

网络出版时间:2016-09-07 09:02

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.10.005

网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20160907.0902.010.html

基于 SSR 荧光标记的吉单系列玉米品种遗传分析

刘文国^{1,2}, 张志军², 赵万庆², 杨伟光¹, 路 明²

(1 吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118; 2 吉林省农业科学院 玉米研究所/玉米国家工程实验室(长春), 吉林 公主岭 136100)

[摘 要] **【目的】**利用分子标记技术对吉单系列玉米品种亲本自交系的遗传关系进行剖析,为今后自交系类群划分和杂交种组配奠定基础。**【方法】**利用 49 对 SSR 荧光标记对 2000—2009 年审定的吉单系列玉米品种亲本自交系进行分析,根据 Nei's 遗传距离,利用 UMGMA 聚类法和主成分分析法进行分析。**【结果】**49 对标记在 65 份自交系间共检测出 340 个等位基因变异,每对引物检测出 3~12 个等位基因,平均 6.94 个,平均多态性信息量 0.601,平均基因多样性指数 0.644。Nei's 遗传距离变化于 0.15~2.26,平均 1.05。将 65 份自交系划分为 Reid 群、兰卡斯特、PB、四平头、旅大红骨、Volga 和其他等 7 个类群,其中以 Reid 群、兰卡斯特、四平头、PB 和 Volga 这 5 个类群为主。主要应用的杂种优势模式有 Reid 群×四平头群、兰卡斯特群×四平头群、Reid 群×Volga 群、兰卡斯特群×PB 群、Reid 群×兰卡斯特群和 Reid 群×PB 群等 6 种,尤其以 Reid 群×四平头群、兰卡斯特群×四平头群和 Reid 群×Volga 群这 3 种杂种优势模式占优势。确定了以吉 V022、吉 V993 为代表的欧洲 Volag 种质与我国的 Reid 群、兰卡斯特、四平头等类群存在距离,并独立成群,建立了 Reid 群×Volga 和平四头群×Volga 2 个新的杂种优势模式,育成吉单 519、吉单 535、吉单 522、吉单 505、吉单 517 等一系列玉米品种并大面积推广应用。**【结论】**2000—2009 年的吉单系列玉米品种具有较丰富的遗传多样性,在涵盖我国主要玉米类群的基础上,还具有 Volag 这一独特类群。

[关键词] 吉单系列玉米;SSR 荧光标记;遗传基础

[中图分类号] S513.023

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2016)10-0025-12

Genetic analysis of Jidan maize varieties using fluorescent SSR markers

LIU Wenguo^{1,2}, ZHANG Zhijun², ZHAO Wanqing², YANG Weiguang¹, LU Ming²

(1 Agronomy College, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China; 2 Maize Research Institute,

Jilin Academy of Agricultural Sciences/ National Engineering Laboratory for Maize, Gongzhuling, Jilin 136100, China)

Abstract: **【Objective】** Genetic relationship of Jidan maize inbred lines was analyzed using fluorescent molecular markers to provide basis for improvement and utilization of maize inbred lines in future. **【Method】** In this study, 49 fluorescent SSR markers were adopted in heterotic grouping of parent inbred lines from Jidan maize varieties between 2000 and 2009. According to Nei's genetic distance, UPGMA and principal component analysis were conducted. **【Result】** The 49 SSR markers detected 340 alleles among 65 tested inbred lines. The average number of alleles per SSR locus was 6.94 with a range from 3 to 12. The averaged polymorphism information content (PIC) and gene diversity were 0.601 and 0.644, respectively. The Nei's genetic distance ranged from 0.15 to 2.26 with an average of 1.05. The 65 inbred lines were divided into 7 clusters; Reid, Lancaster, PB, Sipingtou (SPT), Lüda red cob (LRC), Volga, and other. The first 5 clusters were widely used in Jidan maize varieties. The main heterosis patterns included Reid×SPT, Lancaster×SPT, Reid×Volga, Lancaster×PB, Reid×Lancaster and Reid×PB. The heterosis patterns with

[收稿日期] 2015-04-15

[基金项目] 国家科技支撑计划项目(2014BAD01B01);吉林省自然科学基金项目(20130101110JC);吉林省农业科技创新工程项目

[作者简介] 刘文国(1971—),男,黑龙江延寿人,研究员,主要从事玉米育种研究。E-mail:liuwenguo168@163.com

[通信作者] 杨伟光(1960—),男,吉林梨树人,教授,博士生导师,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:yw789@126.com

large proportion were Reid×SPT,Lancaster×SPT and Reid×Volga. The Volag cluster was firstly identified and independent from Reid,Lancaster and SPT. A series of maize varieties were widely used by establishment of two new heterotic patterns (Reid×Volga and SPT×Volga). 【Conclusion】 Jidan maize varieties between 2000 and 2009 showed clear genetic diversity,including Volag,which is unique based on main maize groups in China.

Key words:Jidan series maize;SSR marker;genetic base

吉林省是我国重要的玉米主产区,2013 年玉米种植面积和产量分别占全国的 9.7%和 12.7%,单产水平位于全国首位。因此,提高该地区的玉米产量和品质对保障国家粮食安全具有重要意义。在过去的几十年里,吉单(四单)系列品种如吉单 101、四单 8、吉单 131、吉单 180、吉单 159、四单 19、吉单 209、吉单 27 等均为吉林省不同时期的代表性品种,为吉林省粮食生产做出了巨大贡献。但近十年来,吉林省玉米市场逐渐受到来自国外公司品种先玉 335 的冲击^[1-2],对吉林省乃至我国的玉米产业带来巨大挑战和深刻影响,我国的玉米新品种培育陷入了种质遗传基础薄弱的瓶颈。而以美国为代表的玉米育种发达国家,早已开展了对已推广玉米品种的回顾性研究,这可为进一步发掘新品种遗传潜力及提高产量能力提供参考和指导。因此,开展玉米品种的种质遗传基础研究对今后确定育种策略和路线具有重要意义。

在国外,对玉米商业化杂交种的遗传背景研究比较深入。Mikel^[3-4]分析了 2004—2008 年商业杂交种的遗传背景,包括孟山都、杜邦先锋和先正达等种业公司的杂交种,对 305 个亲本自交系进行研究,分析了商业杂交种在现代商业育种中的贡献,以及母本群和父本群的遗传基础及变化趋势等。在国内,吴景锋^[5]、曾三省^[6]、王懿波等^[7]基于系谱法对我国的玉米种质基础进行了研究;郭海鳌等^[8]、焦仁海等^[9-10]、王敏等^[11]对吉林省不同时期主要玉米杂交种的遗传基础进行了研究,但缺乏吉单系列玉米品种的系统性研究,尤其对于 2000 年后玉米品种的

遗传基础进行研究更具有现实意义。

分子标记技术的发展为玉米自交系的遗传关系研究提供了新的手段。国内外的研究均已证实,利用分子标记可有效地对玉米自交系进行遗传变异分析及类群划分^[12-13],尤其是 SSR 标记因具有共显性、高度重复性、多态性好、稳定可靠以及经济方便等优点更适合用来进行分析^[12-21]。但传统的 SSR 标记技术用 PAGE 胶分离银染检测耗时、耗力、非自动化,在大规模、多批次的数据收集和分析时不适用,不能满足现代规模化分子育种的要求。荧光标记毛细管电泳检测技术因具有高效、自动化的优点,实现了 SSR 标记与高效、自动化技术的结合^[22],并已经应用于研究中^[23-25]。

本研究基于 SSR 荧光标记检测技术,对 2000—2009 年审定的吉单系列玉米品种的亲本自交系进行基因型分析,剖析该阶段种质的遗传基础,可为今后玉米自交系的改良与利用及育种技术路线的确立提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选择 2000—2009 年育成的吉单系列玉米品种的亲本自交系共 59 份,另外以代表我国玉米核心种质的 6 个骨干自交系黄早四(四平头群)、掖 478(PA 群)、B73(BSSS)、Mo17(Lancaster 群)、齐 319(PB 群)和丹 340(旅大红骨)为标准测验种,共计 65 份自交系(表 1),均由吉林省农业科学院玉米研究所提供。

表 1 供试玉米自交系及来源

Table 1 Tested maize inbred lines and their origins

序号 No.	自交系 Inbred line	来源 Origin	育成品种 Variety
1	合 344 He 344	五霜×Mo17 Wushuang×Mo17	吉单 103、吉单 77 Jidan 103,Jidan 77
2	B467	434×444	吉单 103 Jidan 103
3	428	414×330	吉单 109 Jidan 109
4	81162	掖 107 改良系 Ye 107 improved line	吉单 109 Jidan 109
5	C8605	5003×7922	吉单 137、四单 136、吉单 113 Jidan 137,Sidan 136,Jidan 113
6	J9206	444×丹黄 02 444×Danhuang 02	吉单 137 Jidan 137

表 1(续) Continued table 1

序号 No.	自交系 Inbred line	来源 Origin	育成品种 Variety
7	四-287 Si-287	444×255(金 03) 444×255(Jin 03)	吉单 18、吉单 27、吉单 502、吉单 80、吉单 46、吉单 92 Jidan 18,Jidan 27,Jidan 502,Jidan 80,Jidan 46,Jidan 92
8	吉 A-034 Ji A-034	Mo17 早×78599 Mo17 early×78599	吉单 18 Jidan 18
9	复 138 Fu138	外引系 Introduced lines from outside	吉单 185 Jidan 185
10	599-20-1	78599	吉单 185、吉饲 9、吉单 29、吉单 196 Jidan 185,Jisi 9,Jidan 29,Jidan 196
11	495	(M017×B73)×Mo17	吉单 198、吉单 196 Jidan 198,Jidan 196
12	D183	78599	吉单 198 Jidan 198
13	四-279 Si-279	黄早四×428 Huangzaosi×428	吉单 23 Jidan 23
14	150	Mo17 改良系 Mo17 improved line	吉单 23 Jidan 23
15	四-144 Si-144	泰国杂交种 Thailand's hybrid	吉单 27 Jidan 27
16	四-533 Si-533	8112×416	吉单 28 Jidan 28
17	GY349	5003×340	吉单 28、吉单 39 Jidan 28,Jidan 39
18	吉 8902 Ji 8902	81162×掖 107 81162×Ye 107	吉单 209、吉单 415 Jidan 209,Jidan 415
19	吉 853 Ji 853	黄早四×自 330 Huangzaosi×Zi 330	吉单 209、吉单 261、吉单 264、吉单 413、吉单 260、吉单 321、吉单 325、吉单 342、吉单 515、吉单 517、吉单 35 Jidan 209,Jidan 261,Jidan 264,Jidan 413,Jidan 260,Jidan 321,Jidan 325,Jidan 342,Jidan 515,Jidan 517,Jidan 35
20	J002	吉 63×Mo17 Ji 63×Mo 17	吉单 255 Jidan 255
21	S8-101	未知 Unknown	吉单 255 Jidan 255
22	9046	7922×5003	吉单 259 Jidan 259
23	R5	国外杂交种 Foreign hybrid	吉单 259 Jidan 259
24	W9706	Mo17×U8112×Mo17	吉单 261、吉单 262 Jidan 261,Jidan 262
25	2029	外引自交系 Introduced lines from outside	吉单 264 Jidan 264
26	四-273 Si-273	81162×丹 340 81162×Dan 340	吉单 271、吉单 29 Jidan 271,Jidan 29
27	673	78599	吉单 271 Jidan 271
28	综 31 Zong 31	综合种 Synthesis hybiid	吉单 275 Jidan 275
29	CN1483	国外引入系 Introduced lines from outside	吉单 275、吉单 278 Jidan 275,Jidan 278
30	163	U8112×掖 107 U8112×Ye 107	吉单 278 Jidan 278
31	吉 394 Ji 394	9046×4112	吉单 35 Jidan 35
32	A814	419×4112	吉单 38 Jidan 38
33	A002	78599 变异株 Variation from 78599	吉单 38 Jidan 38
34	201000	99394×7922	吉单 39 、吉单 50 Jidan 39,Jidan 50
35	96815-33	美国杂交种 America hybrid	吉单 413 、吉单 419 Jidan 413,Jidan 419
36	H10	法国杂交种 France hybrid	吉单 414 Jidan 414
37	K10	5003×长 3 5003×Chang 3	吉单 414、吉单 530、吉单 519 Jidan 414,Jidan 530,Jidan 519
38	承 351 Cheng 351	外引系 Introduced lines from outside	吉单 415、吉单 522、吉单 602、吉单 501、吉单 505 Jidan 415,Jidan 522,Jidan 602,Jidan 501,Jidan 505
39	吉 1037 Ji 1037	Mo17×Suwan/Mo17	吉单 419、吉单 618、吉单 92、吉单 342 Jidan 419,Jidan 618,Jidan 92,Jidan 342
40	D387	Mo17×L105×8112	吉单 420 Jidan 420
41	丹 598 Dan 598	OH43、丹 340、丹黄 02、丹黄 11 混合 Mix from OH43,Dan 340,Dan- huang 02,Danhuang 11	吉单 420、吉单 88 Jidan 420,Jidan 88
42	吉 V022 Ji V022	欧洲杂交种 European hybrids	吉单 502、吉单 517、吉单 519、吉单 505、吉单 535 Jidan 502,Jidan 517,Jidan 519,Jidan 505,Jidan 535
43	吉 V993 Ji V993	欧洲杂交种 European hybrids	吉单 522、吉单 536 Jidan 522,Jidan 536
44	吉 V417 Ji V417	吉 V993×Mo17 Ji V993×Mo17	吉单 528 Jidan 528
45	吉 V016 Ji V016	承 351×9046 Cheng 351×9046	吉单 528、吉单 535、吉单 536 Jidan 528,Jidan 535,Jidan 536
46	吉 V030 Ji V030	(485×5003)×485	吉单 530 Jidan 530
47	吉 D1392 Ji D1392	1634×4112	吉单 602 Jidan 602

表 1(续) Continued table 1

序号 No.	自交系 Inbred line	来源 Origin	育成品种 Variety
48	吉 D850 Ji D850	2446×3519	吉单 618 Jidan 618
49	956-34	外引系 Introduced lines from outside	吉单 702 Jidan 702
50	铁 7922 Tie 7922	美国杂交种 3382 America hybrid 3382	吉单 702、吉单 46 Jidan 702,Jidan 46
51	B317	KWS693×黄 428 KWS693×Huang 428	吉单 77 Jidan 77
52	B234	9046×478	吉单 79 Jidan 79
53	西公 Xigong	外引系 Introduced lines from outside	吉单 79 Jidan 79
54	A-091	Mo17 变异株 Variation from Mo17	吉单 80 Jidan 80
55	A236	9046 杂株 9046 heterozygote	吉单 88 Jidan 88
56	四-9805 Si-9805	丹 9046×96287 Dan 9046×96287	吉饲 9 Jisi 9
57	A415	丹 340 变异株 Variation from Dan 340	吉星 1 Jixing 1
58	A100	78599	吉星 1 Jixing 1
59	中 106 Zhong 106	中 7490 sib Zhong 7490 sib	四单 136 Sidan 136
60	黄早四 Huangzaosi		标准测验种 Standard test line
61	掖 478 Ye 478		标准测验种 Standard test line
62	丹 340 Dan 340		标准测验种 Standard test line
63	齐 319 Qi 319		标准测验种 Standard test line
64	Mo17		标准测验种 Standard test line
65	B73		标准测验种 Standard test line

1.2 SSR 引物

按照扩增条带清晰、多态性丰富、扩增带型稳定、在染色体上均匀分布的原则筛选 49 对 SSR 标记(表 2),SSR 标记的 5'端分别用 Hex、6-Fam、Ned 等进行荧光标记,供试标记由中美泰和生物技术(北京)有限公司合成。

1.3 试验方法

1.3.1 DNA 的提取 将供试玉米自交系种子种植于苗盘,待长至 3~5 叶期时采集叶片,采用 CTAB 法提取并纯化 DNA^[26],经紫外分光光度计检测 DNA 的品质和质量浓度,并将 DNA 质量浓度稀释至 10 ng/μL,备用。

1.3.2 PCR 扩增 (1)PCR 反应体系。采用 10 μL 的扩增反应体系,其中含 1×PCR Buffer(含 2 mmol/L Mg²⁺)、25 μmol/L dNTP、0.4 U Taq DNA 聚合酶、2.4 mmol/L 正反向引物、25 ng DNA 模板。

(2)PCR 反应条件。DNA 预变性 5 min;94 ℃ 变性 45 s,60 ℃退火 45 s,72 ℃ 1 min,35 个循环;72 ℃终延伸 5 min,4 ℃保存。不同引物选择适宜的退火温度。

1.3.3 扩增产物的变性和荧光检测 向 96 孔板中,分别加入 1~2 μL 纯化的 PCR 产物,9 μL 甲酰胺和 0.12 μL 内标,3 000 r/min 离心 1 min。于 PCR 仪上 95 ℃ 变性 5 min,立即置于冰上。在

ABI3730XL DNA 分析仪上完成自动荧光检测。

1.4 数据分析方法

1.4.1 数据读取 利用 GeneScan 和 Genotyper 软件进行数据收集与图像分析。

1.4.2 遗传参数分析 利用 PowerMarker V3.25 软件^[27]对数据进行遗传参数分析,计算等位基因数(number of alleles)、基因多样性指数(gene diversity,D)和多态性信息量(PIC)。

$$D_l = (1 - \sum_{u=1}^k p_{lu}^2),$$
$$PIC_l = 1 - \sum_{u=1}^k p_{lu}^2 - \sum_{u=1}^{k-1} \sum_{v=u+1}^k 2p_{lu}^2 p_{lv}^2。$$

式中: p_{lu} 为第 l 个位点第 u 个等位变异的频率, k 为等位变异数, p_{lv} 为第 l 个位点第 v 个基因型的频率, v 为基因型。

1.4.3 遗传距离聚类分析 利用 PowerMarker V3.25 软件^[27]计算 Nei's(1972 年)遗传距离。

$$D_s = -\ln(J_{XY} / \sqrt{J_X J_Y}),$$
$$J_X = \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^{a_j} p_{ij}^2 / m,$$
$$J_Y = \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^{a_j} q_{ij}^2 / m,$$
$$J_{XY} = \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^{a_j} p_{ij} q_{ij} / m。$$

式中: p_{ij} 、 q_{ij} 分别为两群体在第 j 位点第 i 个等位变异的频率, a_j 是在 j 位点的等位变异数, m 是检测位

点总数。

按 UMGMA 法进行聚类分析,用MEGA3.1^[28]绘制种群间的聚类图。

1.4.4 主成分分析 基于 Nei’s 遗传距离,利用 NTSYS-pc2.11 软件进行主成分分析,并绘制二维、三维空间聚类图。

2 结果与分析

2.1 65 份玉米自交系的 SSR 标记

表 2 结果表明,49 对 SSR 荧光标记共检测出 340 个等位基因变异,每个标记检测出 3~12 个等位基因,平均 6.94 个。phi96100 的等位基因变异最丰富(12 个),phi073、phi014 标记的等位基因变异丰富度最低(3 个)。每个标记的多态性信息量 (PIC) 在 0.289~0.850,平均 0.601,其中标记 phi064 的 PIC 最大(0.850),而 umc1061 的 PIC 最低(0.289)。基因多样性指数在 0.335~0.865,平均 0.644。表明所选的标记绝大多数都具有较好的多态性。

表 2 49 个标记在 65 份玉米自交系之间扩增的遗传多样性统计结果

Table 2 Summary of genetic diversity of 49 SSRs markers detected in 65 maize inbred lines

序号 No.	标记 Marker	染色体 Bin	等位基因数 Allele No.	基因多样性指数 Gene diversity	多态性信息量 PIC
1	phi056	1.01	4	0.494	0.440
2	phi109275	1.03	5	0.574	0.523
3	umc1124	1.05	7	0.674	0.622
4	umc1122	1.06	9	0.680	0.650
5	phi308707	1.10	7	0.726	0.679
6	phi064	1.12	11	0.865	0.850
7	phi96100	2.01	12	0.849	0.833
8	umc1555	2.03	10	0.583	0.554
9	phi83	2.04	8	0.725	0.674
10	nc133	2.05	5	0.588	0.503
11	phi127	2.08	10	0.640	0.599
12	2s8	2.09	8	0.740	0.700
13	sts23	2.09	4	0.578	0.535
14	phi029	3.04	7	0.765	0.726
15	phi053	3.05	11	0.839	0.819
16	phi073	3.05	3	0.511	0.395
17	phi046	3.08	7	0.733	0.697
18	phi047	3.09	6	0.607	0.560
19	phi072	4.01	8	0.673	0.635
20	phi079	4.05	6	0.634	0.587
21	phi006	4.11	8	0.645	0.587
22	phi076	4.11	6	0.653	0.622
23	phi024	5.01	9	0.723	0.683
24	phi109188	5.03	6	0.628	0.575
25	phi113	5.04	11	0.731	0.702
26	phi085	5.06	6	0.586	0.521
27	umc1153	5.09	7	0.660	0.621
28	phi423796	6.01	6	0.384	0.368
29	phi078	6.05	6	0.613	0.581
30	phi123	6.07	6	0.715	0.667
31	phi089	6.08	8	0.712	0.674
32	umc1545	7.00	5	0.717	0.674
33	phi057	7.01	4	0.509	0.460
34	phi034	7.02	5	0.609	0.538
35	phi114	7.03	7	0.684	0.660
36	phi116	7.06	8	0.621	0.568
37	phi115	8.03	7	0.577	0.512
38	phi014	8.04	3	0.429	0.349
39	umc1161	8.06	9	0.678	0.648
40	phi015	8.08	11	0.748	0.706

表 2(续) Continued table 2

序号 No.	标记 Marker	染色体 Bin	等位基因数 Allele No.	基因多样性指数 Gene diversity	多态性信息量 PIC
41	phi233376	8. 09	10	0. 780	0. 749
42	phi027	9. 03	4	0. 457	0. 421
43	phi065	9. 03	7	0. 622	0. 578
44	phi108411	9. 05	5	0. 496	0. 453
45	umc1277	9. 08	6	0. 631	0. 590
46	phi063	10. 02	6	0. 708	0. 671
47	phi084	10. 04	4	0. 631	0. 602
48	umc1061	10. 06	4	0. 335	0. 289
49	umc1196	10. 07	8	0. 802	0. 774
平均 Mean			6. 94	0. 644	0. 601

2.2 65 份玉米自交系的遗传距离和聚类分析

对 49 个 SSR 标记的 340 个等位基因变异进行计算,65 份玉米自交系的遗传距离在 0.15~2.26,平均为 1.05,72.6%集中于 0.8~1.4(图 1)。按照 UMGMA 法对 65 份玉米自交系进行遗传距离聚类,依据聚类结果可分成 6 个类群和 1 个其他群(图 2),结合各聚类群中是否含有不同种质类群的代表性自交系来确定类群的名称。类群 1(Group 1,G1)为 Reid 群,包含 PA 和 BSSS,主要有 B73、掖 478、铁 7922、C8605、9046 等 24 份自交系,占自交系总数的 36.92%。类群 2(Group 2,G2)为兰卡斯特群,主要有 Mo17、W9706、吉 1037、合 344、四-144 等 14 份自交系,占自交系总数的 21.54%。类群 3(Group 3,G3)为 PB 群,主要有齐 319、599-20-1、673 等 8 份自交系,占自交系总数的 12.54%。类群

4(Group 4,G4)为四平头群,主要有黄早四、吉 853、四-287 等 6 份自交系,占自交系总数的 9.23%。类群 5(Group 5,G5)为旅大红骨群,主要有丹 340、A415、GY349 等 4 份自交系,占自交系总数的 6.15%。类群 6(Group 6,G6)是来源于欧洲的 Volga 种质,从中选育出吉 V022、吉 V993 等 3 份自交系,独立成群。此外,还有丹 598、956-34、中 106、综 31、H10、西公等 6 份自交系不能归属到这 6 个类群中,这些自交系均具有混合、外来或综合种等复杂的遗传背景。

在这 65 份玉米自交系中,有 50 份自交系具有明确的系谱信息,将聚类结果与系谱关系进行对比,有 46 份自交系符合,1 份自交系(J9206)不符,3 份(B467、428 和丹 598)因含有地方种质或血缘复杂,不能从系谱关系上明确其具体归属。

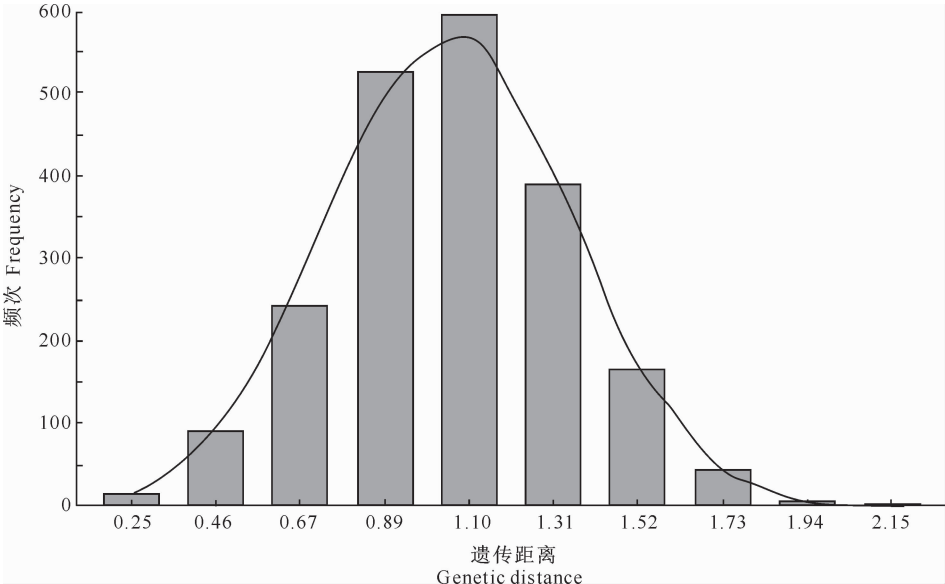


图 1 65 份玉米自交系的 Nei's 遗传距离的频次分布
Fig. 1 Distribution of pairwise Nei's genetic distance calculated for 65 maize inbred lines genotyped with 49 SSR markers

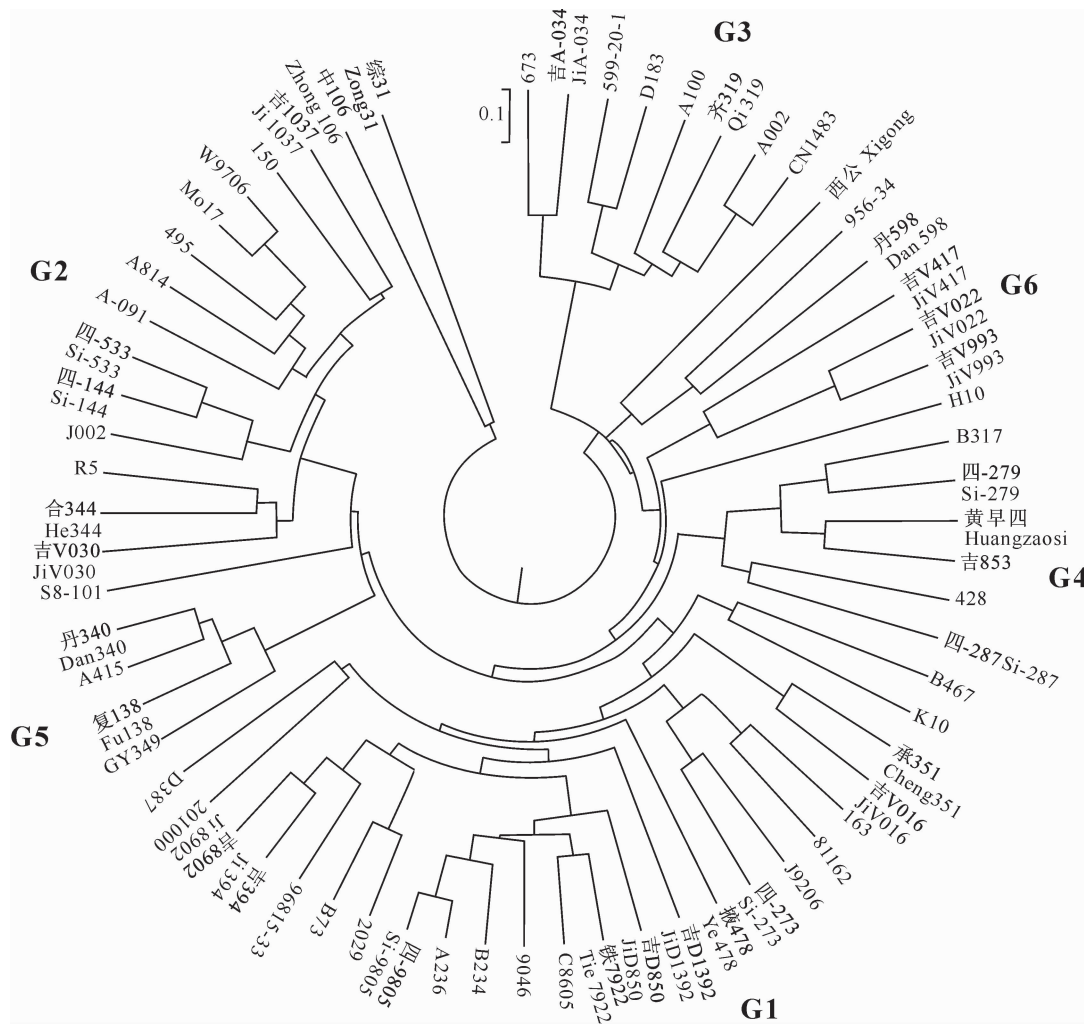


图 2 供试玉米自交系的 UPGMA 聚类树

Fig. 2 UPGMA tree for tested maize inbred lines

2.3 65 份玉米自交系的主成分分析

基于 Nei's(1972)遗传距离进行主成分分析,前 2 个主成分可解释等位基因变异的 42.03%,在由 PC1(23.56%)和 PC2(18.47%)做出的二维图(图 3)中,根据各玉米自交系的集中程度,可清楚地鉴定出 Reid 群(G1)、兰卡斯特群(G2)、PB 群(G3)、旅大红骨群(G5)这 4 个类群,而四平头群(G4)和 Volga 群(G6)集中度不够,不能明显鉴定,如四平头群自交系较为分散,黄早四与吉 853 等其他自交系具有较远距离。

利用三维图能更好地揭示 65 份玉米自交系类群的划分,前 3 个主成分可解释等位基因变异的 58.38%,在由 PC1(23.56%)、PC2(18.47%)和 PC3(16.35%)做出的三维图(图 4)中,可清楚地鉴定出 Reid 群(G1)、兰卡斯特群(G2)、PB 群(G3)、四平头群(G4)、旅大红骨群(G5)和 Volga 群(G6)这 6 个类群。

2.4 玉米育成品种的种质基础与杂种优势模式

对 49 份吉单系列玉米品种亲本自交系之间遗传距离的分析结果(表 3)表明,亲本之间遗传距离在 0.693~1.712,平均遗传距离为 1.17,与 65 份自交系之间的遗传距离相比,高于其最小值,低于其最大值,平均值略高。这说明优良玉米品种的育成与其亲本间遗传距离只在一定范围内存在正相关。

根据本研究划分的类群,对这 49 份品种进行杂种优势的划分,结果见表 3。由表 3 可以看出,49 份吉单系列玉米品种中有 31 个品种的亲本含有 Reid 群(G1)种质,占 63.27%;17 个品种的亲本含有兰卡斯特(G2)种质,占 34.69%;11 个品种的亲本含有 PB(G3)种质,占 22.45%;16 个品种的亲本含有四平头(G4)种质,占 32.65%;4 个品种的亲本含有旅大红骨(G5)种质,占 8.16%;8 个品种的亲本含有 Volga(G6)种质,占 16.33%。表明育成品种主要应用 Reid 群、兰卡斯特、四平头、PB 和 Volga 这 5

类种质。

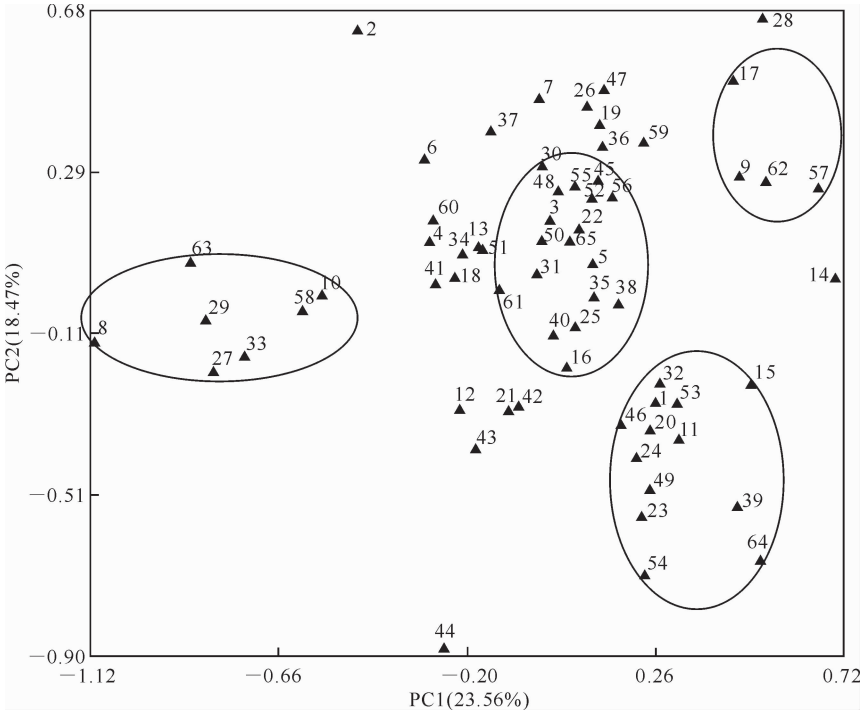


图 3 基于 49 个 SSR 标记的 65 份玉米自交系的二维 PCA 分析

1~65 代表的玉米自交系同表 1,图 4 同

Fig. 3 2D principal component analysis (PCA) of 65 maize inbred lines genotyped with 49 SSR markers

1—65 represent maize inbred line same as Table 1,the same for Fig. 4

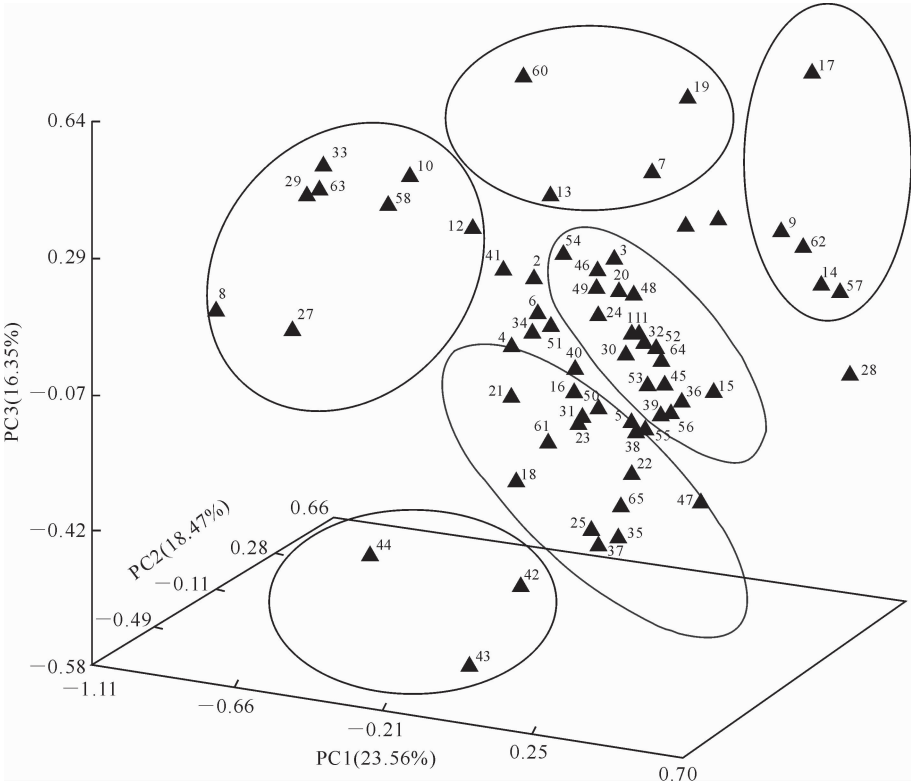


图 4 基于 49 个 SSR 标记的 65 份玉米自交系的三维 PCA 分析

Fig. 4 3D principal component analysis (PCA) of 65 maize inbred lines genotyped with 49 SSR markers

表 3 吉单系列玉米品种的亲本遗传距离和杂种优势模式

Table 3 Genetic distances and heterotic patterns for parents of Jidan maize varieties

序号 No.	品种 Variety	系谱 Pedigree	遗传距离 Genetic distance	杂种优势模式 Heterotic patterns
1	吉单 137 Jidan 137	C8605×J9206	0.872	G1×G1
2	吉单 602 Jidan 602	吉 D1392×承 351 Ji D1392×Cheng 351	1.106	G1×G1
3	吉单 415 Jidan 415	吉 8902×承 351 Ji 8902×Cheng 351	1.084	G1×G1
4	吉单 259 Jidan 259	R5×9046	1.329	G1×G2
5	吉单 419 Jidan 419	吉 1037×96815-33 Ji 1037×96815-33	1.018	G1×G2
6	吉单 530 Jidan 530	吉 V030×K10 Ji V030×K10	1.294	G1×G2
7	吉单 103 Jidan 103	合 344×B467 He 344×B467	1.394	G1×G2
8	吉单 618 Jidan 618	吉 1037×吉 D850 Ji 1037×Ji D850	0.954	G1×G2
9	吉单 278 Jidan 278	163×CN1483	1.099	G1×G3
10	吉单 271 Jidan 271	四-273×673 Si-273×673	1.287	G1×G3
11	吉单 29 Jidan 29	四-273×599-20-1 Si-273×599-20-1	0.991	G1×G3
12	吉饲 9 Jisi 9	四-9805×599-20-1 Si-9805×599-20-1	0.963	G1×G3
13	吉单 264 Jidan 264	2029×吉 853 2029×Ji 853	1.515	G1×G4
14	吉单 413 Jidan 413	96815-33×吉 853 96815-33×Ji853	1.264	G1×G4
15	吉单 35 Jidan 35	吉 394×吉 853 Ji 394×Ji 853	1.077	G1×G4
16	吉单 209 Jidan 209	吉 8902×吉 853 Ji 8902×Ji 853	1.322	G1×G4
17	吉单 109 Jidan 109	428×81162	1.504	G1×G4
18	吉单 46 Jidan 46	四-287×7922 Si-287×7922	1.184	G1×G4
19	吉单 39 Jidan 39	201000×GY349	0.942	G1×G5
20	吉单 522 Jidan 522	承 351×吉 V993 Cheng 351×Ji V993	1.114	G1×G6
21	吉单 519 Jidan 519	吉 V022×K10 Ji V022×K10	1.021	G1×G6
22	吉单 505 Jidan 505	吉 V022×承 351 Ji V022×Cheng 351	1.063	G1×G6
23	吉单 535 Jidan 535	吉 V022×吉 V016 Ji V022×Ji V016	1.015	G1×G6
24	吉单 528 Jidan 528	吉 V417×吉 V016 Ji V417×Ji V016	1.238	G1×G6
25	吉单 536 Jidan 536	吉 V993×吉 V016 Ji V993×Ji V016	1.223	G1×G6
26	吉单 88 Jidan 88	A236×丹 598 A236×Dan 598	1.114	G1×G7
27	吉单 420 Jidan 420	D387×丹 598 D387×Dan 598	0.815	G1×G7
28	吉单 702 Jidan 702	956-34×7922	1.201	G1×G7
29	吉单 79 Jidan 79	B234×西公 B234×Xigong	1.162	G1×G7
30	四单 136 Sidan 136	C8605×中 106 C8605×Zhong 106	1.227	G1×G7
31	吉单 414 Jidan 414	K10×H10	1.121	G1×G7
32	吉单 255 Jidan 255	J002×S8-101	0.837	G2×G2
33	吉单 196 Jidan 196	495×599-20-1	0.989	G2×G3
34	吉单 198 Jidan 198	495×D183	0.693	G2×G3
35	吉单 38 Jidan 38	A814×A002	0.971	G2×G3
36	吉单 23 Jidan 23	四-279×150 Si-279×150	1.006	G2×G4
37	吉单 27 Jidan 27	四-287×四-144 Si-287×Si-144	1.063	G2×G4
38	吉单 80 Jidan 80	四-287×A-091 Si-287×A-091	1.617	G2×G4
39	吉单 92 Jidan 92	四-287×吉 1037 Si-287×Ji 1037	1.662	G2×G4
40	吉单 261 Jidan 261	W9706×吉 853 W9706×Ji 853	0.909	G2×G4
41	吉单 77 Jidan 77	合 344×B317 He344×B317	0.875	G2×G4
42	吉单 342 Jidan 342	吉 1037×吉 853 Ji 1037×Ji 853	1.654	G2×G4
43	吉单 28 Jidan 28	四-533×GY349 Si-533×GY349	1.060	G2×G5
44	吉单 18 Jidan 18	四-287×吉 A-034 Si-287×Ji A-034	1.379	G3×G4
45	吉星 1 Jixing 1	A415×A100	1.235	G3×G5
46	吉单 185 Jidan 185	复 138×599-20-1 Fu 138×599-20-1	1.194	G3×G5
47	吉单 275 Jidan 275	综 31×CN1483 Zong 31×CN1483	1.712	G3×G7
48	吉单 517 Jidan 517	吉 V022×吉 853 Ji V022×Ji 853	1.322	G4×G6
49	吉单 502 Jidan 502	四-287×吉 V022 Si-287×Ji V022	1.545	G4×G6

注:G1 代表 Reid 群,G2 代表兰卡斯特群, G3 代表 PB 群,G4 代表四平头群,G5 代表旅大红骨群,G6 代表 Volga 群,G7 代表其他种质。
Note:G1 indicates Reid,G2 indicates Lancaster,G3 indicates PB,G4 indicates SPT,G5 indicates Lūda red cob,G6 indicates Volga,and G7 indicates others.

除个别品种的杂种优势模式相同外,应用的杂种优势模式共有 13 种(表 3),其中 Reid 群与其他各群均构成杂种优势模式。根据育成品种的数量和在生产上的应用情况,主要应用的杂种优势模式有 6 种:(1)Reid 群 $\times$ 四平头群:育成品种 6 个,代表品种有吉单 209、吉单 35、吉单 264;(2)兰卡斯特群 $\times$ 四平头群:育成品种 7 个,代表品种有吉单 27、吉单 342、吉单 261;(3)Reid 群 $\times$ Volga 群:育成品种 6 个,代表品种有吉单 519、吉单 535、吉单 522、吉单 505;(4)兰卡斯特群 $\times$ PB 群:育成品种 3 个,代表品种有吉单 198、吉单 196;(5)Reid 群 $\times$ 兰卡斯特群:育成品种 5 个,代表品种有吉单 103、吉单 259;(6)Reid 群 $\times$ PB 群:育成品种 4 个,代表品种有吉单 29、吉单 9。其中,以 Reid 群 $\times$ 四平头群、兰卡斯特群 $\times$ 四平头群和 Reid 群 $\times$ Volga 群这 3 种杂种模式占优势。

3 讨 论

3.1 关于 SSR 荧光标记分析

供试自交系和标记的类型、数量对于揭示遗传变异具有重要作用。本研究利用毛细管电泳检测技术以 49 对 SSR 荧光引物对 65 份玉米自交系进行了分析,共检测出 340 个等位基因变异,每对引物检测出 3~12 个等位基因,平均 6.94 个,每个标记的多态性信息量(PIC)为 0.289~0.850,平均为 0.601。其中,每对引物平均检测等位基因 6.94 个,高于国内同类研究的 3.88^[14]和 5.74^[19],而在李新海等^[14]和吴承来等^[19]研究中所用的 SSR 标记分别为 64 个和 112 个,自交系分别为 70 个和 97 个,数量均比本研究多,这说明利用毛细管电泳技术的分辨率更高,能检测到更多的等位基因。前人也揭示了毛细管电泳荧光检测法因具有高通量、高效率、数据精确、检测系统灵敏等优点而优于传统的变性 PAGE 银染检测法^[22]。

分子标记数据也准确揭示和验证了自交系间的亲缘关系,特别是杂交种的二环选系与其亲本自交系的遗传关系,同时将系谱来源不明或血缘不清的自交系划分到了相应类群中。本研究中,在有具体系谱记载的 50 份玉米自交系中,92%的自交系划分结果与其记载的系谱一致;6%(B467、428 和丹 598)的自交系因含有地方种质或血缘复杂,从系谱记载上不能明确亲缘关系,而在本研究中得到了明确;仅有 2%(J9206)与系谱记载不一致,系谱记载显示其来自 444 $\times$ 丹黄 02,而在本研究中划入 Reid

群,这还需要进一步分析和确认。对于来自不同类群的杂交种二环选系 A814(419 $\times$ 4112)、四-533(8112 $\times$ 416)、GY349(5003 $\times$ 340)等自交系也明确了其所属类群。此外,也确认了 96815-33、承 351、四-144、R5、S8-101、CN1483、复 138 等外引系和杂交种选系的类群归属。

3.2 欧洲 Volga 种质的地位和应用

扩大种质的遗传基础对于提高玉米育种水平具有重要意义。本研究对以吉 V022、吉 V993 为代表的欧洲 Volga 种质进行聚类划分,首次表明其与我国的 Reid 群、兰卡斯特、四平头等主要类群存在距离,并独立成群。该类自交系是 1992 年以地理远缘的欧洲早熟、耐密、脱水快种质(Volga)为选育基础材料,同时注意克服欧洲材料不抗叶斑病、茎腐病等缺点,经多代自交选育而成的适于吉林省早熟生态条件的优良自交系,具有耐密、秆强、脱水快、配合力高等特点,拓宽了东北早熟春玉米区种质基础,成为东北早熟春玉米区骨干系,建立了 Reid 群 $\times$ Volga 和平头群 $\times$ Volga 2 个杂种优势模式,育成吉单 519、吉单 535、吉单 522、吉单 505、吉单 517 等一系列玉米品种并进行了大面积推广应用,其中吉单 519 获得 2011 年吉林省科技进步一等奖,吉单 535、吉单 522、吉单 505、吉单 517 分别获得 2014 年、2013 年、2009 年吉林省科技进步二等奖。

3.3 吉单系列玉米品种的遗传基础

本研究用 49 对 SSR 荧光标记对 59 份吉单系列玉米品种亲本自交系进行分析,结果表明 2000—2009 年应用的玉米自交系可聚类分成 Reid、兰卡斯特、PB、四平头、旅大红骨、Volga 和其他等 7 个类群,涵盖了焦仁海等^[10]分析的 2000—2003 年吉林省生产上主要应用的改良 Reid、旅大红骨、塘四平头、Mo17 亚群、P 群、综合种选系等类群,其中综合种选系属于本研究中的其他群,如综 31 等,而 Volga 类则未体现,这是因为 Volga 类群选育的具有影响力的品种如吉单 519、吉单 535 都是在 2005 年、2006 年审定,同时这类种质也是吉林省农业科学院专有种质,在吉林省其他育种单位未大面积推广应用。对于丹 598 类种质,本研究中不能将其聚类到其他类群中,而仅有 956-34 与其具有较近的遗传距离,这与其遗传基础较为复杂有关。陈刚等^[29]研究表明,丹 598 具有 8 个自交系的遗传因子,其中 OH43、丹 340、丹黄 11 中长 1a、哈 24、PEA、黄早四等各占 9.375%,丹黄 02 占 18.75%,丹黄 18 占 25%。前人利用分子标记技术也表明丹 598 聚类结

果不尽相同,可划分到旅大红骨、兰卡斯特、PB 群、四平头等类群中^[25,30-32]。这 7 个类群也涵盖了刘志斋等^[25]对我国玉米自交系类群的划分(兰卡斯特、旅大红骨、塘四平头、瑞德与 P 群)。Reid 类群也被细分为 BSSS 与 PA^[14,17],然而有研究证明这 2 个类群之间的遗传关系较近^[13],所以本研究中将 BSSS 与 PA 合并为 Reid 群。

杂种优势群的鉴定与杂种优势模式原理对选育新型自交系或杂交组合具有重要指导意义^[14]。本研究表明,2000—2009 年吉单系列玉米品种主要应用 Reid 群、兰卡斯特、四平头、PB 和 Volga 这 5 类种质,主要应用的杂种优势模式有 Reid 群×四平头群、兰卡斯特群×四平头群、Reid 群×Volga 群、兰卡斯特群×PB 群、Reid 群×兰卡斯特群和 Reid 群×PB 群,尤其以 Reid 群×四平头群、兰卡斯特群×四平头群和 Reid 群×Volga 群这 3 种杂种模式占优势。兰卡斯特群×四平头群是吉林省较有生命力的杂种优势模式,该模式自 1984 年就在吉林省生产上应用,这与东北地区易于高发玉米丝黑穗病有关,兰卡斯特类群种质对丝黑穗病具有较强的抗性^[33]。其代表品种主要有吉单 180、四单 19、吉单 27 等,2002 年选育的吉单 27 自 2005 年起连续 11 年成为农业部主导品种,2007 年获得吉林省科技进步一等奖。Reid 群×Volga 群则是吉单系列品种的独特杂种优势模式,培育的吉单 519、吉单 535、吉单 522、吉单 505 等在生产上得到了大面积推广应用。

3.4 今后的育种策略

随着先玉 335 的大面积推广,吉林省玉米育种面临着前所未有的竞争压力,大量应用美国等外来玉米种质,放弃了国内种质的改良和利用,导致育出的修饰性、模仿性品种多,低水平重复的多,有突破性的原始创新品种少,遗传基础更加脆弱。本研究立足于 2000—2009 年吉单系列品种的亲本自交系,既是对“十五”、“十一五”期间吉林省农业科学院育种材料遗传基础的总结,也是今后育种的材料基础。Reid 群、兰卡斯特、四平头、PB、Volga、旅大红骨等类群种质经过几十年的改良,融合了配合力高、抗病、适应性强等优良基因,如四平头群是我国特有种质,一般配合力较高,叶片窄短上冲,株型半紧凑,灌浆速度快,花粉量大,散粉集中,硬粒,结实性好,综合抗病性好。因此,以这些种质为基础,以本土化的杂种优势模式为核心,以今后我国玉米生产发展方向为目标,充分融合早熟、脱水快、耐密植、适应机械化等外来种质,从而实现种质改良和创新是今后的

育种策略。

4 结 论

2000—2009 年吉单系列玉米品种具有较丰富的遗传多样性。65 份自交系可划分为 Reid 群、兰卡斯特、四平头、PB、Volga、旅大红骨和其他等 7 个类群,其中以 Reid 群、兰卡斯特、四平头、PB 和 Volga 这 5 个类群为主。主要应用的杂种优势模式有 Reid 群×四平头群、兰卡斯特群×四平头群、Reid 群×Volga 群、兰卡斯特群×PB 群、Reid 群×兰卡斯特群和 Reid 群×PB 群等 6 种,尤其以 Reid 群×四平头群、兰卡斯特群×四平头群和 Reid 群×Volga 群这 3 种杂种模式占优势。在涵盖我国主要玉米类群的基础上,确定了以吉 V022、吉 V993 为代表的欧洲 Volag 种质这一独特类群,与我国的 Reid 群、兰卡斯特、四平头等类群存在距离,建立了 Reid 群×Volga 和四平头群×Volga 2 个新的杂种优势模式。

[参考文献]

- [1] 张亚辉,陈亚芹,王迎春,等. 先玉 335 对吉林省玉米产业发展的机遇与挑战 [J]. 玉米科学,2014,22(2):66-69.
Zhang Y H, Chen Y Q, Wang Y C, et al. Impact of Xianyu 335 on corn industrial development in Jilin province [J]. Journal of Maize Sciences, 2014, 22(2): 66-69.
- [2] 吴晋源,侯有良,卢保红,等. 先玉 335 应用对我国玉米技术的影响 [J]. 山西农业科学,2013,41(3):304-306.
Wu J Y, Hou Y L, Lu B H, et al. Effect of Xianyu 335 application on maize industrial technology system in China [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2013, 41(3): 304-306.
- [3] Mikel M A. Availability and analysis of proprietary dent corn inbred lines with expired US plant variety protection [J]. Crop Sci, 2006, 46: 2555-2560.
- [4] Mikel M A. Genetic composition of contemporary US commercial dent corn germplasm [J]. Crop Sci, 2011, 51: 592-599.
- [5] 吴景锋. 我国主要玉米杂交种种质基础评述 [J]. 中国农业科学, 1983, 16(2): 1-8.
Wu J F. A review on the germplasm bases of the main corn [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1983, 16(2): 1-8.
- [6] 曾三省. 中国玉米杂交种的种质基础 [J]. 中国农业科学, 1990, 23(4): 1-9.
Zeng S S. The maize germplasm base of hybrids in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1990, 23(4): 1-9.
- [7] 王懿波,王振华,陆利行,等. 中国玉米种质基础、杂种优势群划分与杂优模式研究 [J]. 玉米科学, 1998, 6(1): 9-13, 28.
Wang Y B, Wang Z H, Lu L X, et al. Studies on maize germplasm base, division of heterosis groups and utilizing models of heterosis in China [J]. Maize Science, 1998, 6(1): 9-13, 28.
- [8] 郭海鳌,王玉杰,盖儒学,等. 吉林省玉米种质类群分析及其扩

- 增与改良 [J]. 作物杂志, 1998(增刊): 55-59.
- Guo H A, Wang Y J, Gai R X, et al. Analysis and improvement on maize germplasm base in Jilin province [J]. Crops, 1998 (Sup): 55-59.
- [9] 焦仁海, 李凤任, 孙发明, 等. 吉林省主要玉米杂交种系谱分析 [J]. 吉林农业科学, 1999, 24(1): 32-35.
- Jiao R H, Li F R, Sun F M, et al. Analysis of main maize varieties pedigree in Jilin province [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 1999, 24(1): 32-35.
- [10] 焦仁海, 王绍萍, 孙发明, 等. 吉林省玉米种质基础的分析与归纳 [J]. 玉米科学, 2006, 14(1): 21-25.
- Jiao R H, Wang S P, Sun F M, et al. Analysis and induction on maize germplasm base in Jilin province [J]. Journal of Maize Sciences, 2006, 14(1): 21-25.
- [11] 王 敏, 张洪伟, 岳尧海, 等. 近二十年吉林省玉米种质基础及杂优模式浅析 [J]. 吉林农业科学, 2012, 37(1): 27-31.
- Wang M, Zhang H W, Yue R H, et al. Analysis of germplasm basis and heterosis model of maize of Jilin Province in the past twenty years [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2012, 37(1): 27-31.
- [12] Smith J S C, Chin E C L, Shu H, et al. An evaluation of the utility of SSR loci as molecular markers in maize (*Zea mays* L.): Comparisons with data from RFLPs and pedigree [J]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 163-173.
- [13] 袁力行, 傅骏骅, 张世煌, 等. 利用 RFLP 和 SSR 标记划分玉米自交系杂种优势群的研究 [J]. 作物学报, 2001, 27(2): 149-156.
- Yuan L X, Fu J H, Zhang S H, et al. Heterotic grouping of maize inbred lines using RFLP and SSR markers [J]. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(2): 149-156.
- [14] 李新海, 袁力行, 李晓辉, 等. 利用 SSR 标记划分 70 份我国玉米自交系的杂种优势群 [J]. 中国农业科学, 2003, 36(6): 622-627.
- Li X H, Yuan L X, Li X H, et al. Heterotic grouping of 70 maize inbred lines by SSR markers [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(6): 622-627.
- [15] Smith J S C, Duvick D N, Smith O S, et al. Changes in pedigree backgrounds of pioneer brand maize hybrids widely grown from 1930 to 1999 [J]. Crop Sci, 2004, 44: 1935-1946.
- [16] Nelson P T, Coles N D, Holland J B, et al. Molecular characterization of maize inbreds with expired U S plant variety protection [J]. Crop Sci, 2008, 48: 1673-1685.
- [17] Xie C X, Warburton M, Li M S, et al. An analysis of population structure and linkage disequilibrium using multilocus data in 187 maize inbred lines [J]. Mol Breed, 2008, 21: 407-418.
- [18] Lu Y, Yan J, Guimaraes C, et al. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms [J]. Theor Appl Genet, 2009, 120: 93-115.
- [19] 吴承来, 张倩倩, 董炳雪, 等. 我国部分玉米自交系遗传关系和遗传结构解析 [J]. 作物学报, 2010, 36(11): 1820-1831.
- Wu C L, Zhang Q Q, Dong B X, et al. Analysis of genetic structure and genetic relationships of partial maize inbred lines in China [J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(11): 1820-1831.
- [20] Lu H, Bernardo R. Molecular marker diversity among current and historical maize inbreds [J]. Theor Appl Genet, 2001, 103: 613-617.
- [21] Li Y, Du J, Wang T, et al. Genetic diversity and relationships among Chinese maize inbred lines revealed by SSR markers [J]. Maydica, 2002, 47: 93-101.
- [22] 易红梅, 王风格, 赵久然, 等. 玉米品种 SSR 标记毛细管电泳荧光检测法与变 cPAGE 银染检测法的比较研究 [J]. 华北农学报, 2006, 21(5): 64-67.
- Yi H M, Wang F G, Zhao J R, et al. Comparison of two maize SSR detection methods: Capillary electrophoresis with fluorescence detection method and denaturing PAGE silver staining detection method [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2006, 21(5): 64-67.
- [23] 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.
- Liu X X, Xie C X, Zhao Q, et al. Establishment of fluorescent SSR technique on detecting allelic frequency in maize (*Zea mays* L.) populations with bulk sampling strategy [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(12): 3991-3998.
- [24] 雍洪军, 张世煌, 张德贵, 等. 利用 SSR 荧光标记分析 90 个糯玉米地方品种的遗传多样性 [J]. 玉米科学, 2009, 17(1): 6-12.
- Yong H J, Zhang S H, Zhang D G, et al. Analysis of genetic diversity among 90 waxy corn landraces using fluorescent SSR markers [J]. Journal of Maize Sciences, 2009, 17(1): 6-12.
- [25] 刘志斋, 吴 迅, 刘海利, 等. 基于 40 个核心 SSR 标记揭示的 820 份中国玉米重要自交系的遗传多样性与群体结构 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(11): 2107-2138.
- Liu Z Z, Wu X, Liu H L, et al. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize inbred lines revealed by 40 core simple sequence repeats (SSRs) [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(11): 2107-2138.
- [26] Saghai-Maroo M A, Soliman K M, Jorgenson R, et al. Ribosomal DNA spacer length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics [J]. Proceedings of the National Academy of Science of the USA, 1984, 81: 8014-8018.
- [27] Liu K J, Muse S V. PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis [J]. Bioinformatics, 2005, 21(9): 2128-2129.
- [28] Kumar S, Tamura K, Nei M. MEGA3: An integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment [J]. Brief Bioinform, 2004, 5: 150-163.

- ronmental conditions on corn as detected by hyperspectral reflectance [J]. Remote Sensing of Environment, 2002, 80: 213-224.
- [9] 易秋香, 黄敬峰, 王秀珍, 等. 玉米全氮含量高光谱遥感估算模型研究 [J]. 农业工程学报, 2006, 22(9): 138-143.
Yi Q X, Huang J F, Wang X Z, et al. Hyperspectral remote sensing estimation models for nitrogen contents of maize [J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(9): 138-143.
- [10] 金 梁, 胡克林, 田明明, 等. 小麦氮素积累动态的高光谱监测 [J]. 中国农业科学, 2008, 41(7): 1937-1946.
Jin L, Hu K L, Tian M M, et al. Monitoring plant nitrogen accumulation dynamics with hyperspectral remote sensing in wheat [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(7): 1937-1946.
- [11] 唐延林, 黄敬峰. 农业高光谱遥感研究的现状与发展趋势 [J]. 遥感技术与应用, 2001, 16(4): 248-251.
Tang Y L, Huang J F. Study on hyperspectral remote sensing in agriculture [J]. Remote Sensing Technology and Application, 2001, 16(4): 248-251.
- [12] 杨海清, 姚建松, 何 勇. 基于反射光谱技术的植物叶片 SPAD 值预测建模方法研究 [J]. 光谱学与光谱分析, 2009, 29(6): 1607-1610.
Yang H Q, Yao J S, He Y. SPAD prediction of leave based on reflection spectroscopy [J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2009, 29(6): 1607-1610.
- [13] 朱西存, 赵庚星, 姜远茂, 等. 基于高光谱红边参数的不同物候期苹果叶片的 SPAD 值估测 [J]. 红外, 2011, 32(12): 31-38.
Zhu X C, Zhao G X, Jiang Y M, et al. Estimation of SPAD value of apple leaf in different phenophase based on hyperspectral red edge parameters [J]. Infrared, 2011, 32(12): 31-38.
- [14] 李敏夏, 张林森, 李丙智, 等. 苹果叶片高光谱特性与叶绿素含量和 SPAD 值的关系 [J]. 西北林学院学报, 2010, 25(2): 35-39.
- Li M X, Zhang L S, Li B Z, et al. Relationship between spectral reflectance feature and their chlorophyll concentrations and SPAD value of apple leaves [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2010, 25(2): 35-39.
- [15] 裴正军, 宋海燕, 何 勇, 等. 应用 SPAD 和光谱技术研究油菜生长期间的氮素变化规律 [J]. 农业工程学报, 2007, 23(7): 150-154.
Qiu Z J, Song H Y, He Y, et al. Variation rules of the nitrogen content of the oilseed rape at growth stage using SPAD and visible-NIR [J]. Transactions of the CSAE, 2007, 23(7): 150-154.
- [16] 陈志强, 王 磊, 白由路, 等. 整个生育期玉米叶片 SPAD 高光谱预测模型研究 [J]. 光谱学与光谱分析, 2013, 33(10): 2838-2842.
Chen Z Q, Wang L, Bai Y L, et al. Hyperspectral prediction model for maize leaf SPAD in the whole growth period [J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2013, 33(10): 2838-2842.
- [17] Miller J R, Hare E W, Wu J. Quantitative characterization of the vegetation red edge reflectance: An inverted-Gaussian reflectance model [J]. International Journal of Remote Sensing, 1990, 11(10): 1755-1773.
- [18] Anderson G L, Hanson J D, Hass R H. Evaluating landsat thematic mapper derived vegetation indices for estimating above-ground biomass on semisrid rangelands [J]. Remote Sensing of Environment, 1993, 45(2): 165-175.
- [19] Richardson A J, Wiegand C L. Distinguishing vegetation from soil background information [J]. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 1977(43): 1541-1552.
- [20] 周丽丽, 冯汉宇, 阎忠敏, 等. 玉米叶片氮含量的高光谱估算及其品种差异 [J]. 农业工程学报, 2010, 26(8): 195-199.
Zhou L L, Feng H Y, Yan Z M, et al. Hyperspectral diagnosis of leaf N concentration of maize and variety difference [J]. Transactions of the CSAE, 2010, 26(8): 195-199.

(上接第 36 页)

- [29] 陈 刚, 王孝杰, 孙 义, 等. 多抗、高配合力玉米自交系丹 598 的选育技术研究 [J]. 玉米科学, 2003, 11(4): 34-38.
Chen G, Wang X J, Sun Y, et al. Breeding and application on the multiple resistances, high combining ability inbred line of maize Dan598 [J]. Journal of Maize Sciences, 2003, 11(4): 34-38.
- [30] 黎 裕, 王天宇. 我国玉米育种种质基础与骨干亲本的形成 [J]. 玉米科学, 2010, 18(5): 1-8.
Li Y, Wang T Y. Germplasm base of maize breeding in China and formation of foundation parents [J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(5): 1-8.
- [31] 肖木辑, 李明顺, 李新海, 等. 东北地区主要玉米自交系的 SSR 遗传多样性分析 [J]. 华北农学报, 2006, 21(增刊): 23-27.
Xiao M J, Li M S, Li X H, et al. Genetic diversity of maize inbred lines revealed by SSR in northeast provinces [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2006, 21(Sup): 23-27.
- [32] 吴金凤, 宋 伟, 王 蕊, 等. 利用 SNP 标记对 51 份玉米自交系进行类群划分 [J]. 玉米科学, 2014, 22(5): 29-34.
Wu J F, Song W, Wang X, et al. Heterotic grouping of 51 maize inbred lines by SNP markers [J]. Journal of Maize Sciences, 2014, 22(5): 29-34.
- [33] 王振华, 李新海, 鄂文弟, 等. 玉米抗丝黑穗病种质鉴定及遗传研究 [J]. 东北农业大学学报, 2004, 35(3): 261-267.
Wang Z H, Li X H, E W D, et al. Germplasm identification and genetics study of resistance to head smut in maize [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2004, 35(3): 261-267.