

# 榛属植物遗传基础研究进展

王泽亮<sup>1\*</sup> 冯桂英<sup>2</sup> 黄洋<sup>1</sup> 白斌<sup>1</sup> 吴宗兴<sup>1</sup>

(1. 四川省林业科学研究院 四川 成都 610081; 2. 泸定县林业局 四川 泸定 626100)

**摘要:** 本文详细概述了到目前为止榛子遗传多样性、遗传结构、品种鉴定等遗传基础研究进展情况, 以期省内今后榛子基础研究与遗传改良提供借鉴。

**关键词:** 榛属; 遗传基础; SSR; 分子标记

中图分类号: S718.46

文献标识码: A

文章编号: 1003-5508(2014)06-0022-05

## Advances in Researches on Genetic Basis of Genus *Corylus*

WANG Ze-liang<sup>1</sup> FENG Gui-ying<sup>2</sup> HUANG Yang<sup>1</sup> BAI Bin<sup>1</sup> WU Zong-xing<sup>1</sup>

(1. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China; 2. Forestry Bureau of Luding County, Luding 626100, China)

**Abstract:** In this paper a detailed description is given of the progress of hazelnut genetic basis including genetic diversity, population genetic structure and phylogeography, and cultivar characterization, aiming to lay the foundation of basic research and genetic improvement of hazelnuts in Sichuan.

**Key words:** Genus *Corylus*, Genetic basis, SSR, Molecular marker

榛属(*Corylus* L.) 植物, 属桦木科(Betulaceae), 为落叶灌木或小乔木, 全属约有16余种, 原产于北温带、中国有8个种、2个变种, 主要分布于我国东北、华北、西北和西南地区。榛子, 与核桃、腰果、仁用杏, 并称世界“四大坚果”, 含有丰富的微量元素, 营养价值高, 除了可直接食用外, 还广泛用于巧克力、糖果、奶制品、焙烤食品中。目前世界上80%榛子产量来自土耳其与意大利, 其余20%主要产自美国、阿塞拜疆、西班牙、伊朗、中国, 且榛子主要栽培品种为欧榛(*Corylus avellana*), 也是目前主要的商品榛子品种<sup>[1]</sup>。

尽管有历史以来人们很早就开始选择利用野生榛子资源, 但是人为有意识的系统进行榛子品种选育起自上世纪60年代的美国和意大利, 并逐渐在很多国家开展起来, 包括20世纪80年代中国开始进行榛子良种选育。榛子是壳斗目(Fagales)、桦木科(Betulaceae)的模式种, 为高度杂合的二倍体树种( $2n = 22$ ), 基因组小(380 MB), 据估计包含35 000

个基因, 小于杨树基因组( $2n = 38, 485$  MB, 45 000基因)<sup>[2-3]</sup>。随着分子生物技术的发展, 榛子遗传基础研究取得了长足的进展, 本文主要概述了到目前为止榛子遗传多样性、遗传结构、品种遗传鉴定等研究概况, 以期为国(省)内今后榛子遗传改良提供借鉴。

### 1 遗传多样性

遗传多样性是指物种多样性和种内遗传基因多样性, 它是生命系统的基本特征。遗传多样性的高低反映了种群对环境的适应能力及进化前景。较为全面的了解种质资源的遗传多样性, 有益于正确制定资源收集和保存的策略, 还可以使亲本的选配更为快速、准确, 从而提高育种效率, 同时为资源核心种质构建及其进一步利用奠定了基础。目前, 榛子遗传多样性研究, 主要通过表型分析、同工酶分析及DNA分子标记技术进行, 近年来的相关研究见表1。

收稿日期: 2014—

基金项目: 四川省公益性科研院所基本科研项目“四川榛子种质资源评价与高效繁育技术研究”与“榛子果实发育过程及空仁机理的研究”。

作者简介: 王泽亮(1978—), 副研究员, 主要从事林木遗传育种研究, E-mail: wzl-020304@163.com。

表 1  
Table 1  
榛子遗传多样性研究  
Genetic diversity of hazelnuts

研究者	年份	研究方法	研究材料	遗传参数
Palmé <sup>[4]</sup>	2002	cpPCR-RFLP	26 个欧榛自然群体 248 个体	$h_T$ 0.091; $h_s$ 0.088; $F_{ST}$ 0.080; $G_{ST}$ 0.033; $N_{ST}$ 0.033
		cpSSR(3 位点)		$h_T$ 0.428; $h_s$ 0.138; $F_{ST}$ 0.857; $G_{ST}$ 0.678; $N_{ST}$ 0.810
Bassil <sup>[5]</sup>	2005	SSR(25 位点)	20 欧榛样本 8 榛属种	$N_a$ 7.15; $H_o$ 0.62; $H_e$ 0.68; $PIC$ 0.64 $N_a$ 13.22; $H_o$ 0.59; $H_e$ 0.78; $PIC$ 0.76
Boccacci <sup>[6]</sup>	2005	SSR(18 位点)	20 欧榛样本(同上)	$N_a$ 7.1; $H_o$ 0.70; $H_e$ 0.67; $PIC$ 0.64; $PD$ 0.77
Boccacci <sup>[7]</sup>	2006	SSR(16 位点)	78 欧榛样本	$N_a$ 9.4; $H_e$ 0.78; $PD$ 0.91
冯斌 <sup>[8]</sup>	2007	RAPD(24 条引物)	48 样本(种及品种)	130 条多态性条带, 单个引物扩增的多态性带 1-10 条, 平均 5.42
王艳梅 <sup>[9]</sup>	2008	SSR(7 位点)	7 种 43 份样品	$N_a$ 9.57; $N_e$ 6.13; $H_o$ 0.482; $H_e$ 0.833; $PIC$ 0.800
Boccacci <sup>[10]</sup>	2008	SSR(16 位点)	33 西班牙欧榛栽培品种	$N_a$ 7.1; $H_e$ 0.70; $H_o$ 0.80
Gökirmak <sup>[11]</sup>	2009	SSR(21 位点)	198 欧榛登录种	$N_a$ 9.81; $H_o$ 0.67; $H_e$ 0.72; $PIC$ 0.68
Boccacci <sup>[12]</sup>	2009	cpSSR(4 位点)	75 欧榛登录种(4 个地理群体)	$H$ 0.000 ~ 0.533; $H_{total}$ 0.391
程丽莉 <sup>[13]</sup>	2009	SSR(11 位点)	6 个种 34 样本	$N_e$ 7.36; $H_o$ 0.34; $H_e$ 0.77; $PIC$ 0.73
王艳梅 <sup>[14]</sup>	2009	SSR(8 位点)	64 平榛样本	$N_a$ 5.125; $N_e$ 2.4996; $H_o$ 0.7148; $H_e$ 0.5532; $PIC$ 0.495
Gürçan <sup>[15]</sup>	2010	SSR(12 位点)	88 欧榛登录种	$N_a$ 9.67; $H_o$ 0.69; $H_e$ 0.69; $PIC$ 0.65
Ferreira <sup>[16]</sup>	2010	ISSR(11 引物)	50 本地选择种, 21 欧榛栽培品种	66 条多态性条带, 单个引物扩增的多态性带 3-13 条, 平均 6
		19 个表型性状		$H$ 0.07 ~ 1.08
Gürçan <sup>[17]</sup>	2010	SSR(86)	50 欧榛登录种	$N_a$ 10.55; $H_o$ 0.69; $H_e$ 0.76; $PIC$ 0.73
李修平 <sup>[18]</sup>	2011	SSR(18 位点)	64 种、杂种样本	$N_a$ 9.778; $N_e$ 5.950; $H_o$ 0.689; $H_e$ 0.742; $PIC$ 0.716
Campa <sup>[19]</sup>	2011	SSR(13 位点)	116 欧榛样本(40 野生, 76 栽培品种)	$N_a$ 7.0; $H_o$ 0.68; $H_e$ 0.73; $PIC$ 0.69
Sathuvalli <sup>[20]</sup>	2012	SSR(21 位点)	87 美榛样本	$N_a$ 10.90; $H_o$ 0.68; $H_e$ 0.74; $PIC$ 0.71
Martins <sup>[21]</sup>	2012	cpSSR(4 位点)	13 野生种、19 葡萄牙地方品种	$H$ 0.111 ~ 0.244
Leinemann <sup>[22]</sup>	2013	同工酶	20 个欧榛自然群体	$N_a$ 2.46; $N_e$ 1.39; $H_e$ 0.21; $PPL$ 0.79
		AFLP		$N_a$ 1.46; $N_e$ 1.24; $H_e$ 0.15; $PPL$ 0.63
		cpSSR		$N_a$ 1.01; $N_e$ 1.00
Boccacci <sup>[23]</sup>	2013	14 个表型性状	42 地方欧榛品种	$H$ 0.26 ~ 1.57
		SSR(10 位点)	118 欧榛样本(8 个地理群)	$N_a$ 4.2 ~ 7.8; $N_e$ 3.1 ~ 4.7; $H_o$ 0.173 ~ 0.89; $H_e$ 0.66 ~ 0.76
Bassil <sup>[24]</sup>	2013	SSR(14 位点)	158 榛属种	$N_a$ 11.7; $H_o$ 0.49; $H_e$ 0.79; $PIC$ 0.76
		cpSSR(6 位点)		每位点 3 个等位基因, $H$ 0.330 ~ 0.688, 均值 0.54
Fine <sup>[25]</sup>	2013	SSR(7 位点)	9 加州榛群体	$N_a$ 3.57 ~ 7.57; $N_e$ 2.32 ~ 3.99; $H_o$ 0.54 ~ 0.69; $H_e$ 0.50 ~ 0.70; $PIC$ 0.93 ~ 1.44
Ahmadi <sup>[26]</sup>	2013	SSR(10 位点)	10 伊朗欧榛栽培种	$N_a$ 6.3; $H_o$ 0.97; $PIC$ 0.708
陈新 <sup>[27]</sup>	2014	ISSR(7 条引物)	17 平欧杂交榛品种	共产生 50 条多态性谱带, $N_e$ 1.6751; 基因多样性( $H$ ) 0.3701; Shannon 信息指数( $I$ ) 0.5308
Di <sup>[28]</sup>	2014	SCAP	8 个平榛群体	$N_e$ 1.5106; $H$ 0.3130; $I$ 0.4790; $PPB$ 0.9803
Demir <sup>[29]</sup>	2014	RAPD(13 引物)	27 栽培与登录种	29 条多态性条带, 13 个位点平均相似度 0.697
Martins <sup>[30]</sup>	2014	ISSR(18 引物)	26 国际栽培品种、13 野生种、19 葡萄牙地方品种	$N_a$ 1.882; $N_e$ 1.550; $h$ 0.314; $I$ 0.465; $H_i$ 0.302; $H_s$ 0.188; $G_{st}$ 0.379; $N_m$ 0.820
		AFLP(7 引物)		$N_a$ 1.984; $N_e$ 1.465; $h$ 0.286; $I$ 0.442; $H_i$ 0.274; $H_s$ 0.186; $G_{st}$ 0.332; $N_m$ 1.052
Mohamm-adedeh <sup>[31]</sup>	2014	表型(33 性状)	35 欧榛样本(29 本地基因型, 6 栽培品种)	$CV$ 9.25% ~ 52.31
		ISSR(10 引物)		总多态性条带 140, $RP$ 均值 4.20
		RAPD(15 引物)		总多态性条带 188, $RP$ 均值 3.71

注: 研究者仅列出第一作者, 年份为论文发表时间

DNA 分子标记方面则包括 PCR-RFLP、AFLP、RAPD、SRAP、SSR、cpSSR 等标记,由于分子标记更稳定、丰富,大多数分子标记为显性或共显性,在研究中使用更多。PCR-RFLP(Polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism、限制性片段长度多态性聚合酶链反应)、AFLP(Amplified fragment length polymorphism,扩增片段长度多态性)、RAPD(Random amplified polymorphic DNA,随机扩增多态性 DNA 标记)、SRAP(Sequence-related amplified polymorphism,相关序列扩增多态性)、cpSSR(chloroplast simple sequence repeat,叶绿体简单序列重复)标记技术采用通用引物或前人研究使用的引物。榛子研究中使用的 SSR(Simple sequence repeat,简单序列重复)标记则是由美国俄勒冈州立大学 Mehlenbacher 实验室开发的,该实验室构建了 3 个欧榛微卫星富集文库(GAA、CA、GA),在初始的研究中,Bassil 等 2003 年从文库中筛选了 53 个多态性位点<sup>[32]</sup>。随后 2005 年,又分别有 8、18、25 个位点被鉴定用于欧榛遗传多样性分析,并成功进行了榛属种间的扩增<sup>[5,6,33]</sup>。到目前为止,从上述 3 个富集文库中,已有超过 200 个 SSR 位点被鉴定出来,并广泛应用于榛子遗传多样性、遗传结构分析及遗传图谱构建等。

在榛子(欧榛、平榛 *C. heterophylla* Fisch、美榛 *C. americana*、加州榛 *C. cornuta* var. *californica*) 遗传多样性研究中,无论是自然群体、栽培品种,还是本地品种、选择种,通过不同研究方法,均表现出了广泛的遗传变异(表 1),尽管 cpSSR 显示了较低的遗传多样性,这是由于叶绿体基因组整体上变异较小,由于其是母系遗传,因此 cpSSR 主要用于植物群体迁移演化历史研究。多样化的遗传变异证实榛子是一个高度杂合的物种,也奠定了榛子进一步遗传改良的基础。

## 2 遗传结构

基于对遗传多样性研究所得分子数据的分析,榛子群体结构及群体历史研究也逐渐开展起来。在这方面研究较多对象的是欧榛。欧榛是欧洲、土耳其及高加索地区的原生种。Palme 等研究了 26 个欧榛自然群体叶绿体 DNA 变异,认为欧榛从地理结构上,可以分为意大利与巴尔干半岛和欧洲其它地区两个部分,并综合考虑花粉化石记录,认为欧榛是从法国西南部扩散到不包括意大利与巴尔干半岛的

欧洲其它地区,并进而经历了本地的扩散<sup>[4]</sup>。Boc-cacci 等对 78 个欧榛栽培品种进行 SSR 标记分析,并通过非加权组平均法构建了欧榛系统树图,发现欧榛品种基本是按照谱系或地理起源分群,并且北欧品种与南欧及土耳其品种有明显的分化<sup>[7]</sup>。随后,在分析中随着更多欧榛品种样本的加入,Gökirmak 等认为欧榛可分为 4 个地理群,即欧洲中部、黑海、英国、西班牙-意大利<sup>[11]</sup>。小范围的国家(地区)的欧榛群体结构研究也在进行。Ferreira 等通过 ISSR 分析,认为西班牙北部欧榛明显分为本地选择种与标准栽培种 2 类,并认为本地选择种可直接选育栽培品种或作为进一步育种的亲本材料<sup>[16]</sup>。在黑海群中,Gürçan(2010)发现土耳其、格鲁吉亚、阿塞拜疆 3 个国家的欧榛品种趋向于按国家形成亚群<sup>[15]</sup>。

在欧榛起源方面,Boc-cacci 等通过对西班牙、意大利、土耳其、伊朗的 75 个登录种进行的 cpSSR 与 SSR 分析,认为欧榛栽培品种的传播是从东到西进行的,西班牙与意大利有相当多的种质资源交换,并认为欧榛在这 4 个地区独立进行驯化,目前的栽培品种是多起源的<sup>[12,34]</sup>。Martins(2012)等人的分析则认为葡萄牙北部是上一个冰期期间榛子的避难所<sup>[21]</sup>。

平榛是我国主要的榛属种质资源,分布范围广泛,区域内生态条件多样,在研究中,王艳梅和程丽莉等研究证实显示其遗传变异水平明显高于其他种,在遗传改良中,为作为亲本培育适应的杂交种<sup>[9,13]</sup>。在群体结构研究方面,王艳梅(2009)等研究认为同一株丛(系)内或相邻株丛(系)的个体基因型基本一致,可能是无性繁殖,尽管如此,但平榛群体仍具有较高的遗传多样(北京昌平)<sup>[14]</sup>。在平榛群体结构与海拔高度相关研究中,Di 等通过 SRAP 分析,认为中海拔(1 700 m~2 000 m)的平榛群体遗传多样性明显高于低海拔(1 500 m)与高海拔(2 100 m~2 200 m)群体,且 84% 遗传多样性存在与群体内部<sup>[28]</sup>。

在加州榛研究中,Fine 等通过 SSR 分析,认为对应于气候变化与当地土地利用,加州榛群体建立了动态变化,并认为在上次气候变暖期间,Quiroste 山谷与邻近 Butano 地区是一个重要的种质避难栖息地<sup>[25]</sup>。

在不同榛属种的研究中,Bassil 等通过核及叶绿体 SSR 标记,支持在分类上,大榛(*C. maxima*)包含在欧榛中,而且加州榛是一个独特种,而不仅仅是

长喙榛(*C. cornuta*)的植物变种,在地理发育方面,该研究认为亚洲在上一个冰期是榛子的避难所,之后榛子从亚洲通过地中海扩散到欧洲,通过大西洋(白令海峡)扩散到北美洲,与桦木科桤木属植物地理发育一致<sup>[24, 35]</sup>。

### 3 品种鉴定

在遗传多样性分子数据的解析中,遗传相似系数(遗传关系)的计算也是一个重要方面。通过计算遗传相似系数,可以进行榛子品种区分鉴定,以及可以进而构建榛子分子身份证(Identification Card, or Identification Barcode),进行榛子品种登录、保护。在Bocacci研究中,通过16对SSR引物,证实欧榛Barcelona与Castanyera、Gironell与Grossal、Gironenc与Vermellet等7组分别是同一个基因型<sup>[7]</sup>。Kafkas(2009)等分别通过RAPD、ISSR、AFLP标记技术有效的区分了18个土耳其欧榛栽培品种,并且分别产生了10个品种的特异标记,证实了分子标记可以有效应用于榛子品种鉴定<sup>[36]</sup>。Sathuvalli年基于21个SSR标记,构建了遗传相似矩阵,将总共154个美榛、美榛与欧榛杂交登录种有效分为了7个大类群<sup>[21]</sup>。在Ahmadi利用SSR标记对伊朗10个欧榛栽培品种的研究中,发现仅仅利用4个位点就可以有效区分所有的品种,该研究还进一步构建了部分品种的遗传身份条码(Genetic identification barcode)<sup>[26]</sup>。Mohammadzede等利用表型与分子标记对35个欧榛样本进行了深入分析,发现某些表型性状之间有显著的正或负的相关关系,通过10个ISSR位点与15对RAPD引物,可以有效区分供试欧榛基因型<sup>[31]</sup>。尽管分子标记可以有效辨别榛子不同基因型,但某些基因型的区分,特别是无性系变种,需要表型性状的参与,例如在Valentini的研究中,在欧榛栽培品种TGdL示范园中,发现了6个TdB小变种,尽管27个SSR标记分析显示这2者之间有相似的指纹,但是在表型性状方面有明显的区分,TdB明显根萌条少、雌花早开放、果实早成熟、出仁率低、双仁率高<sup>[37]</sup>。究其原因,可能是因为与这些表型连锁的分子标记还未开发出来,也提示研究者在研究榛子栽培品种是否同一基因型时,也需要考虑表型性状上是否有差异。

### 4 展望

除了上述遗传基础内容,榛属植物相关研究还

包括花粉-柱头亲和性、抗东部榛枯萎病、转录组分析等方面,这些研究均为今后榛子良种选育研究提供了借鉴。

四川省内榛子资源主要包括川榛(部分学者认为其是平榛的一个变种)、滇榛,分布在阿坝州、凉山州、甘孜州等地区,由于这些地区独特的气候与地理环境,很可能孕育了适应于四川地域的优良的种质。目前国内外有少量研究仅仅将川榛作为试验材料的一部分,而滇榛目前还未有涉及,因此对这些种质资源开展系统深入的遗传基础与选育研究值得重视,例如,川榛、滇榛群体遗传多样性、群体结构以及群体地理分化历史。陈之端等认为四川是桦木科植物一个重要的起源地,那么,中国榛属植物是如何从这一地区扩散到其它地区的,或者其是否是多起源的?还有,川榛、滇榛分布地区有重叠,其在历史上是如何分化的?在深入开展四川榛子遗传基础研究的基础上,选育优良品种,以及进而引进欧榛资源创制适生种质,将有助于推动省内榛子种质资源遗传改良、保护及可持续利用。

### 参考文献:

- [1] Ma Qing-hua, Wang Gui-xi, Liang Wei-jian, et al. Progress on pollen-stigma compatibility in *Corylus* (hazelnuts): a review [J]. *Journal of Forestry Research* 2013 24(3): 397~402.
- [2] Mehlenbacher SA. 2012. Integrating molecular tools and conventional approaches in the Oregon State University hazelnut breeding program. In: Sniezko, Richard A.; Yanchuk, Alvin D.; Kliejunas, John T.; Palmieri, Katharine M.; Alexander, Janice M.; Frankel, Susan J. tech. coords. Proceedings of the fourth international workshop on the genetics of host-parasite interactions in forestry: Disease and insect resistance in forest trees. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-240. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U. S. Department of Agriculture. pp. 171~173.
- [3] Tuskan GA, DiFazio S, Jansson S et al. The Genome of Black Cottonwood *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) [J]. *Science* 2006, 213: 1596~1604.
- [4] Palmé AE, Vendramin GG. Chloroplast DNA variation, postglacial recolonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana* [J]. *Molecular Ecology* 2002, 11(9): 1769~1779.
- [5] Bassil N V, Botta R, Mehlenbacher S A. Microsatellite markers in the hazelnut: isolation, characterization and cross-species amplification in *Corylus* [J]. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2005, 130: 543~549.
- [6] Bocacci P, Akkac A, Bassil N V, et al. Characterization and evaluation of microsatellite loci in European hazelnut (*Corylus avellana* L.) and their transferability to other *Corylus* species [J]. *Mol. Ecol. Notes* 2005, 5: 934~937.
- [7] Bocacci P, Akkac A, Botta R. DNA-typing and genetic relationships among European hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivars u-

- sing microsatellite markers [J]. Genome 2006 49: 598 ~ 611.
- [8] 冯斌,张希踔,解明,等. 榛子种质资源遗传多样性的 RAPD 分析 [J]. 辽宁师范大学学报: 自然科学版 2007 (2): 216 ~ 219.
- [9] 王艳梅,苏淑钗,翟明普,等. 中国榛属植物遗传关系的 SSR 分析 [J]. 东北林业大学学报 2008 36(11): 48 ~ 51.
- [10] Boccacci P, Botta R, Rovira M. Genetic diversity of hazelnut (*Corylus avellana* L.) germplasm in northeastern Spain [J]. HortScience 2008. 43: 667 ~ 672.
- [11] Gökirmak T, Mehlenbacher S A, Bassil N V. Characterization of European hazelnut (*Corylus avellana*) cultivars using SSR markers [J]. Genet. Resour. Crop. Ev 2009 56: 147 ~ 172.
- [12] Boccacci P, Botta R. Investigating the origin of hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivars using chloroplast microsatellites [J]. Genet. Resour. Crop Ev. 2009 56: 851 ~ 859.
- [13] 程丽莉,黄武刚,周志军,等. 欧洲榛微卫星对我国榛属种质资源的分析 [J]. 林业科学 2009 45(2): 22 ~ 26.
- [14] 王艳梅,刘震,马天晓,等. 平榛居群结构与遗传多样性的初步分析 [J]. 河南农业大学学报 2009 43(5): 497 ~ 500 505.
- [15] Gürcan K, Mehlenbacher SA, Erdoğan V. Genetic diversity in hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivars from Black Sea countries assessed using SSR markers [J]. Plant Breed. 2010, 129: 422 ~ 434.
- [16] Ferreira J J, Garcia-González C, Tous J et al Genetic diversity revealed by morphological traits and ISSR markers in hazelnut germplasm from northern Spain [J]. Plant Breed 2010, 129: 435 ~ 441.
- [17] Gürcan K, Mehlenbacher S A, Botta R et al. Development, characterization, segregation, and mapping of microsatellite markers for European hazelnut (*Corylus avellana* L.) from enriched genomic libraries and usefulness in genetic diversity studies [J]. Tree Genetics & Genomes 2010 6: 513 ~ 531.
- [18] 李修平,李秀霞,王仲,等. 利用欧榛 SSR 标记分析榛属亲缘关系的研究 [J]. 东北农业大学学报 2011 (4): 129 ~ 136.
- [19] Campa A, Trabanco E, Pérez-Vega E, et al. Genetic relationship between cultivated and wild hazelnuts (*Corylus avellana* L.) collected in northern Spain [J]. Plant Breed 2011, 130: 360 ~ 366.
- [20] Sathuvalli V R, Mehlenbacher S A. Characterization of American hazelnut (*Corylus americana*) accessions and *Corylus americana* × *Corylus avellana* hybrids using microsatellite markers [J]. Genetic Resources and Crop Evolution 2012 59(6): 1055 ~ 1075.
- [21] Martins S, Simões F, Mendonca D, et al. Chloroplast SSR genetic diversity indicates a refuge for *Corylus avellana* in northern Portugal [J]. Genet Resour Crop Evol 2012 60(4): 1289 ~ 1295.
- [22] Leinemann L, Steiner W, Hosius B, et al. Genetic variation of chloroplast and nuclear markers in natural populations of hazelnut (*Corylus avellana* L.) in Germany [J]. Plant Syst Evol 2013, 299: 369 ~ 378.
- [23] Boccacci P, Aramini M, Valentini N, et al. Molecular and morphological diversity of on-farm hazelnut (*Corylus avellana* L.) landraces from southern Europe and their role in the origin and diffusion of cultivated germplasm [J]. Tree Genetics & Genomes, 2013 9(6): 1465 ~ 1480.
- [24] Bassil N, Boccacci P, Botta R, et al. Nuclear and chloroplast microsatellite markers to assess genetic diversity and evolution in hazelnut species, hybrids and cultivars [J]. Genetic Resources and Crop Evolution 2013 60(2): 543 ~ 568.
- [25] Fine PVA, Misiewicz T M, Chavez AS et al. Population Genetic Structure of California Hazelnut, An Important Food Source for People in Quiroste Valley in the Late Holocene [J]. California Archaeology 2013 5(2): 353 ~ 370.
- [26] Ahmadi M, Mozafari J, Hosseinava S, et al. DNA Fingerprinting of Commercial Cultivars of Iranian Hazelnut (*Corylus avellana* L.) for Developing Genetic Barcode [J]. 2013; 29 (3): 551 ~ 565.
- [27] 陈新,马庆华,王贵禧,等. 平欧杂种榛主栽品种(系)遗传关系的 ISSR 分析 [J]. 植物遗传资源学报 2014, 15(1): 201 ~ 205.
- [28] Di X Y, Liu K W, Hou S Q, et al. Genetic variation of hazel (*Corylus heterophylla*) populations at different altitudes in Xingtangsi forest park in Huoshan, Shanxi, China [J]. Plant Omics, 2014 7(4): 213 ~ 220.
- [29] Demir T. Molecular characterization of Turkish hazelnut cultivars and accessions [J]. J. Anim. Plant Sci. 2014 24(3): 820 ~ 828.
- [30] Martins S, Simões F, Matos J, et al. Genetic relationship among wild landraces and cultivars of hazelnut (*Corylus avellana*) from Portugal revealed through ISSR and AFLP markers [J]. Plant Systematics and Evolution 2014 300(5): 1035 ~ 1046.
- [31] Mohammadzadeh M, Fattahi R, Zamani Z, et al. Genetic identity and relationships of hazelnut (*Corylus avellana* L.) landraces as revealed by morphological characteristics and molecular markers, Scientia Horticulturae [J] 2014, 167(6): 17 ~ 26.
- [32] Bassil N V, Botta R, Mehlenbacher SA. Microsatellite markers of the European hazelnut [J]. HortScience, 2003, 38: 740 ~ 741. (Abstr)
- [33] Bassil N V, Botta R, Mehlenbacher S A. Additional microsatellites of the European hazelnut [J]. Acta Hort 2005 686: 105 ~ 110.
- [34] Boccacci P, Botta R. Microsatellite variability and genetic structure in hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivars from different growing regions [J]. Scientia Horticulturae 2010, 124(1): 128 ~ 133.
- [35] 陈之端. 桦木科植物的系统发育和地理分布(续) [J]. 植物分类学报 1994, 32(2): 101 ~ 153.
- [36] Kafkas S, Dogan Y, Sabir A, et al. Genetic characterization of hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivars from Turkey using molecular markers [J]. HortSci 2009 44: 1557 ~ 1561.
- [37] Valentini N, Calizzano F, Boccacci P, et al. Investigation on clonal variants within the hazelnut (*Corylus avellana* L.) cultivar 'Ton-da Gentile delle Langhe' [J]. Scientia Horticulturae 2014, 165: 303 ~ 310.