growth patterns in rice. Annals of Botany(6), 811-817.
- Fujikawa H, Munakata K, Sakha M Z. 2014. Development of a competition model for microbial growth in mixed culture. Biocontrol Science, 19(2), 61-71.
- Klasen J R, Barbez E, Meier L, *et al.* 2016. A multi-marker association method for genome-wide association studies without the



need for population structure correction. *Nature Communications*, 7(13299), 13299.

Koops W J, Grossman M. 1991. Applications of a multiphasic growth function to body composition in pigs. *Journal of animal science*. 69. 3265-73.

Falster D S, Westoby M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), 337-343.

Poethig R S. 2003. Phase change and the regulation of developmental timing in plants. *Science*, 301(5631), 334-336.

Mendes M. 2010. Prediction of mono and multiphasic growth parameters of broilers (short communication). *Archiv fur Tierzucht*, 53(1), 101-107.

Huijser P, Schmid M. 2011. The control of developmental phase transitions in plants. *Development*, 138(19), 4117-29.