

基于SNP标记分析广西玉米地方品种遗传多样性

谢和霞¹, 范兢升², 谢小东¹, 周海宇¹, 程伟东¹, 覃兰秋¹, 马全姿³, 程芳丽³, 石志斯³, 江禹奉¹
(¹广西壮族自治区农业科学院玉米研究所/国家玉米改良中心广西分中心, 南宁 530007; ²广西壮族自治区亚热带作物研究所, 南宁 530001; ³桂林市农业科学研究中心/广西农业科学院桂林分院, 桂林 541006)

摘要: 为了挖掘优异地方种质资源, 提高广西玉米育种效率, 本研究利用10K SNP芯片对169份广西玉米地方品种进行全基因组扫描, 研究广西玉米地方品种的遗传多样性与群体遗传结构。结果表明, 广西玉米地方品种总体的遗传多样性较高, 5877个SNPs标记在169份地方品种中基因多样性平均值为0.37, 多态信息含量(PIC)平均值为0.30。种群水平上, 桂东北区域地方品种的遗传多样性最高(基因多样性=0.39, 观察杂合度=0.27, 最小等位基因频率=0.30, PIC=0.31)。群体遗传结构分析、主成分分析和进化树分析将地方品种划分为两大类群, 种群间遗传关系和类群归属与地理位置不完全相关, 品种杂合率差异较大且总体遗传相似系数较低。分子变异方差分析结果显示2%的遗传变异来自种群间, 98%的遗传变异来自种群内。群体间遗传分化系数(F_{ST})平均为0.049, 群体间遗传分化较小。研究结果确定了广西不同地理来源的玉米地方品种多态性及亲缘关系, 为广西玉米种质改良和指导新品种培育提供理论依据。

关键词: 玉米; 地方品种; 遗传多样性; SNP标记

SNP-based Genetic Diversity Dissection of Maize Landraces from Guangxi

XIE Hexia¹, FAN Jingsheng², XIE Xiaodong¹, ZHOU Haiyu¹, CHENG Weidong¹,
QIN Lanqiu¹, MA Quanzi³, CHENG Fangli³, SHI Zhisi³, JIANG Yufeng¹

(¹Maize Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences/ Guangxi Sub-center of National Maize Improvement Center, Nanning 530007; ²Guangxi Subtropical Crops Research Institute, Nanning 530001; ³Research Center of Agricultural Sciences of Guilin/Guilin Branch of Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Guilin 541006)

Abstract: In order to uncover elite local germplasm resources and improve the efficiency of maize breeding in Guangxi of China, 169 maize landraces from Guangxi were genotyped using 10K SNPs in the present study, followed by their genetic diversities and population structure analysis. The results showed that the average genetic diversity and polymorphic information content (PIC) of 5877 screened SNP markers were 0.37 and 0.30, respectively, exhibiting relatively higher diversity in maize landraces from Guangxi. The landraces from Northeastern Guangxi exhibited the highest diversity level (gene diversity=0.39, observed heterozygosity=0.27, minimum allele frequency=0.30, PIC=0.31). Gained from the population structure and principal component analysis, 169 landraces were divided into two major populations. The genetic relationship and structured assignment among populations were not observed correlating with their geographical originations. Besides, all

收稿日期: 2023-04-01 修回日期: 2023-04-22 网络出版日期: 2023-05-19

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230401001>

第一作者研究方向为玉米种质资源研究及遗传育种, E-mail: xiehhexia@163.com; 范兢升为共同第一作者

通信作者: 江禹奉, 研究方向为玉米种质资源研究及遗传育种, E-mail: 82668259@qq.com

覃兰秋, 研究方向为玉米种质资源研究及遗传育种, E-mail: 448401839@qq.com

基金项目: 广西科技基地和人才专项(桂科AD20159093); 广西重点研发计划(桂科AB21238004); 广西科技重大专项(桂科AA17204045-2); 广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科2021YT017); 国家作物种质资源数据中心项目(NAES018GR03)

Foundation projects: Guangxi Science and Technology Base and Talent Special Projects (GuikeAD20159093); Guangxi Key R&D Projects (GuikeAB21238004); Guangxi Major Science and Technology Projects (GuikeAA17204045-2); Basic Scientific Research Projects Sciences of GXAS (Guinongke2021YT017); National Crop Germplasm Resources Data Center Project (NAES018GR03)

landraces exhibited relatively higher heterozygosity but relatively lower genetic similarity coefficients. Analysis of molecular variance (AMOVA) showed that 2% of genetic variation was contributed by inter-population diversity, while 98% was contributed by intra-population diversity. The genetic differentiation coefficient (F_{ST}) between populations was 0.049, indicating a relatively low level of genetic differentiation among populations. In summary, the present study uncovered the polymorphism and genetic relationship of maize landraces from different geographical regions of Guangxi, providing a theoretical reference for the improvement of maize germplasm and practical guidance of new variety development in these regions.

Key words: maize (*Zea mays* L.); landrace; genetic diversity; SNP marker

玉米(*Zea mays* L.)是世界第一大粮食作物,在国民经济中占据主要地位。育种上使用的材料较为集中,种质遗传基础狭窄,成为制约玉米育种持续发展的重要因素,育成品种存在较大潜在风险。玉米被引进我国并在各地种植过程中,形成了丰富多样的地方品种。这些地方品种对当地的地理与气候环境具有良好的适应性,并且兼具抗逆性强、遗传变异丰富等特点,可用于拓宽育种材料的遗传背景,在种质改良和创新上具有重要价值^[1-3]。广西喀斯特地貌分布广泛,很多边远山区并未完全普及杂交品种,至今仍保存着丰富的玉米地方品种,这些品种具有耐荫、抗旱、抗瘠等特殊适应性^[4]。在广西百色市、河池市、桂林市等玉米主产区,育种家利用优异地方品种育成的品种包括品杂1号(金皇后×华农1号)、跃进1号(白马牙×多苞玉米)、都安2号(金皇后×加禾白)、靖西2号(金皇后×荣劳黄玉米)和品杂6号(金皇后×田阳红玉米)等^[5-6]。以墨白1号(Tuxpeno 1)和墨白94号(Tuxpeno P.B.C15)为例,自1977年李竞雄教授从国际玉米小麦改良中心引进以来,在我国西南中低海拔山区复杂的生产生态条件下种植,作为地方品种一直留存至今,为广西、云南及周边玉米生产做出了巨大贡献。利用墨白1号、墨黄9号等选育的M9、双M9及其衍生系育成大量玉米新品种,同时,墨白系列资源(Tuxpeno)被广泛用于拓宽温带玉米种质基础和挖掘优异基因^[7-9],表明地方品种的优异性状及强大适应性具有重要的育种利用价值。

单核苷酸多态性(SNP, single nucleotide polymorphisms)标记在染色体上分布密集,具有丰富的多态性和良好的遗传稳定性等优势,多用于物种遗传多样性分析、全基因组关联分析、遗传图谱构建和品种鉴定等研究,是分子育种应用的重要标记^[10-16]。在玉米遗传多样性研究方面,肖颖妮等^[17]利用5067个SNPs标记分析385个鲜食玉米品种的

群体遗传结构,基因多样性为0.406,多态信息含量(PIC, polymorphism information content)为0.319,品种主要划分为3个类群。崔永霞等^[18]利用SSR分析山西省38个玉米地方品种的遗传多样性,SSR位点的等位基因数为2~14个, PIC为0.66。Liu等^[19]利用高通量的SNP基因分型分析了240份中国常用玉米自交系,将240份自交系划分5个亚群,分型结果与系谱来源一致。Diaw等^[20]利用23034个SNPs标记分析了194个法国西南部玉米地方品种的遗传多样性,基因多样性变幅为0.12~0.27,平均值为0.22,群体遗传结构分析将地方品种分为2个类群。Caldu-Primo等^[21]利用墨西哥5个地区50个地方品种的SNP基因组信息构建基于地方品种特性的分类模型,研究结果表明遗传变异的分布可以用海拔和维度的环境变量来解释,而不是地方品种的表型特征,并鉴定了6个与海拔高度相关的SNP标记。

目前利用广西地区地方品种的研究多集中在种质资源的收集、品质分析和糯玉米地方品种的遗传多样性研究^[22-24],利用SNP标记对广西地区普通玉米地方品种遗传多样性的研究相对较少。本研究针对广西区内收集的、具有代表性的169份玉米地方品种,利用覆盖全基因组的SNP标记进行这些资源的基因型鉴定,分析其遗传多样性和群体结构,全面揭示广西玉米地方品种的遗传特征,为该地区玉米育种提供理论依据和实践参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

169份广西玉米地方品种(表1)来源于广西各县市,包括桂东、桂北、桂西、桂南和桂中,各地区来源的材料数量分别为11份、2份、94份、39份和23份。由于桂东地区收集的品种数相对较少,在后续分析中将桂东和桂北地方品种合并为一个地理来源的类群。

表1 本研究中169份玉米地方品种及参考自交系

Table 1 169 maize landraces and reference inbred lines in this study

编号 ID	名称 Name	区域 District	类群 Pop	类群成员概率 Group membership probability	编号 ID	名称 Name	区域 District	类群 Pop	类群成员概率 Group membership probability
M125	紫玉米	桂北	2	0.65	M171	白马牙	桂西	2	0.65
M126	红玉米	桂北	1	0.54	M172	土玉米	桂西	1	0.55
M127	白玉米	桂北	2	0.83	M192	本地玉米	桂西	1	1.00
M136	黄玉米	桂北	2	0.59	M193	本地土玉米	桂西	2	0.71
M52	黄甜花苞谷	桂北	2	0.65	M211	黄岩苞谷	桂西	1	0.58
M57	花玉米	桂北	1	0.64	M212	白岩包谷	桂西	1	1.00
M60	本地玉米	桂北	1	0.88	M214	本地黄	桂西	1	1.00
M62	本地黄玉米	桂北	2	0.96	M216	敏来玉米	桂西	1	1.00
M63	中齿玉米	桂北	2	0.85	M217	示洪白玉米	桂西	1	1.00
M64	黄玉米	桂北	2	0.70	M219	硬骨白	桂西	1	0.80
M71	花玉米	桂北	2	0.86	M22	白玉米	桂西	2	0.66
M154	黄玉米	桂东	2	0.89	M222	中糙玉米	桂西	1	0.67
M277	本地玉米	桂东	2	0.51	M224	弄美兰四月白玉米	桂西	1	0.73
M135	九节黄	桂南	2	0.97	M225	那坡城厢白	桂西	1	1.00
M149	九节黄	桂南	1	0.89	M226	八达米山黄	桂西	2	0.67
M150	本地黄玉米	桂南	2	0.81	M228	隆域黄玉米	桂西	1	0.96
M159	白马牙	桂南	2	0.64	M229	平台红玉米	桂西	1	0.89
M160	本地黄	桂南	1	0.52	M230	平台大白玉米	桂西	2	0.53
M162	红玉米	桂南	2	0.59	M231	平班白	桂西	1	0.54
M163	壮文种	桂南	1	0.59	M232	浪平黄玉米	桂西	1	1.00
M164	中白玉米	桂南	1	0.56	M233	八桂白玉米	桂西	1	0.81
M165	迟熟玉米	桂南	2	0.70	M234	永福白	桂西	1	0.93
M173	九节白	桂南	2	0.50	M235	白马牙	桂西	1	0.56
M176	白马牙	桂南	2	0.56	M236	大白玉米	桂西	1	1.00
M177	老玉米	桂南	2	0.55	M237	东里白	桂西	1	0.89
M180	洋玉米	桂南	1	0.59	M238	泗爷大白玉米	桂西	1	0.97
M19	白玉米	桂南	1	0.60	M24	白玉米	桂西	2	0.51
M196	本地黄	桂南	1	0.80	M240	大洞白玉米	桂西	1	0.79
M197	早玉米	桂南	1	0.88	M26	黄玉米	桂西	2	0.61
M198	金钗本地黄	桂南	1	1.00	M27	黄玉米	桂西	2	0.61
M20	白玉米	桂南	1	0.74	M276	本地土玉米	桂西	2	0.65
M200	早白玉米	桂南	1	0.96	M29	珍珠黄玉米	桂西	2	0.58
M201	早玉米	桂南	1	0.66	M30	本地黄玉米	桂西	2	0.73
M202	唐朝黄玉米	桂南	1	0.97	M31	本地黄玉米	桂西	2	0.65
M203	本地黄	桂南	1	0.92	M32	紫玉米	桂西	1	0.51
M204	宁干九节黄	桂南	1	1.00	M35	本地白玉米	桂西	1	0.51
M205	七节黄	桂南	1	0.90	M37	白玉米	桂西	1	0.68
M206	九节黄	桂南	1	1.00	M38	白土玉米	桂西	2	0.63
M207	本地黄	桂南	1	0.93	M40	白马牙	桂西	2	0.60
M208	白马牙	桂南	2	0.72	M41	本地黄玉米	桂西	2	0.57
M209	九节白	桂南	1	0.64	M42	本地白玉米	桂西	1	0.69
M21	白玉米	桂南	1	0.76	M51	本地黄玉米	桂西	2	0.89
M210	白蜡玉米	桂南	1	0.76	M53	红玉米	桂西	2	0.88
M25	越南SSC131	桂南	2	0.95	M58	黄苞谷	桂西	2	0.55
M33	白玉米	桂南	2	0.61	M65	本地白玉米	桂西	1	0.54
M34	本地白马牙	桂南	1	0.58	M66	红皮玉米	桂西	1	0.82

表 1 (续)

编号 ID	名称 Name	区域 District	类群 Pop	类群成员概率 Group membership probability	编号 ID	名称 Name	区域 District	类群 Pop	类群成员概率 Group membership probability
M36	白玉米	桂南	1	0.77	M67	苞谷	桂西	1	0.51
M4	本地黄玉米	桂南	2	0.89	M68	红玉米	桂西	1	0.81
M46	本地黄玉米	桂南	2	0.90	M69	苏湾玉米	桂西	2	0.65
M49	东门黄玉米	桂南	2	0.85	M7	黄玉米	桂西	1	0.67
M5	黄玉米	桂南	2	0.88	M74	红玉米	桂西	2	0.86
M8	土玉米	桂南	2	0.74	M93	本地玉米	桂西	1	0.54
M100	本地玉米	桂西	2	0.61	M94	白玉米	桂西	2	0.61
M103	黄玉米	桂西	2	0.77	M95	本地白玉米	桂西	2	0.63
M106	雪玉米	桂西	2	0.81	M96	白玉米	桂西	1	0.58
M107	苏湾玉米	桂西	2	0.77	M97	老中造玉米	桂西	1	0.55
M108	本地黄玉米	桂西	2	0.80	M98	本地黄玉米	桂西	2	0.68
M109	苏湾红玉米	桂西	2	0.66	M99	本地黄玉米	桂西	2	0.60
M111	本地黄玉米	桂西	2	0.51	M10	黄玉米	桂中	1	1.00
M114	岩苞谷	桂西	1	0.80	M104	老鼠玉米	桂中	1	1.00
M115	血红玉米	桂西	2	0.80	M12	红玉米	桂中	1	1.00
M116	红玉米	桂西	2	0.85	M130	玉米	桂中	1	1.00
M117	黄玉米	桂西	2	0.70	M15	红玉米	桂中	1	1.00
M118	迪卡玉米	桂西	2	0.78	M156	白马牙	桂中	2	0.71
M119	白马牙	桂西	2	0.77	M157	白马牙	桂中	2	0.55
M129	白马牙	桂西	2	0.83	M158	本地白玉米	桂中	2	0.62
M13	红玉米	桂西	2	0.90	M16	红玉米	桂中	1	1.00
M131	苏湾变种玉米	桂西	2	0.77	M17	红玉米	桂中	1	0.74
M132	白马牙	桂西	2	0.76	M182	迪卡综合种	桂中	2	1.00
M133	黄玉米	桂西	2	0.62	M183	小玉米	桂中	1	1.00
M137	白马牙	桂西	2	0.57	M184	白玉米	桂中	1	0.93
M138	甲黄	桂西	1	0.55	M186	本地白玉米	桂中	2	0.66
M14	雪玉米	桂西	2	0.66	M188	白玉米	桂中	1	0.69
M140	金皇后	桂西	2	0.65	M189	迟玉米	桂中	1	1.00
M141	金皇后	桂西	2	0.81	M190	早玉米	桂中	2	0.76
M142	金皇后	桂西	1	0.52	M191	迟玉米	桂中	1	1.00
M143	本地白玉米	桂西	1	0.65	M241	石牙上达白玉米	桂中	2	0.61
M144	本地黄	桂西	2	0.58	M28	黄玉米	桂中	1	1.00
M145	谭增福综合种	桂西	2	0.99	M77	本地玉米	桂中	2	0.90
M146	干来综合种	桂西	2	0.88	M78	晚玉米	桂中	1	1.00
M147	白马牙	桂西	2	0.66	M9	黄玉米	桂中	1	1.00
M148	本地白玉米	桂西	2	0.80	CK_B73	B73		2	0.94
M151	本地黄玉米	桂西	1	0.69	CK_Chang7-2	昌 7-2		1	0.50
M166	苏湾玉米	桂西	2	0.83	CK_Huangzaosi	黄早 4		1	0.54
M167	本地白	桂西	1	0.56	CK_Mo17	Mo17		2	1.00
M168	白马牙	桂西	2	0.58	CK_suwan1611	Suwan1611		2	0.86
M169	白马牙	桂西	2	0.79	CK_Zi330	自 330		2	1.00
M170	土黄玉米	桂西	2	0.94					

类群成员概率: 群体结构中同系得分

Group membership probability: Fraction ancestry of the population structure; Pop: Population; The same as below

在分析过程中,选取 B73、昌 7-2、黄早四、Mo17、Suwan1611 和自 330 等 6 份骨干自交系作为参考系,对应的杂种优势群分别为改良瑞德类群(B73)、塘四平头类群(昌 7-2、黄早四)、兰卡斯特类群(Mo17、自 330)、P 群(Suwan1611)。

1.2 基因型鉴定及数据分析

利用 10K SNP 芯片对 169 份地方品种进行基因型鉴定。研究材料的 DNA 提取以及基因型鉴定,均委托北京中玉金标记生物技术股份有限公司完成。获得所有材料的 SNP 基因型数据后,按照数据质控(DQC, data quality control) > 0.82、标记检出率(CR, call rate) > 0.97、最小等位基因频率(MAF, minor allele frequency) > 0.05 和缺失率(Miss) < 0.1 对 SNP 进行筛选,共获得 5877 个 SNPs 用于后续分析。

基于筛选出的 5877 个 SNPs,利用 PowerMarker V3.25 软件^[25] 计算群体的最小等位基因频率(MAF, minor allele frequency)、杂合率(Heterozygosity)、缺失率、基因多样性(GD, gene diversity)、观察杂合度(Ho, observed heterozygosity)、多态性信息含量 PIC 和品种间 Nei's (1983) 遗传距离。基于遗传距离的结果,利用 MEGA 软件^[26] 中 NJ-tree 模型构建进化树。利用 GCTA 软件^[27] 对样品进行主成分分析。利用 STRUCTURE V2.3.4 软件^[28] 进行群体遗传结构划分,将类群参数 K 设定为 2~9, burn-in period 设置为 1000,每个类群迭代次数为 3,计算群体 Delta K 值。利用 GenAlEx 软件^[29] 进行分子变异方差分析(AMOVA, molecular variation analysis of variance)与种群间的遗传分化系数(Fst, fixation index)的计算。

2 结果与分析

2.1 遗传多样性

筛选出的 5877 个 SNPs 分布于玉米 10 条染色体,其中 1 号染色体(Chr1)上的标记数量最多(859 个),而 Chr7 上的标记最少(436 个)(图 1)。基于这 5877 个 SNPs 的分析结果显示,169 份广西地方品种的基因多样性、观察杂合度、最小等位基因频率和 PIC 值平均值分别为 0.37、0.29、0.27 和 0.30,总体的遗传多样性水平相对较高(表 2)。

在不同的来源地区中,桂东北地方品种的遗传多样性最高,平均基因多样性、观察杂合度、最小等位基因频率和 PIC 值分别为 0.39、0.27、0.30 和 0.31(表 2)。桂南地方品种的平均值则分别为 0.36、0.29、0.27、0.29,遗传多样性水平与桂西区域地方品种相似(表 2)。此外,桂中地方品种的基因多样性、观察杂合度、最小等位基因频率和 PIC 值的平均值分别为 0.32、0.22、0.24 和 0.26,在 4 个种质来源区域中遗传多样性水平最低(表 2)。

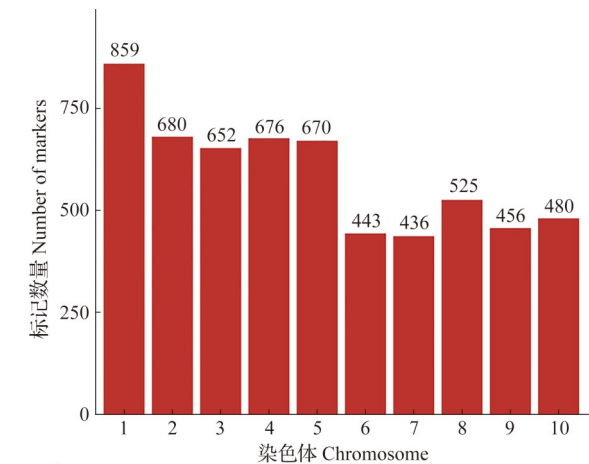


图1 5877个SNP标记在玉米10条染色体上的分布

Fig. 1 Distribution of 5877 SNP markers on 10 maize chromosomes

表2 基于169份玉米地方品种的5877个SNP标记的多样性统计

Table 2 Diversity statistics of 5877 SNP markers based on 169 maize landraces

种群来源区域 Area of population origin	群体个数 N	基因多样性 GD	观察杂合度 Ho	最小等位基因频率 MAF	多态信息含量 PIC
桂东北 Northeast Guangxi	13	0.39	0.27	0.30	0.31
桂南 Southern Guangxi	39	0.36	0.29	0.27	0.29
桂西 Western Guangxi	94	0.37	0.31	0.27	0.29
桂中 Central Guangxi	23	0.32	0.22	0.24	0.26
总体 Total	169	0.37	0.29	0.27	0.30

N: Number of individuals; GD: Gene diversity; Ho: Heterozygosity observed; MAF: Minor allele frequency; PIC: Polymorphism information content

2.2 杂合率和遗传相似系数

杂合率分析结果显示,5877个SNPs位点在169份地方品种的平均杂合率为27.75%,杂合率变异幅度为3.77%~39.45%,表明这些地方品种的杂合率差异较大

(图2)。对各个区域地方品种的杂合率进行比较,结果显示桂西区域地方品种的杂合率最高(平均为31.86%),其次是桂南区域地方品种(平均为27.82%),桂中区域地方品种的杂合率最低(平均为20.45%)。

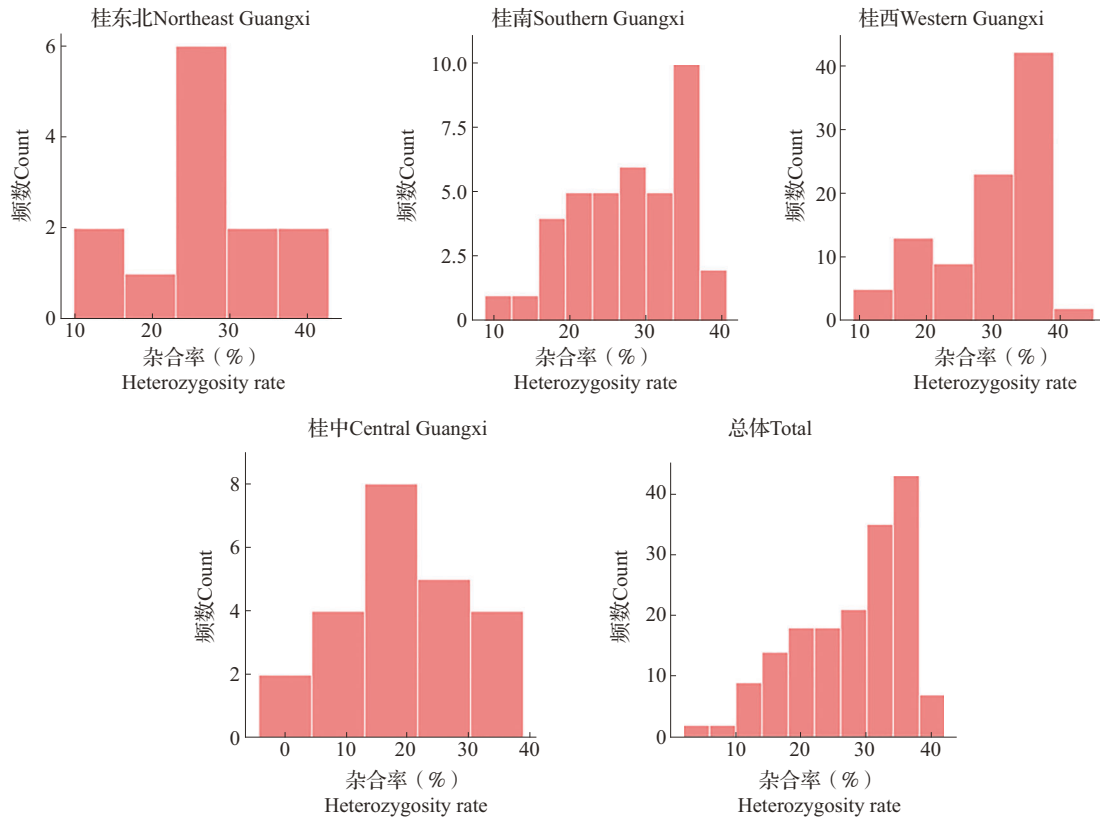


图2 玉米地方品种杂合率分布直方图

Fig. 2 Histogram of heterozygosity rate distribution of maize landraces

遗传相似系数可以反映品种的遗传变异程度,本研究中169份地方品种共获得29068个遗传相似系数,遗传相似系数箱线图如图3所示。遗传相似系数最大的一组地方品种为M12与M16(0.92),均为柳州融水县红玉米,其次是M66与M149(0.71),分别为百色凌云县红皮玉米和崇左天等县九节黄玉米。桂中区域3个品种(M12、M15和M16)与参考自交系昌7-2的遗传相似系数为0.61,可能为同一血缘材料。遗传相似系数最小的一组地方品种为M154与M211(0.39),分别为贺州昭平县黄玉米和百色凌云县黄岩苞谷。

地方品种在桂东北、桂南、桂西和桂中区域的平均遗传相似系数分别为0.44、0.49、0.49和0.53,桂东北区域和桂中区域地方品种的遗传相似系数差异较大。普遍认为同一血缘材料的遗传相似系数在0.6以上,桂南、桂西和桂中区域地方品种遗传相似系数在0.6以上的品种占比分别为5.0%、2.0%和3.1%,表明相较于其他区域而言,桂南区域来自同

一血缘的地方品种更多。桂东北地区地方品种间的遗传相似系数均小于0.6,表明这些地方品种没有明显的血缘关系,遗传基础丰富。

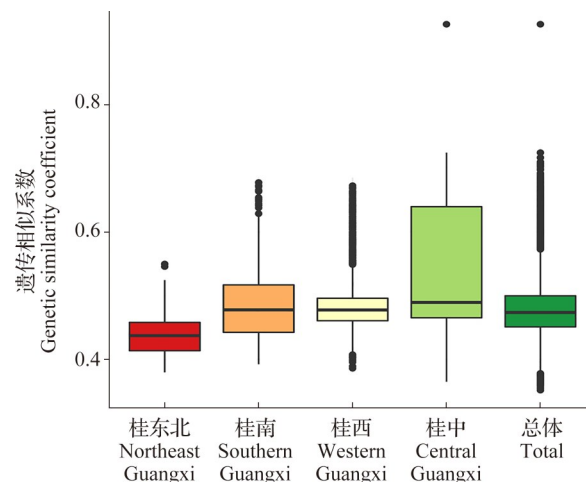


图3 玉米地方品种遗传相似系数箱线图

Fig. 3 Box plot of genetic similarity coefficient of maize landraces

2.3 群体结构

2.3.1 群体遗传结构分析与主成分分析 运用 Structure 软件对 169 份材料进行群体遗传结构分析,结果表明在 $K=2$ 时平均对数似然概率 ΔK 值出现峰值(图 4)。在 $K=2$ 时,169 个广西玉米地方品种被分为 2 个类群(表 1),类群 1 包含 81 个地方品种(3 个来自桂北,23 个来自桂南,40 个来自桂西,15 个来自桂中),类群 2 包含 88 个地方品种与 4 个参考自交系,分别为 B73、Mo17、suwan1611 与 Zi330。

利用 GCTA 软件对 169 份材料进行主成分分析(图 5),主成分分析结果显示供试地方品种主要分为 2 类,这与群体遗传结构分析的结果一致。相对于类群 2 而言,类群 1 大部分样本的点更为聚集,样本间差异较小,与参考自交系黄早四和昌 7-2 的距离更

近。类群 2 样本的点较为分散,与 4 个参考自交系的距离更远。

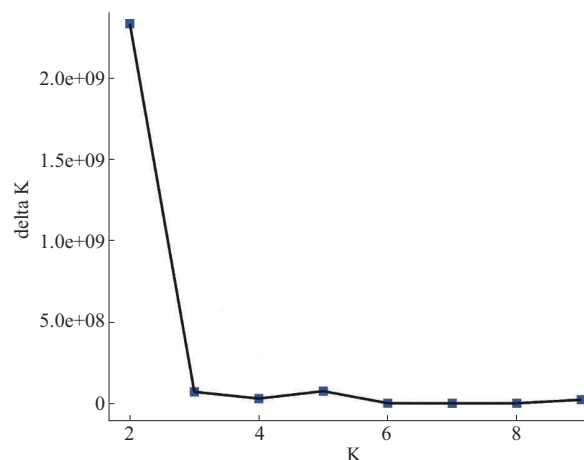


图 4 当 $K=2\sim 9$ 时 ΔK 值
Fig.4 ΔK value when $K=2\sim 9$

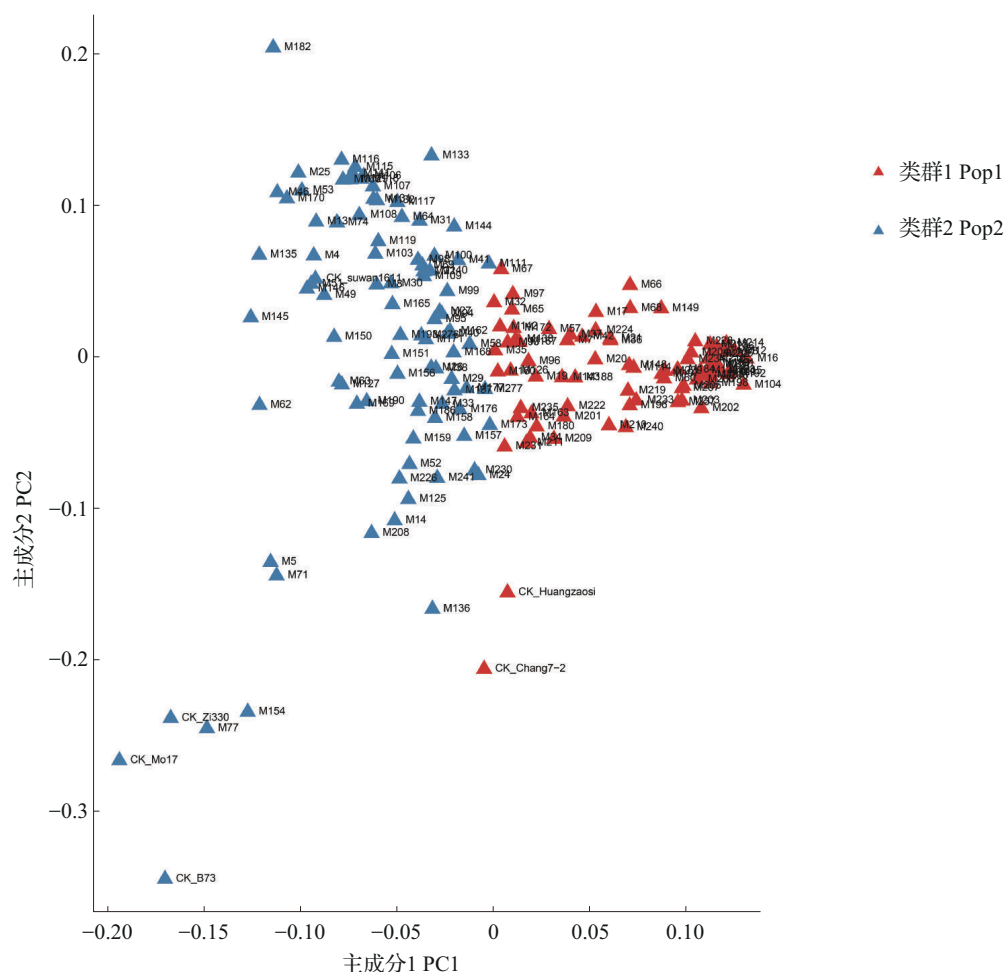


图 5 169 份广西玉米地方品种的主成分分析

Fig.5 Principal component analysis results of 169 maize landraces in Guangxi

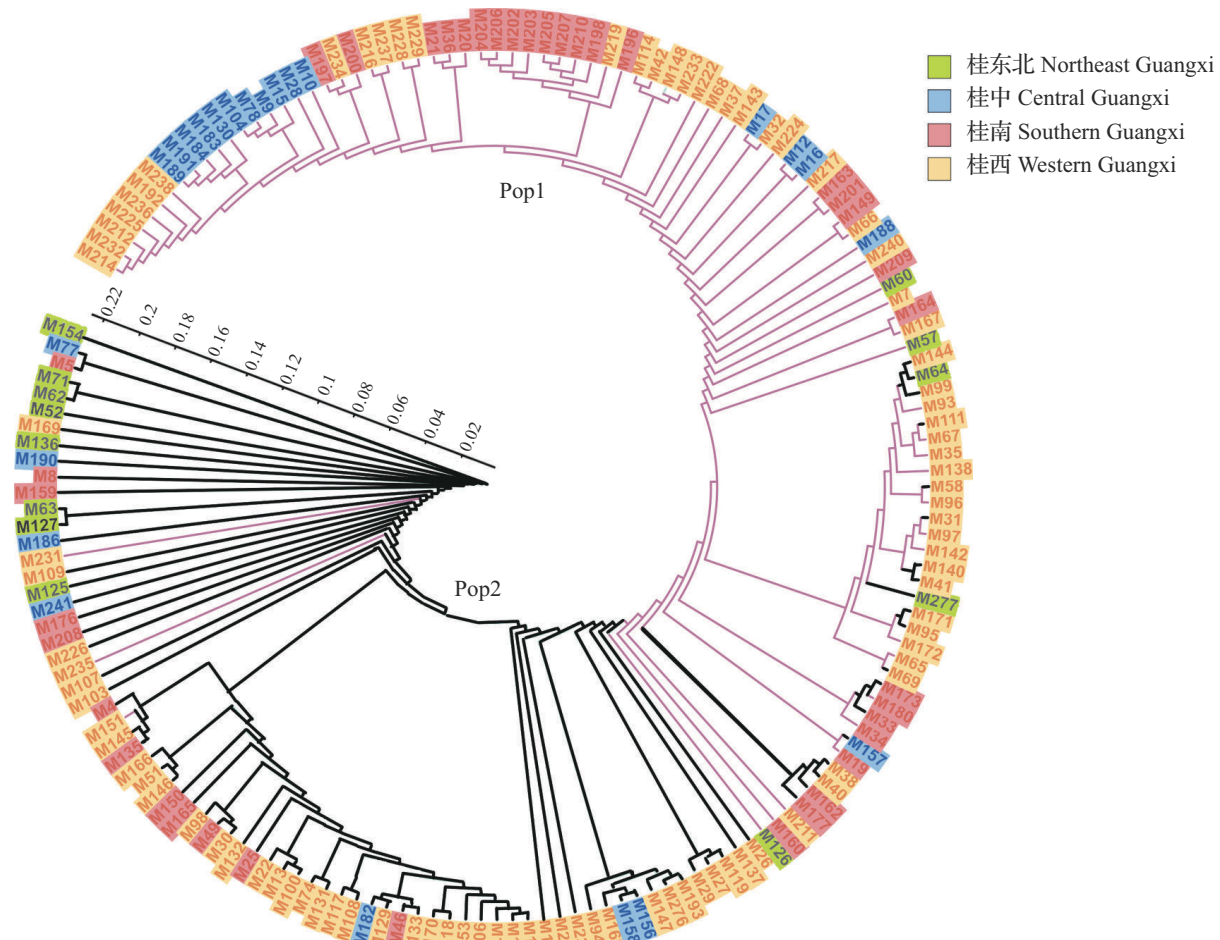
2.3.2 进化树分析 通过 Nei's 1983 算法计算地方品种两两之间的遗传距离, 运用 Mega 软件基于 5877 个 SNPs 位点, 采用 NJ-tree 模型构建进化树, 图中每一个分支代表一个品种, 品种颜色代表来源区域, 进化树分支分离的越晚表明遗传关系越近 (图 6)。不同区域地方品种间遗传距离的变化范围为 0.033~0.499, 平均值为 0.302, 遗传距离最大的两个地方品种为 M154 (贺州昭平县黄玉米) 和 M16 (柳州融水县红玉米)。遗传距离最小的为 M12 和 M16, 均为柳州融水县红玉米, 这与遗传相似系数分析的结果一致, 推测这两个品种为同一血缘的相似材料。

进化树分析结果与主成分分析和群体遗传结构分析结果大部分一致, 进化树图显示供试材料主

要分为 2 大分支, 类群 1 和类群 2 都包含各个区域的地方品种, 类群 1 包含大部分桂中与桂南地方品种, 类群 2 包含大部分桂西地方品种。

2.4 分子方差分析与遗传分化

分子方差分析 (AMOVA, analysis of molecular variance) 结果显示, 2% 的遗传变异发生在种群间, 98% 的遗传变异发生在种群内 (表 3)。在按照地理来源划分的 4 个种群中, 群体间遗传分化系数 (F_{ST}) 平均值为 0.049, 其中桂南地区地方品种的 F_{ST} 值最高 (0.056), 桂中地区和桂东北地区地方品种的 F_{ST} 值相近。桂西地区地方品种的 F_{ST} 值最低, 表明桂西地区的群体间遗传分化较其他地区低 (表 4)。



图中不同的分支颜色代表所属类群; 每一分支为材料编号, 种质根据来源着色
Different colors of branches in the figure represent the population; Each branch is numbered for the material and the germplasm is colored according to the source

图 6 169 份广西玉米地方品种的 NJ 聚类分析

Fig. 6 NJ-based diagram of 169 maize landraces in Guangxi

表3 169份广西玉米地方品种4个种群的分子方差分析

Table 3 Analysis of molecular variance of four populations of 169 maize landraces in Guangxi

变异来源	自由度	平方和	均方差	估计方差	方差分量百分率(%)
Source of variation	df	SS	MS	Variance of estimate	Percentage of variance component
种群间 Among populations	3	7170.46	2390.15	25.48	2
种群内 Within populations	165	249216.49	1510.40	1510.40	98
总体 Total	168	256386.94		1535.88	100

表4 169份广西玉米地方品种4个种群的群体间遗传分化系数(F_{ST})

Table4 Genetic differentiation coefficient (F_{ST}) among four populations of 169 maize landraces in Guangxi

区域	桂东北	桂中	桂南	桂西
Region	Northeast Guangxi	Central Guangxi	Southern Guangxi	Western Guangxi
桂东北 Northeast Guangxi	-	0.071	0.040	0.040
桂中 Central Guangxi	0.071	-	0.041	0.055
桂南 Southern Guangxi	0.040	0.041	-	0.014
桂西 Western Guangxi	0.040	0.055	0.014	-
群体间遗传分化系数 F_{ST} among populations	0.050	0.055	0.056	0.036

3 讨论

种质资源在遗传育种工作中至关重要,物种遗传多样性的高低决定了从种质资源中筛选出优良种质的几率,分析遗传多样性对于玉米种质评价分析和新品种选育具有重要意义^[30]。基因多样性指从群体中随机选择两个等位基因是不同等位基因的概率,本研究中基因多样性变化范围为0.10~0.54,平均值为0.37,高于李松等^[31]对14个云南昭通玉米品种和Nelimor等^[32]对190个非洲地方品种遗传多样性的研究。本研究利用5877个SNPs标记在169份玉米地方品种的平均PIC值为0.30,低于肖颖妮等^[17]利用5067个SNPs标记对385个鲜食玉米品种(PIC=0.319)、王凤格等^[33]利用40对SSR引物对中国328个玉米品种(PIC=0.60)和赵久然等^[34]利用3072个SNPs标记对344份玉米自交系(PIC=0.344)的研究。本研究选择的169份地方品种均来自广西地区,按照地理来源划分的种群间遗传多样性差异较大,桂东北地区地方品种的遗传多样性最高。

群体杂合率的高低反映了群体遗传一致性的程度。本研究中169份地方品种的平均杂合率为27.75%,总体杂合率较高,遗传基础丰富。杂合率变异幅度为3.77%~39.45%,种质的杂合率差异较大,桂西区域地方品种的杂合率最高(31.86%),桂中区域地方品种的杂合率最低(20.45%),原因可能在于广西西部山区较多,山区的玉米杂交种普及较迟,且普及率相对较低,此外桂西山区是广西

玉米主产区,农民种植地方种的群体量较大,更大程度保留了多样性,而桂中可能因为种植群体小,丢失了部分基因,交通相对便利,种质交换更为方便。

遗传相似系数可为种质血缘划分提供依据,同一血缘种质的遗传相似系数在0.60以上。本研究中所有地方品种平均遗传相似系数为0.49,变幅为0.39~0.92,变异幅度大。桂中区域地方品种的遗传相似系数平均值最高,桂南区域遗传相似系数在0.6以上的品种占比最高,原因为收集于桂中地区的2个地方品种(M12和M16)高度相似。桂东北地区地方品种遗传相似系数最低且均小于0.6,该地区地方品种没有明显的血缘关系,遗传基础丰富,该结论与遗传多样性参数分析结果一致。

群体遗传结构分析、主成分分析和进化树分析都显示169份广西玉米地方品种划分为两类,3种分析方法结果一致,类群中都有来自广西各个地区的品种,显示本研究中广西地方品种类群的划分与地理来源相关性不大,在其他地区收集种质的研究也得到了类似的结果^[35-37]。进化树分析结果显示遗传距离最大的地方品种来自柳州市与贺州市,来源于同一地级市的地方品种普遍遗传距离较小。群体遗传结构分析和主成分分析显示参考自交系B73、Mo17、suwan1611与Zi330与本研究88个地方品种划分为类群2,参考自交系黄早四和昌7-2与本研究81个地方品种划分为类群1,其中suwan1611与大部分地方品种遗传关系更近,B73与广西地方品种的遗传关系较远。

群体间遗传分化系数 F_{ST} 用于计算 SNP 标记的变异位点在不同群体中的分化程度, F_{ST} 为 0.05~0.15 时, 群体间存在中等程度的遗传分化, F_{ST} 值大于 0.25 时, 该群体被认定为遗传分化显著^[38]。本研究中桂西区域群体间 F_{ST} 值小于 0.05, 遗传分化很低; 桂东北、桂南和桂中的群体间存在中等程度的遗传分化, 地方品种的遗传分化水平整体较低, 种群间变异水平较低, 遗传变异主要来自种群内。

本研究有助于了解广西玉米地方品种的遗传多样性和亲缘关系, 为进一步收集和鉴定广西地方种质资源和玉米种质创新和利用提供参考依据。

参考文献

- [1] 黎裕, 王天宇. 玉米种质创新、进展与展望. 玉米科学, 2017, 25(3): 11-18
Li Y, Wang T Y. Germplasm enhancement in maize: Advances and prospects. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(3): 11-18
- [2] 刘志斋, 宋燕春, 石云素. 中国玉米地方品种的种族划分及其特点. 中国农业科学, 2010, 43(5): 899-910
Liu Z Z, Song Y C, Shi Y S. Racial classification and characterization of maize landraces in China. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(5): 899-910
- [3] 李春辉, 王天宇, 黎裕. 基于地方品种的种质创新: 现状及展望. 植物遗传资源学报, 2019, 20(6): 1372-1379
Li C H, Wang T Y, Li Y. Germplasm innovation of landraces: Current status and future prospect. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(6): 1372-1379
- [4] 吴永升. 广西玉米地方品种和加拿大群体的遗传多样性分析. 南宁: 广西大学, 2006
Wu Y S. Genetic diversity detected among 45 Guangxi local maize germplasm and 15 Canada maize populations. Nanning: Guangxi University, 2006
- [5] 罗栋梁. 因地制宜发挥玉米良种的作用. 广西农业科学, 1982(11): 9-11
Luo D L. Play the role of maize improved seed according to local conditions. Journal of Southern Agriculture, 1982(11): 9-11
- [6] 程剑萍. 靖西县玉米杂交制种的调查. 广西农业科学, 1964(8): 35-37
Cheng J P. Investigation on hybrid seed production of maize in Jingxi county. Journal of Southern Agriculture, 1964(8): 35-37
- [7] 罗仕文, 杨远平, 梁黔云. 墨白种质在黔西北地区的应用与改良. 作物杂志, 2016(2): 39-42
Luo S W, Yang Y P, Liang Q Y. Application and improvement of Mobai germplasm in northwest Guizhou. Crops, 2016(2): 39-42
- [8] 陈泽辉, 祝云芳, 王安贵, 郭向阳, 邹成. 玉米 Tuxpeno 和 Suwan 种质的改良研究. 贵州农业科学, 2010, 38(2): 1-4
Chen Z H, Zhu Y F, Wang A G, Guo X Y, Wu C. Improvement of Tuxpeno and Suwan germplasm in maize. Guizhou Agricultural Sciences, 2010, 38(2): 1-4
- [9] 庞伟强. 9 份南美玉米地方种质群体改良郑单 958 的育种潜力评估. 武汉: 华中农业大学, 2020
Pang W Q. Evaluation of breeding value of nine south American maize local germplasm materials to improve Zheng Dan 958. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020
- [10] 王富强, 樊秀彩, 张颖. SNP 分子标记在作物品种鉴定中的应用和展望. 植物遗传资源学报, 2020, 21(5): 1308-1320
Wang F Q, Fan X C, Zhang Y. Application and prospect of SNP molecular markers in crop variety identification. Journal of Plant Genetic Resources, 2020, 21(5): 1308-1320
- [11] 徐云碧, 王冰冰, 张健. 应用分子标记技术改进作物品种保护和监管. 作物学报, 2022, 48(8): 1853-1870
Xu Y B, Wang B B, Zhang J. Enhancement of plant variety protection and regulation using molecular marker technology. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(8): 1853-1870
- [12] 马世鹏, 张云龙, 段民孝. 基于 Maize6H-60K 芯片精准分型的玉米 DH 群体遗传规律研究. 中国农业大学学报, 2022, 27(11): 1-12
Ma S P, Zhang Y L, Duan M X. Study on genetic rule of maize doubled haploid population based on Maize6H-60K accurate-genotyping. Journal of China Agricultural University, 2022, 27(11): 1-12
- [13] Zhang X, Zhang H, Li L, Lan H, Ren Z, Liu D, Wu L, Liu H L, Jaqueth J, Li B, Pan G, Gao S. Characterizing the population structure and genetic diversity of maize breeding germplasm in Southwest China using genome-wide SNP markers. BMC Genomics, 2016, 17(1): 697
- [14] Jones E S, Sullivan H, Bhattaramakki D, Smith J S. A comparison of simple sequence repeat and single nucleotide polymorphism marker technologies for the genotypic analysis of maize (*Zea mays* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2007, 115(3): 361-371
- [15] Varshney R K, Thiel T, Sretenovic-Rajicic T, Baum M, Valkoun J, Guo P, Grando S, Ceccarelli S, Graner A. Identification and validation of a core set of informative genic SSR and SNP markers for assaying functional diversity in barley. Molecular Breeding, 2008, 22(1): 1-13
- [16] Rafalski A. Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5(2): 94-100
- [17] 肖颖妮, 于永涛, 谢利华, 祁喜涛, 李春艳, 文天祥, 李高科, 胡建广. 基于 SNP 标记揭示中国鲜食玉米品种的遗传多样性. 作物学报, 2022, 48(6): 1301-1311
Xiao Y N, Yu Y T, Xie L H, Qi X T, Li C Y, Wen T X, Li G K, Hu J G. Genetic diversity analysis of Chinese fresh corn hybrids using SNP chips. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(6): 1301-1311
- [18] 崔永霞, 张名昌, 白建荣. 利用 SSR 分析山西省玉米地方品种的遗传多样性. 植物遗传资源学报, 2012, 13(5): 810-818
Cui Y X, Zhang M C, Bai J R. Analysis of genetic diversity of maize landraces in Shanxi by SSR markers. Journal of Plant

- Genetic Resources, 2012, 13(5): 810-818
- [19] Liu C L, Hao Z F, Zhang D G, Xie C X, Li M S, Zhang X C, Yong H J, Zhang S H, Weng J F, Li X H. Genetic properties of 240 maize inbred lines and identity-by-descent segments revealed by high-density SNP markers. *Molecular Breeding*, 2015, 35: 146
- [20] Diaw Y, Tollon Cordet C, Charcosset A. Genetic diversity of maize landraces from the South-West of France. *PLoS ONE*, 2021, 16(2): e0238334
- [21] Caldu-Primo J L, Mastretta-Yanes A, Wegier A, Piñero D. Finding a needle in a Haystack: Distinguishing Mexican maize landraces using a small number of SNPs. *Frontiers in Genetics*, 2017, (8): 45
- [22] 程伟东, 谢和霞, 曾艳华, 江禹奉, 谢小东, 周锦国, 周海宇, 覃兰秋. 广西玉米农家品种资源品质分析与评价. *玉米科学*, 2021, 29(1): 33-38
- Cheng W D, Xie H X, Zeng Y H, Jiang Y F, Xie X D, Zhou J G, Zhou H Y, Qin L Q. Quality analysis and evaluation of maize landrace resources in Guangxi. *Journal of Maize Sciences*, 2021, 29(1): 33-38
- [23] 王兵伟, 覃永媛, 覃嘉明, 黄安霞, 秦洪波, 时成俏. SRAP 分子标记分析广西糯玉米地方品种的遗传多样性. *南方农业学报*, 2013, 44(1): 12-16
- Wang B W, Qin Y Y, Qin J M, Huang A X, Qin H B, Shi C Q. Genetic diversity analysis of glutinous maize landraces by using SRAP molecular markers. *Journal of Southern Agriculture*, 2013, 44(1): 12-16
- [24] 曾艳华, 谢和霞, 程伟东, 江禹奉, 周锦国, 谢小东, 谭贤杰, 周海宇, 覃兰秋. 广西玉米种质资源系统调查与收集. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(3): 654-661
- Zeng Y H, Xie H X, Cheng W D, Jiang Y F, Zhou J G, Xie X D, Tan X J, Zhou H Y, Qin L Q. Systematic field survey and collection of maize germplasm resources in Guangxi. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(3): 654-661
- [25] Liu K, Muse S V. PowerMarker: An integrated analysis environment for genetic marker data. *Bioinformatics*, 2005, 21(9): 2128-2129
- [26] Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 2011, 28(10): 2731-2739
- [27] Yang J, Lee S H, Goddard M E, Visscher P M. Genome-wide complex trait analysis (GCTA): Methods, data analyses, and interpretations. *Methods in Molecular Biology*, 2013, 1019: 215-236
- [28] Falush D, Stephens M, Pritchard J K. Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 2003, 164(4): 1567-1587
- [29] Peakall R, Smouse P E. GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, 2012, 28(19): 2537-2539
- [30] 刘旭, 黎裕, 李立会. 作物种质资源学理论框架与发展战略. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(1): 1-10
- Liu X, Li Y, Li L H. Theoretical framework and development strategy for the science of crop germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(1): 1-10
- [31] 李松, 陈伟祥, 娄灯吉. 利用 SSR 标记分析云南昭通 14 个玉米品种的遗传多样性. *玉溪师范学院学报*, 2020, 36(3): 39-45
- Li S, Chen W X, Lou D J. Genetic diversity analysis of 14 maize cultivars in Zhaotong, Yunnan by SSR markers. *Journal of Yuxi Normal University*, 2020, 36(3): 39-45
- [32] Nelimor C, Badu-Apraku B, Garcia-Oliveira A L, Tetteh A, Paterne A, N'Guetta A S, Gedil M. Genomic analysis of selected maize landraces from sahel and coastal west africa reveals their variability and potential for genetic enhancement. *Genes (Basel)*, 2020, 11(9): 1054
- [33] 王风格, 田红丽, 赵久然. 中国 328 个玉米品种(组合) SSR 标记遗传多样性分析. *中国农业科学*, 2014, 47(5): 856-864
- Wang F G, Tian H L, Zhao J R. Genetic diversity analysis of 328 maize varieties (hybridized combinations) using SSR markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(5): 856-864
- [34] 赵久然, 李春辉, 宋伟. 基于 SNP 芯片揭示中国玉米育种种质的遗传多样性与群体遗传结构. *中国农业科学*, 2018, 51(4): 626-644
- Zhao J R, Li C H, Song W. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize breeding germplasm revealed by SNP-chips. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(4): 626-644
- [35] 田孟良, 黄玉碧, 刘永建, 荣廷昭. SSR 标记揭示的云南省、贵州省糯玉米与普通玉米种质资源的遗传差异. *四川农业大学学报*, 2003(3): 213-216
- Tian M L, Huang Y B, Liu Y J, Rong T Z. Genetic difference between *zea mays sinensis* and *zea mays indurata* from Guizhou and Yunnan province revealed by SSR markers. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2003(3): 213-216
- [36] 吴元奇, 郑灵, 荣廷昭. 西南地区白玉米地方种质资源分布及遗传多样性. *草业学报*, 2013, 22(4): 160-169
- Wu Y Q, Zheng L, Rong T Z. Genetic diversity analysis and germplasm resource distribution of white maize landraces in Southwestern China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(4): 160-169
- [37] 雍洪军, 张世煌, 张德贵, 李明顺, 李新海, 郝转芳, 刘晓鑫, 白丽, 谢传晓. 利用 SSR 荧光标记分析 90 个糯玉米地方品种的遗传多样性. *玉米科学*, 2009, 17(1): 6-12
- Yong H J, Zhang S H, Zhang D G, Li M S, Li X H, Hao Z F, Liu X X, Bai L, Xie C X. Analysis of genetic diversity among 90 waxy corn landraces using fluorescent SSR markers. *Journal of Maize Sciences*, 2009, 17(1): 6-12
- [38] Wright S. Evolution and the genetics of populations. Chicago: University of Chicago Press, 1978