

玉米抗腐霉茎腐病种质标记基因型鉴定与遗传多样性分析

杨 洋^{1,2}, 郭 成³, 孙素丽¹, 陈国康², 朱振东¹, 王晓鸣¹, 段灿星¹

(¹ 中国农业科学院作物科学研究所 / 国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081;

² 西南大学植物保护学院, 重庆 400715; ³ 甘肃省农业科学院植物保护研究所, 兰州 730070)

摘要: 腐霉茎腐病 (*Pythium stalk rot*) 是玉米生产上的重要病害。本研究利用 14 个与 8 个抗玉米茎腐病基因连锁的分子标记对 196 份抗腐霉茎腐病玉米种质进行抗病标记基因型鉴定, 并采用 42 对多态性 SSR 标记对 54 份抗病自交系进行遗传多样性分析, 以期阐明玉米抗腐霉茎腐病种质的标记基因型和遗传背景, 并为资源的有效利用、新基因的挖掘和杂种优势模式确定提供参考信息。14 个与抗病基因连锁的分子标记将 196 份抗性种质鉴定为 128 种标记基因型, 表明存在多样的抗性基因组合方式。191 份种质获得与齐 319、X178 或 1145 中一个或多个的相同的扩增, 表明 97.45% 种质可能含有与 3 个抗玉米茎腐病材料相同的抗病基因; 粤 61、郑 653、赤 L136、白 53 和 18-14 共 5 份种质均未扩增出与齐 319、X178 和 1145 相同的标记基因型, 可能携带其他抗茎腐病基因; 遗传背景相近的抗性种质分属不同的标记基因型, 表明抗病种质携带的抗病基因可能在育种选择中发生了分离。42 对多态性 SSR 引物在 54 份抗病材料中共检测出 119 个等位基因 (N_a), 多态位点百分率 (PPB) 为 99.17%, 平均有效等位基因数 (N_e) 为 1.7070, 平均 Nei's 基因多样性 (H) 为 0.3999, 平均 Shannon's 信息指数 (I) 为 0.5844, 平均多态信息含量 (PIC) 为 0.5527, 变幅为 0.2061~0.7844; 通过 UPGMA 聚类分析, 54 份抗病材料被划分为 2 个类群, 共 6 个亚群中, 分别是旅大红骨亚群、BSSS 亚群、塘四平头亚群、PA 亚群、PB 亚群、Lan 亚群, 表现出较高的遗传多样性。结果表明, 我国 6 个杂种优势群中均含有较为丰富的抗腐霉茎腐病种质资源, 其中 PA 亚群包含的抗病种质最多。

关键词: 玉米; 腐霉茎腐病; 分子标记; 抗病标记基因型; 遗传多样性

Marker-Assisted Identification and Genetic Diversity Analysis of Maize Germplasm Resources with Resistance to *Pythium* Stalk Rot

YANG Yang^{1,2}, GUO Cheng³, SUN Su-li¹, CHEN Guo-kang²,

ZHU Zhen-dong¹, WANG Xiao-ming¹, DUAN Can-xing¹

(¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081; ² College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715;

³ Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070)

Abstract: *Pythium* stalk rot is a serious disease that threatens the maize production. Exploration of the resistance maize germplasm resources to this disease will benefit for noval genes mining and the determination of heterosis patterns. Within this study, fourteen molecular markers linked to eight stalk rot resistance genes were used for genotyping 196 resistant maize germplasm accessions. Moreover, 42 polymorphic SSR makers were adopted in genetic diversity analysis of 54 selected resistant maize lines. A total of 128 resistance marker

收稿日期: 2019-02-28 修回日期: 2019-03-28 网络出版日期: 2019-04-16

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190228001>

第一作者研究方向为玉米抗病鉴定与抗性基因发掘, E-mail: 1324746330@qq.com

通信作者: 段灿星, 主要从事玉米种质资源抗病研究, E-mail: duancanxing@caas.cn

基金项目: 国家重点研发计划 (2016YFD0100103); 作物种质资源保护子项 (2018NWB036-12); 中国农业科学院科技创新工程

Foundation project: The National Key Research and Development Program of China (2016YFD0100103), The Program of Protection of Crop Germplasm Resources (2018NWB036-12), The Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences

genotypes were identified with the eight functional markers. Out of 196 accessions, 191 exhibited one or more of fragments being identical with these of Qi319, X178 or 1145. No fragments were detected in five germplasm accessions (Yue61, Zheng653, Chi L136, Bai53, and 18--14), suggesting that these five germplasm might harbor other maize stalk rot resistance gene(s). By deployment of 42 SSR primers, 119 alleles were amplified in 54 selected lines, with polymorphic site percentage(PPB) of 99.17%. The average number of alleles(N_a), effective number of alleles(N_e), Nei's gene diversity(H), and Shannon's information index(I) were 2.86, 1.7070, 0.3999, and 0.5884, respectively. The value of polymorphism information content(PIC) for each marker varied from 0.2061 to 0.7844, with an average of 0.5527. The UPGMA analysis classified 54 inbred lines into 2 groups and 6 subgroups with relatively high genetic diversity, including Lüda red cob(LRC), BSSS, Tang si ping tou(TSPT), PA, PB and Lancaster. Taken together, the results revealed variable resources with resistance to stalk rot in six heterosis groups, among which the most resistance germplasms were found in PA subgroup.

Key words: maize; *Pythium* stalk rot; molecular marker; resistance marker genotype; genetic diversity

玉米(*Zea mays* L.)是我国重要的粮食作物之一,在国民经济和农业生产中占有举足轻重的地位^[1-2]。玉米茎腐病是一种世界性的土传病害,不仅造成玉米严重减产,还导致品质显著下降^[3]。引起玉米茎腐病的病原菌种类比较多,已见报道的病原菌种类有 20 余种,我国茎腐病的病原主要为肿囊腐霉(*Pythium inflatum*)、禾生腐霉(*Pythium graminicola*)和禾谷镰孢(*Fusarium graminearum*)^[4-5],而国外多报道由拟轮枝镰孢(*Fusarium verticillioides*)、禾谷镰孢和串珠镰刀菌(*Fusarium moniliforme*)引起的茎腐病^[6-7]。

玉米对茎腐病抗性遗传机制较为复杂,包括数量性状和质量性状^[8-10]。对镰孢菌侵染引起的茎腐病抗性遗传和基因定位研究表明,抗性主要由数量性状控制,加性效应和显性效应共同起作用^[11-12],而对腐霉茎腐病抗性遗传研究发现,抗性主要表现为质量性状^[13-14]。目前,已定位并命名的玉米抗腐霉和镰孢茎腐病基因并不多见。前人主要将玉米抗腐霉茎腐病基因定位到 1 号、4 号、10 号染色体上^[15-17],其中 *RpiQI319-1* 和 *RpiX178-1* 位于 1 号染色体,标记 SSRZ33、SSRZ47、bnlg1866 与 *RpiQI319-1* 连锁,SSRZ8、IDP2347 与 *RpiX178-1* 连锁;*Rpi1* 和 *RpiX178-2* 位于 4 号染色体,标记 bnlg1937 与 *Rpi1* 连锁,bnlg1444、umc2041 与 *RpiX178-2* 连锁;*RpiQI319-2* 位于 10 号染色体,标记 umc2069 和 bnlg1716 与其连锁。将镰孢茎腐病基因 QTL-*qRfg2*、QTL-*qRfg3*、*Rfg1*、*Rgsr8.1*、QTL-*qRfg1* 分别定位到玉米 1、3、6、8、10 号染色体上^[18-22],标记 CAPSZ459、SSRZ319、SSRZ256 与 QTL-*qRfg2* 连锁,Ks85 和 STS7-5 与 QTL-*qRfg3* 连锁,mmc0241 和 bnlg3.03 与 *Rfg1* 连锁,SSR-65 和 SNP-

25 与 *Rgsr8.1* 连锁,SSR334 和 SSR58 与 QTL-*qRfg1* 连锁。优异的抗性种质资源是育种家进行品种改良和选育的重要前提,而利用与抗病基因紧密连锁的分子标记跟踪目标基因是选育抗性种质的重要手段^[23]。*Xa4*、*Xa21* 和 *Xa23* 等白叶枯病抗性基因通过 MAS 技术已经在水稻育种中发挥了作用^[24-25];在小麦育种中,抗白粉病基因 *Pm8* 以及与 *Pm8* 基因连锁的 *Yr9*、*Lr26* 和 *Sr36* 等抗条锈病、叶锈病和秆锈病基因被广泛利用^[26]。

近年来,分子标记的发展为玉米自交系的遗传关系研究提供了新的手段,利用适合的 SSR 标记和标准测验种可以有效地将不同来源的自交系划分到相应的种质类群^[27]。袁力行等^[28]利用 66 对 SSR 引物将 29 份自交系划分为四平头、旅大红骨、Lancaster、BSSS 和 PA 5 个类群。卢媛等^[29]利用 29 对 SSR 标记将 87 份糯玉米自交系划分为 4 个类群。刘志斋等^[30]利用 40 对核心 SSR 标记将 820 份自交系划分成 5 个类群,依次为兰卡斯特、旅大红骨、塘四平头、瑞德与 P 群。种质遗传多样性研究是改良自交系和确定杂种优势模式的基础,对提高玉米育种水平和效率具有重要意义^[31]。目前在玉米茎腐病抗性育种中未见有高效的分子标记使用的报道,利用位于抗病基因两侧紧密连锁或共分离的标记,能够明确相关抗病基因在我国玉米品种中的使用情况,为开展玉米抗腐霉茎腐病新基因发掘提供指导。本研究利用 14 个与抗茎腐病基因紧密连锁的分子标记和分布于玉米全基因组的 42 对多态性 SSR 标记对抗腐霉茎腐病种质进行抗病标记基因型鉴定及遗传多样性分析,以期阐明玉米自交系

的抗病基因背景,从分子水平上揭示其亲缘关系,明晰抗茎腐病玉米自交系间的遗传分化程度,为玉米育种家进行种质扩增改良与创新研究提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

抗病标记基因型鉴定种质共 196 份,包括 184 份自交系和 12 份农家种,主要来源于我国 15 个省份(自治区)和 4 个国外地区,在 2006—2014 年的田间抗性评价中均对腐霉茎腐病表现抗病;遗传多样性分析材料共 60 份,包括从此次基因型鉴定种质中选取的 54 份材料和 6 个杂种优势亚群的标准测验种(表 1)^[32]。供试材料均由中国农业科学院作物科学研究所作物种质资源保护与研究中心提供。

表 1 标准测验种的划分

Table 1 Classification of standard test species

杂种优势群 Heterotic group	亚群 Subgroup	标准检测种 Standard test variety
Reid 种质(A) Reid germplasm	BSSS(Iowa 茎秆合成群体, Iowa stiff stalk synthetic) PA(美国现代杂交种中 A 群种 质, Group A in modern American hybrid)	B73 掖 478 Ye 478
非 Reid 种质(B) Non-Reid germplasm	Lan(典型 Lancaster 种质, Typical Lancaster germplasm) PB(美国现代杂交种中 B 群种 质, Group B in modern American hybrid)	Mo17 齐 319 Qi 319
国内种质(D) Domestic germplasm	塘四平头 Tangsipingtou(TSPT) 旅大红骨 Lvda Red Cob(LRC)	黄早四 Huangzaosi 丹 340 Dan 340

1.2 方法

1.2.1 供试材料 DNA 提取 每份材料各取 3~5 粒于温室内种植,待玉米生长至 2 叶期,每份材料随机选取 2~3 个单株叶片混合,利用植物基因组 DNA 提取试剂盒(Tiangen DP305)提取 DNA。利用 Q5000 超微量核酸蛋白测定仪(美国 QUAWELL 公司)检测 DNA 浓度并稀释到 20 ng / μ L,保存在

-20℃下备用。

1.2.2 分子标记筛选 用于抗病标记基因型鉴定的 17 个分子标记分别与 *Rpi1*、*RpiQI319-1*、*RpiQI319-2*、*RpiX178-1*、*RpiX178-2*、*Rfg1* 基因以及 QTL-*qRfg1* 和 QTL-*qRfg2* 连锁(表 2)。从玉米数据库(<http://www.maizegdb.org>)下载覆盖玉米 10 条染色体的 219 对 SSR 引物,筛选出多态性高、扩增稳定且带型清晰的 42 对引物,用于抗性种质的遗传多样性分析^[33]。所有引物均由北京生工生物工程有限公司合成。

1.2.3 PCR 扩增及产物检测 PCR 扩增反应体系为 10 μ L,包括 2 \times Taq PCR MasterMix 4.0 μ L,上下游引物(10 μ mol/ L)各 1.0 μ L,模板 DNA 2.0 μ L, ddH₂O 补足 10 μ L。扩增程序: 94℃预变性 4 min, 94℃变性 1 min, 50~60℃退火 45~60 s, 72℃延伸 1 min, 36 个循环,最后 72℃延伸 10 min, 4℃保存待用。PCR 反应结束后,取 2 μ L PCR 产物采用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳检测,银染,凝胶成像、拍照,统计条带。

1.2.4 标记基因型分析 目前,关于玉米茎腐病的定位大多是在自交系齐 319、X178 和 1145 上进行的,同时这 3 个自交系遗传背景清楚、且抗性良好,所以选择齐 319、X178 和 1145 作为参考自交系。待测材料在 14 个连锁分子标记中扩增出目标条带,记为“+”;未扩增出相应条带,则记为“-”,明晰 196 份待测材料的抗病基因背景。

1.2.5 遗传多样性分析 统计 42 对 SSR 引物的扩增带型,相同迁移率位置上,有带记为“1”,无带记为“0”,缺失记为“9”^[33]。利用 PopGen version 1.32 软件计算群体的观测等位基因数(*Na*, allele number)、有效等位基因数(*Ne*, effective number of allele)、Shannon 信息指数(*I*, Shannon's information index)、遗传距离(genetic distance)、遗传相似系数(genetic similarity coefficient)以及标记位点的多态性信息量(*PIC*, polymorphism information content)。同时利用 NTSYSpc 2.11 软件对 60 份玉米材料进行聚类分析,并绘制聚类图。

2 结果与分析

2.1 抗病标记基因型分析

2.1.1 抗腐霉茎腐病种质的抗病标记基因型 17 个分子标记中 SSRZ33、bn13.03 以及 CAPZ459 扩增效果不好且带型不清晰,未能读取条带。以分子标记 bnlg1866 的扩增结果为例,种质赤 556 和

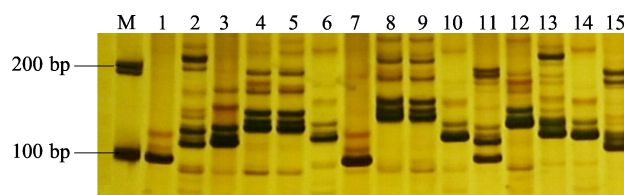
表 2 与 8 个抗病基因连锁的 17 个分子标记引物详细信息

Table 2 Characteristics and sequences of the fourteen markers linked to the eight resistance genes in this study

分子标记 Marker		引物序列 Primer sequence (5'-3')	退火温度 (°C) Anneal.Temp	连锁基因 Linked resistance genes	位置 Location	参考文献 References
bnlg1937	Forward	AATGCTCGGTCCACAGAATC	55	<i>Rpi1</i>	bin4.05	[15]
	Reverse	AACTGGAGCCAAAAGTGGTG				
SSRZ47	Forward	GAGTATTGTTAGGGTTTCGG	50	<i>RpiQI319-1</i>	bin1.05	[16]
	Reverse	GACGGTTGTGGACTTGTG				
SSRZ33	Forward	TATCAATTCCATGTTTCC	55	<i>RpiQI319-1</i>	bin1.04	
	Reverse	GATGCCAAAGCTCATACT				
bnlg1866	Forward	CCCAGCGCATGTCAACTCT	56	<i>RpiQI319-1</i>	bin1.03	
	Reverse	CCCCGGTAATTCAGTGGATA				
umc2069	Forward	ACAACCTCCTCCACGACCAAAC	60	<i>RpiQI319-2</i>	bin10.02	
	Reverse	GTAGAGGTCCCACTTGTTCCTCAAT				
bnlg1716	Forward	AAATAACCAGAACATGCCGC	58	<i>RpiQI319-2</i>	bin10.03	
	Reverse	CGCAACTTTCATCGAGTTGA				
IDP2347	Forward	ACCTTGCACTGCATGTTGG	56	<i>RpiX178-1</i>	bin1.10	[17]
	Reverse	AGTCTTCGAAATTTACCGGG				
SSRZ8	Forward	GCCGTTCTAATCCCATC	55	<i>RpiX178-1</i>	bin1.09	
	Reverse	GTTCCGCCAGTATGTCTCG				
bnlg1444	Forward	AGACGACGAAGCTTTTGCAT	60	<i>RpiX178-2</i>	bin4.08	
	Reverse	GCATGGATGGAGAAAGAGGA				
umc2041	Forward	CTACACAAGCATAGAGGCCTGGAG	58	<i>RpiX178-2</i>	bin4.08	
	Reverse	CAGTACGAGACGATGGAGGACAT				
mmc0241	Forward	TATATCCGTGCATTTACGTTT	52	<i>Rfg1</i>	bin6.05	[18]
	Reverse	CATCGCTTGTCTGTCTGA				
bn13.03	Forward	CGCCAGGGTTTCCAGTCACGAC	56	<i>Rfg1</i>	bin6.04	
	Reverse	AGCGGATAACAATTTACAGGA				
SSR334	Forward	TTCGAGCATGCCAAAGAAGT	58	<i>qRfg1</i>	bin10.03	[19]
	Reverse	GGTGCACACAGACATGGAAT				
SSR58	Forward	GACGCTGCACAATAGGTTCT	58	<i>qRfg1</i>	bin10.03	
	Reverse	TCATATACACCGACGACCTG				
SSRZ319	Forward	CACCTTCTCTTGCTGTAC	56	<i>qRfg2</i>	bin1.09	[20]
	Reverse	CTGCACCTGCTAGTCCTGTC				
CAPZS459	Forward	GCAATCGGAAATTTAGGGAAC	60	<i>qRfg2</i>	bin1.10	
	Reverse	GGATAACTCGCCTGGCATAA				
SSRZ256	Forward	AAGCTGCTGAAGACGAGTTG	60	<i>qRfg2</i>	bin1.09	
	Reverse	GGAGTGCATTGACAGGTGTT				

赤 L5 扩增出与参考自交系齐 319 相同的 100 bp 目标片段;SW-25、丹 3130、1369、赤 98-3 等 12 份种质未扩增出相同目标片段(图 1)。统计其余 14 个分子标记扩增结果,并结合 3 个参考自交系将 196 份抗性种质鉴定为 128 种标记基因型,表明上述种质中具有丰富的抗病基因组合形式(具体见 <http://www.doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190228001> 附表 1)。不同抗性种质扩增 0~6 个标记,其中 32 份、45 份、66 份、31 份、12 份、5 份种质分别扩增出 1~6 个标记,占比分别为 16.3%、23.0%、33.7%、15.8%、6.1% 和 2.6%;5 份种质未扩增出任何标记。从鉴定结果来看,大部分种质扩增出 1~4 个标记,少数扩增出 0 个或 5 个及以上标记。分别有 176 份和 110 份种质扩增出抗腐霉茎腐病和抗镰孢茎腐病基因/QTL 标记基因型,其中 98 份同时扩增出抗腐霉/抗镰孢茎腐病基因/QTL 相同的标记基因型,表明上述种质可能同时含有抗腐霉和镰孢茎腐病基因。其中沈 137 等 12 份材料在与抗病基因 *RpiQI319-2* 紧密连锁的 2 个标记处均获得与目标基因相同的扩增,表明可能携带 *RpiQI319-2* 抗性基因;丹 3130 等 22 份材料在与抗病基因 *RpiX178-1* 紧密连锁的 2 个标记处均具有与参考材料 X178 相同的标记基因型,表明可能携带 *RpiX178-1* 基因;Pob49C2 和粤 52-1 在与抗病基因 *RpiX178-2* 紧密连锁的 2 个标记处均具有与参考材料 X178 相同的标记基因型,表明可能携带 *RpiX178-2* 基因;赤 L5、SW-39 和粤 C14-1 在标记 SSR334 和 SSR58 中均获得与 1145 相同的标记基因型,表明可能含有抗镰孢茎腐病主效 QTL-*qRfg1*;种质粤 61、郑 653、赤 L136、白 53 和 18--14 在 14 个连锁标记处均未获得与目标基因相同的扩增条带,表明可能含有与齐 319、X178、1145 不同的抗病基因或不同的抗病基因组合形式。

2.1.2 连锁标记在玉米种质中获得目标扩增的频率 统计在每个标记中的扩增结果(图 2),标记 umc2069 在 196 份种质中扩增出目标片段最多,占鉴定总数的 44.9%,其次是 bnlg1937 和 IDP2347,分别为 37.2% 和 35.7%,获得最少扩增的是标记 SSRZ256 和 umc2041。8 个抗病基因中,扩增出 *RpiX178-1* 标记基因型的种质数目最多,其次是 *RpiQI319-2* 的标记基因型,分别占鉴定总数的 57.7% 和 55.1%;获得最少扩增的是 *RpiX178-2* 和 *qRfg1* 标记基因型,分别为 10.7% 和 12.8%(图 3)。上述研究表明,与不同抗病基因连锁的分子标记检测结果存在很大差异,与同一抗病基因连锁的分子标记获得的检测结果也存在较大差异。



M: 100 bp DNA ladder; 1: 齐 319; 2~15: SW-25、丹 3130、1369、赤 98-3、赤 541、赤 556、142、赤 552、赤 554、赤 L5、N828、LM50、LM53、3283

M: 100 bp DNA ladder, 1: Qi319, 2~15: SW-25, Dan3130, 1369, Chi98-3, Chi541, Chi 556, 142, Chi 552, Chi 554, Chi L5, N828, LM50, LM53, 3283

图 1 *RpiQI319-1* 基因连锁标记 bnlgl866 在玉米种质中的扩增结果

Fig.1 PCR products from maize germplasm resources with the marker bnlgl866 closely linked to *RpiQI319-1*

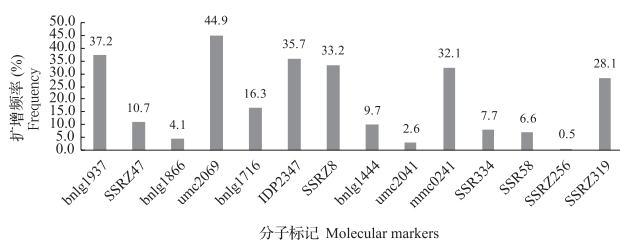


图 2 14 个分子标记在 196 份玉米种质中获得目标扩增的频率

Fig.2 Frequency of target amplification in 196 maize germplasm using fourteen molecular markers

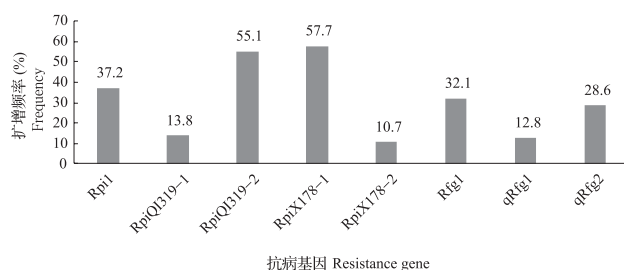


图 3 196 份玉米种质含有目标基因的频率

Fig.3 Frequency of target genes in 196 maize germplasm

2.2 抗性种质的遗传多样性分析

2.2.1 42 对 SSR 引物特征和多态性分析 42 对多态性 SSR 引物在 60 份材料中共检测出 119 个等位基因(N_a),多态位点百分率(PPB)为 99.17%,扩增片段长度为 70~250 bp,每对引物检测到的等位基因变异范围为 2~6 个,平均等位基因数(N_a)为 2.86 个,平均有效等位基因数(N_e)为 1.7070,平均 Nei's 基因多样性(H)为 0.3999,平均 Shannon's 信息指数(I)为 0.5844。多态信息含量(PIC)变幅为 0.2061~0.7844,平均为 0.5527, $PIC > 0.50$ 是高度多态位点,共有 25 个标记,其中 phi096 位点的 PIC

值最高,其余 17 个位点为中度多态位点 ($0.25 < PIC < 0.50$),umc1143 位点的 PIC 值最低(表 3)。综

结果说明这 42 对 SSR 标记多态性较高,能较好地满足遗传多样性分析需求。

表 3 42 对 SSR 引物在 60 份玉米材料中的多态性

Table 3 Polymorphic analysis of 42 SSR primers in 60 maize lines

SSR 位点 SSR Locus	位置 Bin	多态信息含量 PIC	等位基因数 No.of alleles	SSR 位点 SSR Locus	位置 Bin	多态信息含量 PIC	等位基因数 No.of alleles
bnlg1014	1.01	0.7160	4	umc2327	6.02	0.6627	3
bnlg1866	1.03	0.7034	5	phi328175	6.05	0.5864	3
umc1169	1.04	0.5963	3	umc1974	6.07	0.6074	3
bnlg1057	1.06	0.4297	2	umc1309	7.01	0.6619	3
phi308707	1.10	0.4767	3	umc2356	7.02	0.5518	3
bnlg1297	2.02	0.6655	3	umc1069	7.03	0.6973	5
umc2079	2.04	0.4848	2	umc1957	7.04	0.4995	2
umc1635	2.05	0.6448	4	umc1867	8.02	0.6466	3
umc2049	3.01	0.4787	2	umc1636	8.05	0.6203	3
umc1908	3.04	0.6416	3	umc1078	8.06	0.6585	3
umc1501	3.05	0.4961	2	umc2344	8.08	0.5649	3
bnlg1160	3.06	0.6244	3	umc1982	9.00	0.4604	2
umc1404	3.07	0.3709	2	umc2034	9.01	0.3922	2
umc1346	3.09	0.6253	3	bnlg1074	9.02	0.3750	2
umc1999	4.03	0.6118	3	umc1272	9.04	0.4904	2
umc1264	4.04	0.3911	2	umc1344	9.06	0.3200	2
umc2305	4.05	0.4481	2	phi096	9.08	0.7844	6
umc1143	4.08	0.2061	2	phi092	10.02	0.6339	3
umc1114	4.09	0.4994	2	umc2295	10.04	0.4911	2
phi299852	5.03	0.5478	3	umc1083	10.05	0.6480	3
umc2160	6.00	0.6027	3	umc1936	10.07	0.6006	3

2.2.2 抗性材料的遗传多样性 根据 PopGene 32 的分析结果,60 份玉米材料共获得 1770 个遗传相似系数,主要在 0.39~0.97 之间,平均为 0.5895。其中材料 T406 与 T409 之间的遗传相似系数最高,为 0.9664,其次是丹 340 与 SW-39、SW-25 之间遗传相似系数分别为 0.9496 和 0.9412,08113 与 T409 之间遗传相似系数最低,为 0.3950。仅 0.62% 材料间的遗传相似系数高于 0.8,表明上述材料的遗传背景差异较小;98.08% 的材料之间遗传相似系数低于 0.75,说明本研究供试材料间遗传基础较丰富,适于进行遗传多样性分析。

通过 UPGMA 方法,根据遗传相似系数对 60

份玉米材料进行聚类分析,并绘制聚类图(图 4)。当遗传相似系数为 0.550 时,60 份材料被划分为两大类群,第 I 大类群是以丹 340 为代表的旅大红骨亚群,共包含 5 份材料。当遗传相似系数为 0.600 时,进一步将第 II 大类群划分为 5 个亚群。II-1 包含 10 份材料,是以 B73 为代表的 BSSS 亚群;亚群 II-2 共 6 份,是以黄早四为代表的塘四平头亚群;亚群 II-3,共 22 份,是以掖 478 为代表的 PA 亚群;亚群 II-4 包括 9 份材料,是以齐 319 为代表的 PB 亚群;亚群 II-5 是以 Mo17 为代表的 Lan 亚群,总共包含 8 份材料。表明我国 6 个杂种优势群中均含有丰富的抗腐霉茎腐病种质资源,其中 PA 亚群包含的抗

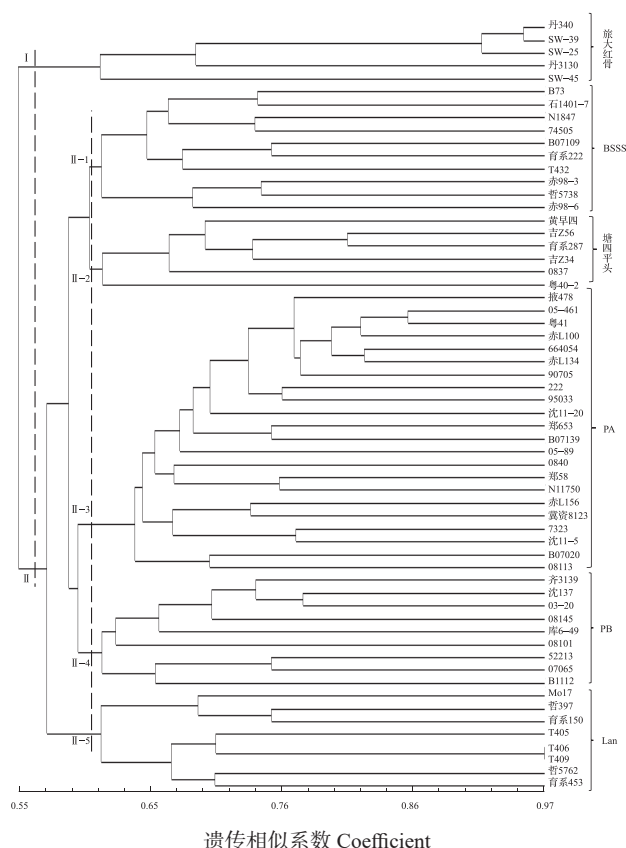


图4 基于 SSR 标记的抗茎腐病玉米材料的聚类与分群
Fig.4 Dendrogram of maize lines with resistance to stalk rot clustered by UPGMA based on SSR markers

病种质最多,可以为玉米抗腐霉茎腐病品种的改良和利用提供理论依据。其中聚到旅大红骨亚群的 5 份材料和其他亚群材料之间的遗传相似系数较小,而这些材料中分别有 3 份、2 份、3 份扩增出与齐 319、X178、1145 相关抗病基因的连锁标记,表明其抗性基因的组成形式具有丰富的多样性,且可能存在与其他亚群不同的抗源。聚到 PB 亚群的 8 份材料中有 3 份材料未扩增出与齐 319 相关抗病基因的连锁标记,却同时扩增出与 X178 和 1145 相关抗病基因的连锁标记,表明相近遗传背景的抗性种质分属不同的标记基因型,表明抗病种质携带的抗茎腐病基因可能在育种选择中发生了分离。来自山西的 4 份材料被划分到了 3 个亚群,来自黑龙江的 5 份材料被划分到了 4 个亚群,来自河南的 3 份材料则被划分到了 3 个亚群,表明同一地理来源的不同种质分属不同的亚群,遗传背景差异较大,遗传多样性丰富。

3 讨论

目前已经在玉米上定位了很多其他抗病基因,如 *Rpp1*、*Rpp10*、*RppQ*、*RppS* 等抗南方锈病基因以及 *Ht2*、*Ht3* 等抗大斑病基因^[34],但有关

抗腐霉茎腐病基因的定位和克隆研究却很少见,对茎腐病抗性基因的定位也大多针对镰孢茎腐病。因此,为了更好地对 196 份抗性种质的抗病基因背景进行阐述,本研究在选择分子标记的时候不仅选取与抗腐霉茎腐病基因连锁的标记,同时将抗镰孢茎腐病基因/QTL 的连锁标记也纳入其中。有 98 份种质同时扩增出与抗腐霉、抗镰孢茎腐病基因、QTL 相同的标记基因型,表明上述种质可能同时含有抗腐霉和镰孢茎腐病基因,这一结果与王金萍等^[35]抗茎腐病分子标记在 159 份玉米自交系中的验证及实用性评价中的结论一致,同时也与段灿星等^[36]在玉米种质和新品种对腐霉茎腐病和镰孢穗腐病的抗性分析得出的结果符合,部分玉米种质对腐霉茎腐病和镰孢茎腐病具有兼性抗性。粤 61、郑 653、赤 L136、白 53 和 18-14 这 5 份种质未扩增出与参考材料相同的标记基因型,表明可能含有与齐 319、X178、1145 不同的抗病基因或不同的抗病基因组合形式,可以进一步作为挖掘和定位新的抗性基因的材料。种质赤 L100、1244、B1448、Ly114、05-1111、育系 222、粤 41、25-4 扩增出 5 个抗病基因/QTL 的标记基因型,表明这 8 份种质可能同时含有齐 319、X178 和 1145 的抗性基因,携带的抗性基因良好。上述种质若在田间表现为多抗、多产、高配合力且具有优良的农艺性状,可以作为良好的育种材料加以利用。本研究所用的 196 份玉米材料通过土埋伤根法接种腐霉菌,经调查抗性评价等级均为 1,不满足将基因型和表型值两者进行相关性分析的表型值要求,所以暂时未能进行关联分析。在以后的研究中会加入抗病等级不同的材料,扩大表型值的范围使其符合正态分布,然后结合基因型数据进行关联分析,挖掘能够应用于分子育种的抗性基因。

分子标记辅助选择的效率很大程度上依赖标记与目标基因的连锁程度,选择标记与目的基因连锁越紧密辅助选择结果越可靠^[37-38]。196 份种质中,在标记 umc2069 中扩增出目标片段的种质最多,共 88 份,其与抗性基因 *RpiQ1319-2* 的遗传距离为 3.6 cM;有 5 份种质在 umc2041 位点处获得扩增,该标记与抗性基因 *RpiX178-2* 的遗传距离为 1.5 cM;仅 1 份种质在 SSR2256 位点处获得扩增,却有 55 份种质在标记 SSRZ319 处获得目标扩增,两者均为 QTL-*qRfg2* 的连锁标记。上述研究表明,与不同抗病基因连锁的分子标记检测结果存在很大差异,且与同一抗病基因连锁的分子标记获得的检测结果

也存在较大差异,这是由于连锁标记与目标基因还存在一定的距离且各不相同,故导致检测结果与真实情况可能存在一定的偏差,但分子检测技术不失为一种有效的检测手段^[39]。当分子标记与目标基因的遗传距离小于 5.0 cM,有利于提高检测的可靠性^[40],而本研究选取的 14 个分子标记与目标基因的遗传距离均小于 5.0 cM,所以可靠性较高。

玉米种质是玉米育种家赖以进行育种研究的基础,但是玉米种质贫乏和生产用种质遗传基础狭窄一直是制约我国玉米育种取得突破性进展的瓶颈^[41]。研究现有种质资源的遗传多样性,对正确认识我国玉米种质基础,合理划分杂种优势群,提高育种效率具有重要意义^[42]。根据中国玉米的育种基础材料,杂种优势群又细分为 6 个亚群。本研究利用 42 对多态性 SSR 标记,将 54 份抗性材料聚到了 6 个亚群中,涵盖了玉米杂种优势的所有 6 个亚群,说明上述材料具有丰富的遗传变异,能为杂种优势模式的建立提供重要的参考信息。共 21 份 (38.9%) 的抗性材料被划分到 PA 亚群,这与本研究的材料来源有很大的关系,其中大部分来自于内蒙古。本研究聚类得到的结果与前人研究结果基本一致,但也存在一定的差异。如陈文娟等^[33]将丹 3130 划分到旅大红骨亚群,与本研究结果一致,而刘志斋等^[30]将丹 3130 划分到 PB 亚群中,与本研究结果不一致。本试验 42 个 SSR 标记所检测到平均多态性信息量 (PIC) 为 0.5527,高于刘俊等^[43]所报道的 26 对 SSR 引物在 76 份玉米自交系材料中检测到平均 PIC (0.45),低于赵文明等^[44]所报道的 60 个 SSR 引物在 68 份糯玉米自交系中检测到平均 PIC (0.7144),与肖木辑等^[45]采用 70 对 SSR 引物在 37 份玉米自交系中检测到平均 PIC (0.564) 相近,出现上述差异的原因与所选取引物的类型、数量以及所分析的试验材料多少有关^[46]。

参考文献

- [1] 段灿星,江凯,秦子惠,孙素丽,宋风景,王晓鸣. 玉米抗南方锈病种质标记基因型鉴定与遗传多样性分析. 植物保护学报, 2015, 42(6): 899-907
Duan C X, Jiang K, Qin Z H, Sun S L, Song F J, Wang X M. Identification of resistance marker genotype and genetic diversity analysis of maize germplasm with resistance to Southern corn rust. Journal of Plant Protection, 2015, 42(6): 899-907
- [2] 段灿星,王晓鸣,宋风景,孙素丽,周丹妮,朱振东. 玉米抗穗腐病研究进展. 中国农业科学, 2015, 48(11): 2152-2164
Duan C X, Wang X M, Song F J, Sun S L, Zhou D N, Zhu Z D. Advances in research on maize resistance to ear rot. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(11): 2152-2164
- [3] 杨洋,陈国康,郭成,张炜,孙素丽,王晓鸣,朱振东,段灿星. 玉米种质资源抗腐茎腐病鉴定. 作物学报, 2018, 44(8): 1256-1260
Yang Y, Chen G K, Guo C, Zhang W, Sun S L, Wang X M, Zhu Z D, Duan C X. Identification of maize germplasm for resistance to *Pythium* stalk rot. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(8): 1256-1260
- [4] 吴全安,梁克恭,朱小阳,王晓鸣,金加同,王桂跃. 北京和浙江地区玉米青枯病原菌的分离与鉴定. 中国农业科学, 1989, 22(5): 71-75
Wu Q A, Liang K G, Zhu X Y, Wang X M, Jin J T, Wang G Y. Isolation and identification of the pathogen of maize stalk rot in Beijing and Zhejiang. Scientia Agricultura Sinica, 1989, 22(5): 71-75
- [5] 陈捷. 我国玉米穗、茎腐病害研究现状与展望. 沈阳农业大学学报, 2000, 31(5): 393-401
Chen J. Status and perspective on research of ear rot and stalk rot in maize. Journal of Shenyang Agricultural University, 2000, 31(5): 393-401
- [6] Shin J H, Han J H, Lee J K, Kim K S. Characterization of the maize stalk rot pathogens *Fusarium subglutinans* and *F. temperatum* and the effect of fungicides on their mycelial growth and colony formation. Plant Pathology Journal, 2014, 30(4): 397-406
- [7] Toman J, White D G. Inheritance of resistance to anthracnose stalk rot of corn. Phytopathology, 1993, 83: 981-986
- [8] Kappelman A J, Thompson D L. Inheritance of resistance to diplodia stalk-rot in corn. Crop Science, 1966, 6(3): 288-290
- [9] 席章营,任和平. 玉米对青枯病的抗性遗传研究. 华北农学报, 1992, 7(3): 76-80
Xi Z Y, Ren H P. Study on the maize genetic resistance of maize to *Pythium inflatum* Matthews. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1992, 7(3): 76-80
- [10] 曹如槐,王富荣,王晓玲,傅玉红,陈永欣,任建华,王志,马沛卿. 玉米对青枯病抗性遗传规律的研究. 遗传, 1996, 18(2): 4-6
Cao R H, Wang F R, Wang X L, Fu Y H, Chen Y X, Ren J H, Wang Z, Ma P Q. Study on the maize genetic resistance of maize to *Pythium inflatum* Matthews. Hereditas, 1996, 18(2): 4-6
- [11] Hooker A L. Genetics of disease resistance in maize// Walden D B. Maize Breeding and Genetics. New York, 1978: 319-322
- [12] Pe M E, Gianfranceschi L, Taramino G, Tarchini R, Angelini P, Dani M, Binelli G. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for resistance to *Gibberella zeae* infection in maize. Molecular & General Genetics Mgg, 1993, 241(1-2): 11-16
- [13] 陈绍江,宋同明. 玉米青枯病抗病性: 一对基因控制的简单遗传. 中国农业大学学报, 1999, 4(1): 56
Chen S J, Song T M. Resistance to maize stalk rot (*Pythium inflatum* Matthews): simple genetic control of a pair of genes. Journal of China Agricultural University, 1999, 4(1): 56
- [14] 杨典洱,陈绍江,王岳光,张承亮,李社荣,王斌. 玉米抗青枯病基因的遗传分析. 植物病理学报, 2001, 31(4): 315-318
Yang D E, Chen S J, Wang Y G, Zhang C L, Li S R, Wang B. Genetic analysis of maize stalk rot (*Pythium inflatum* Matthews) resistance gene. Acta Phytopathologica Sinica, 2001, 31(4): 315-318

- [15] Yang D E, Jin D M, Wang B, Zhang D S, Nguyen H, Zhang C L, Chen S J. Characterization and mapping of *Rpi1*, a gene that confers dominant resistance to stalk rot in maize. *Molecular Genetics & Genomics*, 2005, 274 (3): 229-234
- [16] Song F J, Xiao M G, Duan C X, Li H J, Zhu Z D, Liu B T, Sun S L, Wang X M. Two genes conferring resistance to *Pythium* stalk rot in maize inbred line Qi319. *Molecular Genetics and Genomics*, 2015, 290 (4): 1543-1549
- [17] Duan C X, Song F J, Sun S L, Guo C, Zhu Z D, Wang X M. Characterization and molecular mapping of two novel genes resistance to *Pythium* stalk rot in maize. *Phytopathology*, 2018, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-18-0329-R>
- [18] Yang D E, Zhang C L, Zhang D S, Jin D M, Weng M L, Chen S J, Nguyen H, Wang B. Genetic analysis and molecular mapping of maize (*Zea mays* L.) stalk rot resistant gene *Rfg1*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108 (4): 706-711
- [19] Yang Q, Yin G, Guo Y, Zhang D F, Chen S J, Xu M L. A major QTL for resistance to *Gibberella* stalk rot in maize. *Theoretical & Applied Genetics*, 2010, 121 (4): 673-687
- [20] Zhang D, Liu Y, Guo Y, Yang Q, Ye J R, Chen S J, Xu M L. Fine-mapping of *qRfg2*, a QTL for resistance to *Gibberella* stalk rot in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124 (3): 585-596
- [21] Ma C Y, Ma X N, Yao L S, Liu Y J, Du F L, Yang X H, Xu M L. *qRfg3*, a novel quantitative resistance locus against *Gibberella* stalk rot in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 170: 1723-1734
- [22] Chen Q, Song J, Du W P, Xu L Y, Jiang Y, Zhang J, Xiang X L, Yu G R. Identification, mapping, and molecular marker development for *Rgsr8.1*: A new quantitative trait locus conferring resistance to *Gibberella* stalk rot in maize (*Zea mays* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1355
- [23] 卓大龙, 胡丹丹, 张帆, 石英尧, 高用明, 周永力, 黎志康. 水稻抗白叶枯病新基因 *Xa39* 分子标记有效性的评价. *作物学报*, 2015, 41 (5): 692-697
- Zhuo D L, Hu D D, Zhang F, Shi Y Y, Gao Y M, Zhou Y L, Li Z K. Evaluation of selective efficiency of molecular markers linked with a novel gene *Xa39* resistant to bacterial blight in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41 (5): 692-697
- [24] 潘晓飏, 陈凯, 张强, 黄善军, 谢留杰, 李美, 孟丽君, 徐正进, 徐建龙, 黎志康. 分子标记辅助选育水稻抗白叶枯病和稻瘟病多基因聚合恢复系. *作物学报*, 2013, 39 (9): 1582-1593
- Pan X B, Chen K, Zhang Q, Huang S J, Xie L J, Li M, Meng L J, Xu Z J, Xu J L, Li Z K. Developing restorer liner pyramiding different resistant genes to blast and bacterial leaf blight by marker-assisted selection in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39 (9): 1582-1593
- [25] 潘海军, 王春连, 赵开军, 章琦, 樊颖伦, 周少川, 朱立煌. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的 PCR 分子标记定位及辅助选择. *作物学报*, 2003, 29 (4): 501-507
- Pan H J, Wang C L, Zhao K J, Zhang Q, Fan Y L, Zhou S C, Zhu L H. Molecular mapping by PCR-based markers and marker assisted selection of *Xa23* a bacterial blight resistance gene in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29 (4): 501-507
- [26] 李洪杰, 王晓鸣, 宋凤景, 伍翠平, 武小菲, 张宁, 周阳, 张学勇. 中国小麦品种对白粉病的抗性反应与抗病基因检测. *作物学报*, 2011, 37 (6): 943-954
- Li H J, Wang X M, Song F J, Wu C P, Wu X F, Zhang N, Zhou Y, Zhang X Y. Response to powdery mildew and detection of resistance genes in wheat cultivars from China. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37 (6): 943-954
- [27] 杨文鹏, 关琦, 杨留启, 王伟, 张文龙, 祝云芳, 潘敏娜, 沈建华, 赵致. 贵州 70 份玉米自交系的 SSR 标记遗传多样性及其杂种优势群分析. *植物遗传资源学报*, 2011, 12 (2): 241-248
- Yang W P, Guan Q, Yang L Q, Wang W, Zhang W L, Zhu Y F, Pan M N, Shen J H, Zhao Z. Genetic diversity and heterotic group of 70 maize inbred lines in Guizhou by SSR marker. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2011, 12 (2): 241-248
- [28] 袁力行, 傅骏骅, 张世煌, 刘新芝, 彭泽斌, 李新海. 利用 RFLP 和 SSR 标记划分玉米自交系杂种优势群的研究. *作物学报*, 2001, 27 (2): 149-156
- Yuan L X, Fu J H, Zhang S H, Liu X Z, Peng Z B, Li X H. Heterotic grouping of maize inbred lines using RFLP and SSR markers. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27 (2): 149-156
- [29] 卢媛, 艾为大, 韩晴, 王义发, 施标, 李宏杨, 瞿玉玟, 沈雪芳. 糯玉米自交系 SSR 标记遗传多样性及群体遗传结构分析. *作物学报*, 2019, 45 (2): 214-224
- Lu Y, Ai W D, Han Q, Wang Y F, Shi B, Li H Y, Qu Y J, Shen X F. Genetic diversity and population structure analysis by SSR markers in waxy maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20181101.1001.002.html>
- [30] 刘志斋, 吴迅, 刘海利, 李永祥, 李清超, 王风格, 石云素, 宋燕春, 宋伟彬, 赵久然, 赖锦盛, 黎裕, 王天宇. 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. *中国农业科学*, 2012, 45 (11): 2107-2138
- Liu Z Z, Wu X, Liu H L, Li Y X, Li Q C, Wang F G, Shi Y S, Song Y C, Song W B, Zhao J R, Lai J S, Li Y, Wang T Y. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize inbred lines revealed by 40 core simple sequence repeats (SSRs). *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45 (11): 2107-2138
- [31] 吴承来, 张倩倩, 董炳雪, 李圣福, 张春庆. 我国部分玉米自交系遗传关系和遗传结构解析. *作物学报*, 2010, 36 (11): 1820-1831
- Wu C L, Zhang Q Q, Dong B X, Li S F, Zhang C Q. Analysis of genetic structure and genetic relationships of partial maize inbred lines in China. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36 (11): 1820-1831
- [32] 陈文娟. 玉米抗南方锈病种质遗传多样性及抗性基因定位研究. 新乡: 河南师范大学, 2018
- Chen W J. Genetic diversity of maize germplasm resistant to Southern rust and mapping of resistance gene. Xinxing: Henan Normal University, 2018
- [33] 陈文娟, 李万昌, 杨知还, 孙素丽, 王晓鸣, 朱振东, 段灿星. 玉米抗南方锈病种质资源初步鉴定及遗传多样性分析. *植物遗传资源学报*, 2018, 19 (2): 225-231, 242
- Chen W J, Li W C, Yang Z H, Sun S L, Wang X M, Zhu Z D, Duan C X. Preliminary identification and genetic diversity analysis of maize germplasm resources for resistance to Southern corn rust. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19 (2): 225-231, 242

- [34] 程品冰, 王晓鸣, 高卫东. 玉米抗大斑病基因 *Ht2*、*Ht3* 分子标记的应用检测. 植物遗传资源学报, 2007, 8(3): 285-288
Cheng P B, Wang X M, Gao W D. Practical detection of molecular markers for resistance gene *Ht2*, *Ht3* to northern corn leaf blight. Journal of Plant Genetic Resources, 2007, 8(3): 285-288
- [35] 王金萍, 刘永伟, 孙果忠, 王海波. 抗茎腐病分子标记在 159 份玉米自交系中的验证及实用性评价. 植物遗传资源学报, 2017, 18(4): 754-762
Wang J P, Liu Y W, Sun G Z, Wang H B. Evaluation and validation of molecular markers associated with stalk rot resistance in 159 maize inbred lines. Journal of Plant Genetic Resources, 2017, 18(4): 754-762
- [36] 段灿星, 王晓鸣, 武小菲, 杨知还, 宋凤景, 赵立萍, 孙素丽, 朱振东. 玉米种质和新品种对腐霉茎腐病和镰孢穗腐病的抗性分析. 植物遗传资源学报, 2015, 16(5): 947-954
Duan C X, Wang X M, Wu X F, Yang Z H, Song F J, Zhao L P, Sun S L, Zhu Z D. Analysis of maize accessions resistance to *Pythium* stalk rot and *Fusarium* ear rot. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(5): 947-954
- [37] Collard B, Mackill D. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 2008, 363(1491): 557-572
- [38] 宋凤景. 玉米对腐霉茎腐病抗病性研究. 北京: 中国农业科学院, 2015
Song F J. Resistance of maize to *Pythium* stalk rot. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015
- [39] 黄苗苗, 孙振宇, 曹世勤, 贾秋珍, 刘太国, 陈万权. 223 份小麦农家品种田间抗条锈病性评价及抗病基因分子检测. 植物保护学报, 2018, 45(1): 90-100
Huang M M, Sun Z Y, Cao S Q, Jia Q Z, Liu T G, Chen W Q. Evaluation of the resistance of 223 wheat landraces in Gansu province to stripe rust and molecular detection. Journal of Plant Protection, 2018, 45(1): 90-100
- [40] 邓其明, 周宇燊, 蒋昭雪, 万映秀, 赵斌, 杨莉, 李平. 白叶枯病抗性基因 *Xa21*、*Xa4* 和 *Xa23* 的聚合及其效应分析. 作物学报, 2005, 31(9): 1241-1246
Deng Q M, Zhou Y J, Jiang Z X, Wan Y X, Zhao B, Yang L, Li P. Pyramiding bacterial blight (BB) resistance genes (*Xa21*, *Xa4* and *Xa23*) into rice and its effect analysis. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(9): 1241-1246
- [41] 王振华, 张新, 张前进, 魏昕. 玉米种质资源创新与利用研究进展. 河南农业科学, 2009, 38(9): 50-52
Wang Z H, Zhang X, Zhang Q J, Wei X. Research progress on the innovation and utilization of maize germplasm resources. Henan Agricultural Sciences, 2009, 38(9): 50-52
- [42] 李新海, 袁力行, 李晓辉, 张世煌, 李明顺, 李文华. 利用 SSR 标记划分 70 份我国玉米自交系的杂种优势群. 中国农业科学, 2003, 36(6): 622-627
Li X H, Yuan L X, Li X H, Zhang S H, Li M S, Li W H. Heterotic grouping of 70 maize inbred lines by SSR markers. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(6): 622-627
- [43] 刘俊, 尹晓红, 郭志富, 刘君, 刘旭, 李卉, 景希强. 70 份玉米自交系的 SSR 遗传多样性及杂种优势群分析. 湖北农业科学, 2014, 53(6): 1256-1258, 1297
Liu J, Yin X H, Guo Z F, Liu J, Liu X, Li H, Jing X Q. Genetic diversities and heterotic groups of 70 maize inbred lines with SSR markers. Hubei Agricultura Sciences, 2014, 53(6): 1256-1258, 1297
- [44] 赵文明, 王森, 陈艳萍, 张美景, 袁建华. 基于 60 个核心 SSR 标记的糯玉米自交系遗传多样性分析. 江西农业学报, 2018, 30(12): 1-8
Zhao W M, Wang S, Chen Y P, Zhang M J, Yuan J H. Genetic diversity analysis of waxy corn inbred lines based on 60 core SSR markers. Acta Agriculturae Jiangxi, 2018, 30(12): 1-8
- [45] 肖木辑, 李明顺, 孙有位, 李新海, 张世煌. 辽宁省主要玉米自交系的 SSR 遗传多样性分析. 玉米科学, 2006, 14(1): 33-36
Xiao M J, Li M S, Sun Y W, Li X H, Zhang S H. Genetic diversity revealed by SSR among maize inbred lines used predominantly in Liaoning province. Journal of Maize Sciences, 2006, 14(1): 33-36
- [46] Wang R, Yu Y, Zhao J, Shi Y, Song Y, Wang T, Li Y. Population structure and linkage disequilibrium of a mini core set of maize in bred lines in China. Theoretical and Applied Genetics, 2008, 117: 1141-1153