

林木遗传图谱研究现状及发展趋势

张博^{1*} 杜生明² 黄敏仁¹

(1 南京林业大学林木遗传和基因工程重点实验室 南京 210037 2 国家自然科学基金委员会生命科学部 北京 100085)

摘要 林木具有世代长、高度杂合、遗传负荷大等遗传特性,使其遗传图谱研究不同于其他物种。高质量林木遗传图谱,可进行林木近缘树种比较图谱研究,了解林木的基因组结构和进化历程,进行有效 QTL 定位研究及开展林木复杂性状的标记辅助选择。目前林木作图存在着群体较小,构建的图谱和定位的 QTL 存在连锁平衡,以及作图策略未充分考虑林木的遗传学特性等问题。扩大作图群体、选择高度保守的标记系统以及研究适合林木作图的理论和方法将有助于林木基因组研究向纵深发展。

关键词 林木 遗传图谱 分子标记 QTL 标记辅助选择

基因组研究是生命科学中最活跃的领域之一,“基因组(genome)”已从一个抽象的遗传学概念成为一个多学科交叉的、可实际操作的遗传学对象。遗传连锁图谱(genetic linkage map)研究是基因组研究中的一个重要组成部分,它是指基因组中基因以及专一的多态性标记(marker)之间相对位置的图谱。分子标记利用具有多态性的 DNA 片段作为标记研究基因组中基因的位置、排列顺序和相互关系。目前许多物种已经构建了较为饱和的遗传图谱,^[1~6]所使用的分子标记系统主要有:限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP),微卫星(microsatellite;包括简单序列重复 simple sequence repeat, SSR 和短串联重复 short tandem repeat, STR),随机扩增多态性 DNA (randomly amplified polymorphism DNA, RAPD),扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP),以及被视为第三代分子标记的单核苷酸多态性(single-nucleotide polymorphisms, SNP)。

1 林木遗传图谱研究现状

林木具有世代长、高度杂合、遗传负荷大等遗传特性,致使林木遗传学研究远远落后于其他物种。Conkle 等利用 43 个同工酶标记对 6 种针叶树种进行遗传图谱研究,这是首例林木遗传图谱构建研究报

道^[7]。随着近十几年分子标记技术的发展和一些针对林木作图策略的提出^[8,9],林木的遗传图谱构建进展迅速。目前已在几十个树种上构建了遗传图谱,主要集中在几类重要的经济树种,其中针叶树种主要有松属(*Pinus*)、云杉属(*Picea*)、落叶松属(*Larix*)等树种^[8,10~12]。阔叶树种主要集中在杨属(*Populus*)^[13~15]和桉属(*Eucalyptus*)^[9,16]等树种。

由于林木的生物学特点使其作图群体与其他物种有所不同:(1)针叶树大配子体(macrogametophytes)是单倍体,其分离和重组交换不受近交和开放家系影响,因此单株树的大配子体可作为针叶树种的遗传图谱研究群体,结合 RAPD 标记可以快速作图,该方法广泛用于针叶树的遗传图谱构建^[8,17];(2)林木世代长,许多树种自交不亲和,因此较难获得多世代作图群体,但是由于长期异交,使其遗传组成高度杂合,大量的基因位点 F₁ 代便出现分离,因此 F₁ 群体可用于遗传图谱构建。另外有一部分树种容易进行无性繁殖,所以 F₁ 群体可作为永久性群体长期利用^[9,14,18];(3)许多林木改良的材料来自自由授粉的半同胞家系,林木育种学家已经建立了大量的半同胞子代测定林,也可作为遗传作图材料^[16,19],这就拓宽了林木遗传图谱研究的作图群体来源。

Grattapaglia 等提出的“拟测交”(pseudotestcrossing)作图策略广泛应用于林木作图^[9]。其基本原理是:高度杂合的林木基因组中, F₁ 代一些位点在一个亲本中为杂合,而在另一亲本中为纯

收稿日期:2003-01-23,修回日期:2003-02-08

*电子信箱:zhangbo1978@hotmail.com

合,将子代中 1:1 分离位点利用回交群体模型进行图谱构建,从而得到双亲的两张图谱。这一策略适用于显性标记,其效率取决于亲本个体间的杂合度和遗传差异。“拟测交”策略用于种间杂交可得到较好的效果,也可用于遗传差异大的地理种源个体之间作图。种内水平的作图效率取决于标记信息与引物,倘若来自同一群体在相同标记信息情况下需要更多的引物。该策略最终得到的是亲本个体的遗传图谱。

2 林木遗传图谱研究中存在的问题

2.1 作图个体的数量有限

遗传图谱中标记位置顺序的精确性,直接反映图谱的质量,是进行基因定位和比较图谱分析的前提。群体中标记之间重组事件的发生决定了图谱标记的位置顺序^[20],可靠的标记位置确定需要检测一定数量的减数分裂发生^[21],因此一个足够大的作图群体将有助于提高染色体上距离相近标记之间的位置估计的精度^[22]。一定大小的作图群体只能建成一定饱和度的图谱。在人类利用 5840 个微卫星标记构建的遗传图谱中,由于作图群体大小的限制,图谱位置确定框架图的标记数只有 970 个^[23]。Remington 等利用 AFLP 标记对火炬松 (*P. taeda*) 大配子体构建图谱的研究也表明,在获得的 540 个标记中,位置确定的标记数为 184 个^[22]。Yin 等(2002)对欧洲赤松 (*P. sylvestris*) 图谱构建研究表明,100 个左右的作图个体数建成的图谱最后得到的位置确定的标记数量为 200 个左右(私人交流)。另外,作图群体样本容量的大小决定了从随机分离结果中可以辨别的最大图距和两个标记间检测到重组的最小图距。目前林木遗传图谱构建所用的群体一般在 100 个单株左右,而构建框架图群体个体数不应小于 150 单株^[24],当需要检测到的重组分数 (recombination fraction) 达到 0.3, LOD 值为 3.0 时,需要个体数在 300 个以上^[1]。扩大作图群体提高作图的精度,是目前林木遗传图谱构建所要解决的问题之一^[13,15]。

2.2 随机标记在林木遗传图谱研究中被广泛应用

上世纪 90 年代出现的一类基于 PCR 技术的 DNA 分子标记——通常被称为随机标记,主要包括 RAPD^[25] 和 AFLP^[26] 等。利用随机设计和选择的引物随机扩增基因组中 DNA 片段,并根据电泳检测扩增片段多态性;这类标记多为显性遗传。由于

无须知道基因组的序列信息,并且引物的选择几乎是无限的,因此如果选择足够数量的引物,便可以覆盖整个基因组。此类标记系统简单、快速、经济,并已广泛的被用于遗传图谱的研究中,特别是对于林木这类遗传学研究较薄弱的物种可快速的构建比较饱和的遗传图谱。但是这类标记基本上位于非编码区,同源性也无从而知,在种间及种内不同群体间保守性较差,构建的图谱间无法进行信息传输,由此而造成在林木改良中的应用存在着很大的局限性。林木育种学家已经开始质疑该项研究在育种实践中的可行性,这也是林木遗传图谱研究经过上世纪 90 年代初几年的迅速发展后研究进程又趋于缓慢的主要原因。

随机标记是对基因组的随机抽样,在不同的研究群体间具有不确定性,而林木是在自然条件下达到连锁平衡的群体,因此在随机标记构建的图谱上发现的标记间和标记与基因间的关联^[27,28] 是一种随机关联,无法延伸到群体水平,在不同物种、群体或杂交组合之间缺乏同线性 (synteny) 和共线性 (colinearity),无法进行比较图谱分析^[9]。另外,对于林木育种而言,验证在某个杂交组合里发现的数量性状位点 (quantitative trait locus, QTL) 在不同组合和不同遗传背景下的稳定性是极其重要的,也就是说我们需要发现那些“通用”的 QTL。但在利用随机标记构建的图谱上建立的标记-QTL 随机关联在不同的组合和遗传背景下发生不同的重组过程,因此定位的 QTL 具有杂交组合特异性,并且随着世代和遗传背景的改变可能会丧失。

理想的 DNA 分子标记应具有:(1) 直接来自于基因表达序列;(2) 不同遗传背景(如杂交组合)下可进行信息传输;(3) 共显性标记;(4) 可检测复等位;(5) 技术简单,高重复性等特点。林木遗传学家们正致力于开发更加理想的分子标记系统,SSR 标记和 EST 标记是近年来研究的热点。真核生物中大约每 10~50kb 就存在 1 个微卫星,不仅存在于内含子,也存在于编码区及染色体的其它区域。SSR 具有极高的多态性^[29-31]。由于 SSR 是共显性标记,在群体中常存在大量复等位基因以及引物序列在种内或种间的保守性,因此可以利用一套通用的 SSR 标记构建不同种或群体的遗传图谱。EST 来自于基因表达序列,利用 EST 标记构建的遗传图谱将提供更加丰富的信息,可对目标性状基因进行有效的定位。由于 EST 标记高度保守,在不同家系

或种间具有传递性,这样我们所获得的信息在物种水平上就具有普遍的意义^[32]。直系来源(orthologus)的 SSR 标记或 EST 标记可作为锚定位点(anchored loci)构建同属甚至不同属多个树种的一致图谱(consensus map),进行不同树种的比较图谱研究^[10,11,15]。这些保守的标记可作为信息纽带在不同的种间进行 QTL 的稳定性研究,从而寻找在群体或物种水平上的“通用”QTL,并促进其在林木育种中的应用。EST 和 SSR 标记还可提供转化随机标记信息的桥梁,将随机标记与 QTL 间的连锁转化为 EST 或 SSR 标记与相应 QTL 间的连锁,使以前研究所获得的随机标记信息转化为更有普遍意义的信息。

2.3 目前林木作图方法主要沿用自交物种

当利用三代家系时,在 F_2 代群体中 1 2 1 或 3 1 分离位点被用于图谱构建^[13];而林木广泛利用的 F_1 群体拟测交作图策略时仅利用了 1 1 分离位点^[9]。但是,林木为异交物种,遗传组成高度杂合,对于特定的一个杂交组合所构建的作图群体,其相邻标记的分离类型不是简单的 $Aa \times Aa (F_2)$, 或 $Aa \times AA$ (回交),而是包含了 7 种类型,可能的分离比有 1 1 1 1、1 2 1、3 1 和 1 1,有些标记具有完全信息,如 $ab \times cd$ (四个等位基因),而所有显性标记具有不完全信息,使用近交物种的 F_2 或回交(“拟测交”策略)模型无疑将损失大量的遗传信息。如此之多分离类型的分子标记之间重组分数(recombination fraction)和标记顺序的估计是目前林木遗传图谱研究所急需解决的问题。Wu 等(2002)在 EM 算法的基础上引入了一种新的算法,可同时来自异交物种全同胞家系内 4 种不同的标记分离类型之间的重组分数进行估算^[33];并充分考虑到了两个亲本之间的重组差异,因此能够判断对称交配类型(symmetrical cross type)标记间的连锁相,而传统的算法是假设双亲具有完全一致的重组率,显然无法做到这一点^[34]。因此该算法在林木等异交物种的遗传作图中将有广泛的应用前景。

3 林木遗传图谱研究的发展趋势

3.1 开展比较基因组学研究

为了更好地了解林木基因组结构和进化历程。利用保守性高的分子标记构建不同近缘树种的遗传图谱,比较这些标记在不同基因组中的染色体来

源及其排列顺序,获得染色体重排信息,揭示染色体或染色体片段上同线性或共线性的存在。从而阐述各树种间染色体进化历史及系统发育关系^[35],与传统的细胞遗传学手段相比可提供丰富的基因组结构和进化历程信息。

这一研究在禾本科不同种及西红柿与胡椒、马铃薯等植物的基因组比较中已取得了令人瞩目的成果^[36,37]。如禾本科比较基因组研究的结果揭示了:禾本科不同种的基因组可能起源于一条共同原始染色体。这表明我们可以建立超越物种界限的大遗传系统,将近缘种作为一个大的遗传系统进行研究,这对于林木这样一个自然群体而言具有非常重要的意义,是林木遗传图谱构建研究的未来发展方向之一。Brown 等(2001)利用来自火炬松(*Pinus taeda*)的 90 个 EST 标记对火炬松、湿地松(*P. elliottii*)、海岸松(*P. pinaster*)、欧洲赤松(*P. sylvestris*)、辐射松(*P. radiata*)、糖松(*P. lambertiana*)及黄杉属的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)进行了比较分析,建立松属的一致图谱,其中火炬松与湿地松的低解析度比较作图表明,两种间在进化上不存在重大的染色体重排事件。该项研究初步揭示了松属物种的基因组进化关系,为今后进行大规模的林木比较基因组研究奠定了基础^[10]。

3.2 标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)

传统的林木改良基于单株树或家系的表型性状选择,但由于林木重要经济性状一般由多基因控制,受环境影响大,并且在林木不同的生长阶段存在差异,因此选择的效率低。标记辅助选择不受环境因素和其它基因互作的影响,提高了选择的效率。林木世代长一直是林木改良的一个重要的限制因素,林木育种学家希望能够利用早期选择以缩短育种时间,但由于材积等林木重要性状的遗传力较低(通常小于 0.5)^[38],而且不同年份的气候因子波动增加了精确估计遗传参数的难度,许多经济性状要在成熟时期才能表现出来,因此根据幼年期的表现筛选成熟期表现优良的单株或家系并不可靠。MAS 使选择在 DNA 水平上进行,可直接在幼年或苗期选择成熟期表现优良的基因型,极大提高了选择的可靠性,缩短育种周期。

林木大量的育种群体和连锁平衡是 MAS 所面临的主要问题,Neale 等和 Grattapaglia 等提出对

群体中的每一种基因型构建遗传图谱^[9,39],即寻找每一种可能的标记-性状关联,但由于关联的随机性以及群体数量的增加,这一策略并不可行。选择一套通用的标记系统建立群体或树种水平上的一致图谱,将含有基因表达信息的 DNA 片段作为标记,由于其保守性,就有可能发现适合于不同研究群体的“通用”QTL,并减小在群体水平上连锁平衡对标记辅助选择带来的不利影响,验证 QTL 在不同杂交组合或群体中的稳定性,从而使得标记辅助选择在林木育种上的应用真正成为可能。

3.3 QTL 定位及图位克隆(positional cloning)

林木的重要经济性状如材积、木材密度和纤维长度等均受多基因控制,性状表现多为连续性。因此寻找相关性状的 QTL,了解控制某一性状的 QTL 数目,各个 QTL 之间的相互作用及它们与环境之间的互作,并最终从这些 QTL 中克隆出控制某一性状的基因,进行遗传操作,对于林木这种长世代物种的改良具有极其重要的实际意义。

目前许多物种的基因克隆主要基于反向遗传学(reverse genetics),如 mRNA 差异显示(differential display)和减法杂交(subtractive hybridization)等等,但对于林木的重要数量性状其基因的表达调控特性并不清楚,因此反向遗传学的应用受到限制。高密度遗传图谱的建立以及高解析度(high resolution)QTL 定位研究,使得重要经济性状的 QTL 基因克隆成为可能。目前最为成功的例子是 Frary 等对番茄果实重量基因的克隆^[40]。

图位克隆的基础是高密度的遗传图谱和高解析的 QTL 定位,目前林木遗传图谱密度均较低,加上 QTL 定位的方法沿用于近交物种,因此高精度的 QTL 定位较困难;并且许多林木基因组比较大,如火炬松等松属植物基因组(20~30pg/2C)是玉米的 3.7 倍,番茄的 15 倍及拟南芥的 110 倍,估计基因组长度为 2500cM^[39],估计每个厘摩(cM)所包含的物理长度在 500~1000 万碱基对之间,这样的基因组即使图谱密度较高(平均图距为 1cM),定位的 QTL 也较难进行图位克隆。因此林木重要数量性状的基因克隆,在加大图谱密度和提高 QTL 定位精度的同时,应该重点研究基因组较小遗传操作容易的材料,才有望克隆出与材性相关的基因;并且借助比较基因组学研究将其延伸到其他重要的经济树种。

参考文献

- [1] Botstein D, White R L, Skolnick M. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am J Hum Genet*, 1980, 32(3): 314~331
- [2] Dib C, Faure S, Fizames C, et al. A comprehensive genetic map of the human genome based on 5264 microsatellites. *Nature*, 1996, 380(6570): 152~154
- [3] Eht C S, Vendramin G G. Microsatellite DNA as shared genetic markers among conifer species. *Can J For Res*, 1999, 29: 365~371
- [4] Wang D G, Fan J B, Shao C J. Large-scale identification, mapping, and genotyping of single-nucleotide polymorphisms in the human genome. *Science*, 1998, 280(5366): 1077~1082
- [5] Bryan G J, Stepgenson P, Collins A, et al. Low levels of DNA sequence variation among adapted genotypes of hexaploid wheat. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 192~198
- [6] Tenaillon M, Sawkins M C, Long A D. Pattern of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 9161~9166
- [7] Conkle M T. Isozyme variation and linkage in six conifer species. In: Conkle MT (Technical Coordinator) *Proceeding of the Symposium on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects*. July 27, 1979; Berkeley, CA. Berkeley, California: Forest Service, U. S. Department of Agriculture. 1981, GenTech Rep PSW~48
- [8] Tulsieram L K, Gaubitz J C, Kiss G, et al. Single tree genetic linkage mapping in conifers using haploid DNA from megagametophytes. *Biotechnology*, 1992, 10: 686~689
- [9] Grattapaglia D, Sederoff R. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using a pseudo-testcross mapping strategy and RAPD markers. *Genetics*, 1994, 137: 1121~1137
- [10] Brown G R, Kadel III E E, Bassoni D L, et al. Anchored reference loci in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) for integrating pine genomics. *Genetics*, 2001, 159: 799~809
- [11] Paglia G P, Olivieri A M, Morgante M. Towards second-generation STS (sequence-tagged sites) linkage maps in conifers: a genetic map of Norway spruce (*Picea abies* K.). *Molecular and General Genetics*, 1998, 258: 466~478
- [12] Arralde A, Anselin F, Faivre P P, et al. Application of AFLP, RAPD and ISSR markers to genetic mapping of European and Japanese larch. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 299~307
- [13] Bradshaw H D, Villar M, Watson B D, et al. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. 3. A genetic linkage map of a hybrid poplar composed of RFLP, STS, and RAPD markers. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 167~178
- [14] Yin T M, Zhang X Y, Huang M R, et al. Molecular linkage maps of the *Populus* genome. *Genome*, 2002, 45: 541~555
- [15] Cervera M T, Storme V, Ivens B, et al. Dense genetic linkage maps of three *Populus* species (*Populus deltoides*, *P. nigra* and *P. trichocarpa*) based on AFLP and microsatellite markers. *Genetics*, 2001, 158: 787~809
- [16] Grattapaglia D. Genetic mapping of quantitative loci controlling growth and wood quality trait in *Eucalyptus grandis* using a maternal half-sib family and RAPD markers. *Theor Appl Genet*, 1996, 144: 1205~1214
- [17] Nelson C D, Nance W L, Doudrick R L. A Partial genetic linkage map of slash pine (*Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*) based on random amplified polymorphic DNAs. *Theor Appl Genet*, 1993, 87: 145~151
- [18] Barreneche T, Bodenes C, Lexer C. A genetic linkage map of *Quercus robur* L. (Pedunculate oak) based on RAPD, SCAR, microsatellite, minisatellite, isozyme and 5S rDNA markers. *Theor Appl Genet*, 1998, 97: 1090~1103

- [19] Plomion C, O Malley DM, Durel C E. Genomic analysis in maritime pine (*Pinus pinaster*). Comparison of two RAPD maps using selfed and open-pollinated seeds of the same individual. *Theor Appl Genet*, 1995, 90:1028 ~ 1034
- [20] Thompson E A. Crossover counts and likelihood in multipoint linkage analysis. *IMA J Math Appl Med*, 1987, 4:93 ~ 108
- [21] Edwards J H. The reliability of locus orderings. *Ann Hum Genet*, 1991, 55:315 ~ 320
- [22] Remington D L, Wheten R W, Liu B H, et al. Construction of an AHP genetic map with nearly complete genome coverage in *Pinus taeda*. *Theor Appl Genet*, 1999, 98:1279 ~ 1292
- [23] Murray J C, Buetow K H, Weber J L, et al. A comprehensive human linkage map with centimorgan density. *Science*, 1994, 265:2049 ~ 2054
- [24] 徐云碧, 朱立煌. 分子数量遗传学. 北京: 中国农业出版社, 1994, 81 ~ 85
- [25] Williams J G K, Kubelik K J L, Rafalski J A, et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res*, 1990, 18:6531 ~ 6535
- [26] Vos P, Hegers R, Bleeker M, et al. AHP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res*, 1995, 23:4407 ~ 4414
- [27] Paterson A H, DeVerna J W, Lanini B, et al. Fine Mapping of Quantitative Trait Loci Using Selected Overlapping Recombinant Chromosomes in an Interspecies Cross of Tomato. *Genetics*, 1990, 124:795 ~ 742
- [28] Strauss S H, Lande R and Namkoong. Limitation of molecular-marker aided selection in forest tree breeding. *Can J For Res*, 1992, 22:1050 ~ 1061
- [29] Schlotterer C, Ams B, Tautz D. Conservation of polymorphic simple sequence loci in cetacean. *Nature*, 1991, 354:63 ~ 65
- [30] Dayanandan S, Rajora O P, Bawa K S. Isolation and characterization of microsatellites in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *Theor Appl Genet*, 1998, 96:950 ~ 956
- [31] van der Schoot J, Pospiskova M, Vosman B, et al. Development and characterization of microsatellite markers in black poplar (*Populus nigra* L.). *Theor Appl Genet*, 2000, 101:317 ~ 322
- [32] Davis G L, McMullen M D, Baysdorfer C, et al. A maize map standard with sequenced core markers, grass genome reference points, and 932 expressed sequence tagged sites (ESTs) in a 1736 locus map. *Genetics*, 1999, 152:1137 ~ 1172
- [33] Wu R L, Ma C X, Wu S S, et al. Linkage mapping of sex-specific differences. *Genet Res*, 2002, 79:85 ~ 96
- [34] Maliepaard C, Jansen J, Van J W. Linkage analysis in a full-sib family of an outbreeding plant species: overview and consequences for applications. *Gen Res*, 1997, 70:237 ~ 250
- [35] Yazdani R, Yeh F C, Rimsha J. Genomic mapping of *Pinus sylvestris* (L.) using random amplified polymorphic DNA markers. *Forest Genetics*, 1995, 2(2):109 ~ 116
- [36] Tanksley S D, Canal M W, Prince J P, et al. High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. *Genetics*, 1992, 132:1141 ~ 1160
- [37] Moore G, Devos K M, Wang Z, et al. Grasses, line up and form a circle. *Curr Biol*, 1995, 5:737 ~ 739
- [38] Zobel B Z, Talbert J T. *Applied Tree Improvement*. New York: Wiley and Sons. 1984
- [39] Neale D B, Williams C G. Restriction fragment length polymorphism mapping in conifers and applications to forest genetics and tree improvement. *Can J For Res*, 1991, 21:545 ~ 554
- [40] Frary A, Nesbitt C, Grandillo S, et al. fw2. 2: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 2000, 289:85 ~ 88

Status Quo and Tendency in Construction of Forest Frees' Genetic Linkage Maps

Zhang Bo¹ Du Shengming² Huang Minren¹

(1 The Key Laboratory of Forest Tree Genetic Engineering Nanjing Forestry University Nanjing 210037)

(2 Department of Life Sciences National Natural Sciences Foundation of China Beijing 100085)

Abstract Construction of forest trees' genetic linkage maps is different from that of other species due to trees' long generation, high heterozygosity and genetic load. Trees' high-performance genetic maps could be applied to comparative mapping of kindred tree species, a better understanding of genomic organization and evolution of forest trees, QTL mapping and molecular-assisted selection of trees' complex traits. Problems existing in forest trees' genetic mapping includes small mapping population, linkage equilibrium in map construction and QTL mapping and an unsatisfied mapping strategy in which genetic characteristics of forest trees are not fully considered, all of which could be solved by using large mapping population, highly conservative marker systems and statistic methods suitable to mapping and genomic studies of forest trees.

Key words Forest trees Genetic map Molecular marker QTL Marker-assisted selection