 DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20250929001

基于 SLAF-seq 技术划分糯质玉米自交系杂种优势群

张　垚，孔亮亮，刘俊峰，宋俏姮，董绍伦，崔　阳

（四川省农业科学院水稻高粱研究所（四川省农业科学院德阳分院），德阳 618000）

摘要：为明确糯玉米种质资源的杂种优势群划分，提升糯玉米育种效率，利用 SLAF-seq 技术对 127 份糯质玉米自交系进行进化树、主成分和群体遗传结构分析，并结合同来源姊妹系和审定品种进行深入的相互验证分析。结果表明，共获得 SLAF 标签 1129131 个和多态性 SLAF 标签 761467 个；鉴定出有效 SNP 标记 60968 个；最小等位基因频率平均值为 0.18，变化范围在 0.05~0.50；多态性信息含量平均值为 0.26，变化范围在 0.09~0.38；自交系间遗传相似系数平均值为 0.7783，变化范围在 0.7310~0.9638。结合进化树、群体遗传结构分析，将 127 份自交系划分为温热两大杂种优势群，温群含 4 个亚群，热群含 3 个亚群；33 对姊妹系中，30 对姊妹系间遗传相似系数大于 75%群体自交系间遗传相似系数；12 个审定品种中，9 个品种的双亲分别位于温、热优势群，3 个品种的双亲分别位于热群中不同亚群。本研究中温、热群间具有较强杂种优势，热群亚群间具有一定的杂种优势。研究结果可为自交系间组配和高效育种提供理论依据。

关键词：SLAF-seq；糯玉米；自交系；SNP 标记；类群划分；杂种优势群

Heterosis Groups Classification of Waxy Germplasm Maize Inbred Lines by SLAF-seq Technology

ZHANG Yao, KONG Liangliang, LIU Junfeng, SONG Qiaoheng, DONG Shaolun, CUI Yang

（*Rice and Sorghum Institute*, *Sichuan Academy of Agricultural Sciences* (*Deyang Branch of Sichuan Academy of Agricultural Sciences*), *Deyang 618000*）

Abstract: In order to increase the efficiency of waxy maize breeding and classify heterosis groups of waxy maize, using specific locus amplified fragment sequencing (SLAF-seq) technology, it was conducted that evolutionary tree analysis, principal component analysis, population genetic structure analysis of 127 waxy germplasm maize inbred lines. In consideration of sib-lines and variety, in-depth mutual confirmation analysis was conducted. The results showed that the total of 1129131 SLAF tags and 761467 polymorphic SLAF tags were obtained; 60968 valid SNP markers were identified; minor allele frequency (MAF) average value was 0.18 and range was 0.05-0.5; polymorphic information content (PIC) average value was 0.26 and range was 0.09-0.38; genetic similarity coefficient (GS) among inbred lines average value was 0.7783 and range was 0.7310-0.9638. Combining evolutionary tree analysis with population genetic structure analysis, 127 waxy germplasm maize inbred lines were divided into temperate and tropical heterosis groups. Temperate heterosis group was divided into four subgroups, while tropical heterosis group was divided into three subgroups. In 33 pairs of sib-lines, 30 pairs of sib-lines GS were more than 75% GS among all inbred lines. In 12 varieties, the parents of 9 varieties belonged to temperate and tropical heterosis groups respectively. The parents of other 3 varieties belonged to tropical heterosis subgroups respectively. There was higher heterosis between temperate and tropical heterosis groups, while there was a certain heterosis among tropical heterosis three subgroups. The research provided theoretical guidance for combining of inbred lines and efficiency breeding.

Key words: SLAF-seq; waxy maize; inbred line; SNP marker; group classification; heterosis group

糯玉米是玉米第 9 号染色体 *Wx* 基因突变后形成的一类特殊玉米，其籽粒富含支链淀粉和赖氨酸等必需氨基酸，主要用于鲜食、食品加工、生产饲料和工业原料，具有较高的经济价值[1-2]。因此，选育优良糯玉

收稿日期：2025-09-29　　**网络出版日期：**2025-12-30
URL：https: //doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250929001
第一作者研究方向为鲜食玉米遗传育种，E-mail: zhangyaoangel@163.com
通信作者：崔　阳，研究方向为鲜食玉米遗传育种，E-mail: september516@163.com
基金项目：四川省财政自主创新专项（2022ZZCX071）；国家现代农业产业技术体系四川玉米创新团队优质鲜食玉米品种选育与应用岗位（sccxtd-2026-02）；“1+9”揭榜挂帅科技攻关（1+9KJGG002）；四川省重点研发项目（2021YFYZ0017）
Foundation projects: Sichuan Provincial Finance Special Project for Independent Innovation (2022ZZCX071);Breeding and Application of High-Quality Fresh Corn Varieties, Sichuan Corn Innovation Team, National Modern Agricultural Industry Technology System (sccxtd-2026-02); “1+9” Open Competition Project of Sichuan Academy of Agricultural Sciences (1+9KJGG002); Sichuan Key Research and Development Project (2021YFYZ0017)

米品种意义重大。玉米是利用杂种优势最为典型的农作物之一，杂种优势的强弱取决于双亲之间的遗传差异。一般情况下，双亲遗传差异越大，杂种优势越强[3]。不同杂种优势群之间遗传差异较大，因此在不同类群间组配杂交种，能够显著提高获得强优势杂交种的概率[4]。

划分杂种优势群的方法有亲缘关系、形态指标、数量遗传、生理生化标记和分子标记 5 种方法[5]，其中分子标记法具有显著的优势[6-7]。随着现代生物技术的快速发展，继第一、二代分子标记之后，作为第三代分子标记的 SNP 标记，具有高通量、自动化检测高效等优点，已广泛应用于杂种优势群的划分[8-10]。在糯玉米中，Hao 等[11]利用基因芯片，筛选 2751 个 SNP 标记，按照邻接法将 110 份糯质玉米种质划分为类群 1（来源于我国东南，以通系 5 为代表）、类群 2（来源于我国西南和泰国，具有热带和亚热带遗传背景）和类群 3（来源于我国北方，以衡白 522 为代表）。史亚兴等[12]利用基因芯片，筛选 1059 个 SNP 标记，按照邻接法将 37 份糯玉米自交系划分为 Reid 群、京糯 6 群、糯 1 群、糯 2 群和 Lancaster 群。卢媛等[13]利用基因芯片，筛选 34257 个 SNP 标记，按照邻接法将 44 份糯玉米自交系划分为 5 大类群。胡俏强等[14]利用基因芯片，筛选 11100 个 SNP 标记，按照邻接法，并结合材料来源，将 90 份鲜食玉米自交系划分为温带和热带优势群。冯云敢等[15]利用基因芯片，筛选 25421 个 SNP 标记，按照邻接法将 16 份糯质玉米自交系划分为浙黑糯群、苏科糯群、美玉糯群、莫宜糯群及宜山糯群。范兢升等[16]利用基因芯片，筛选 5186 个 SNP 标记，按照邻接法将 207 份糯玉米地方品种划分为 4 个类群。李文跃等[17]利用基因芯片，筛选 14312 个 SNP 标记，按照邻接法将 96 份糯玉米自交系划分为垦粘 1 母本群、先糯父本群和垦粘 1 父本群。

虽然利用基因芯片筛选 SNP 标记划分杂种优势群已取得系列进展，但仍存在成本相对较高、通量相对较低等问题。SLAF-seq（Specific-locus amplified fragment sequencing）技术是一种简化基因组测序技术，通过构建 SLAF-seq 文库，筛选 SNP 标记，具有成本低、通量高等优点[18]。李余良等[19]利用 SLAF-seq 技术，筛选了 169128 个 SNP 标记，分析了 77 份甜玉米自交系的遗传多样性，并将其划分为 BY 群（温带血缘）和 NBY 群（亚热带血缘）。目前利用 SLAF-seq 技术划分糯质玉米自交系杂种优势群的研究较为有限，并且前人划分的糯玉米杂种优势群，缺少与材料亲缘系谱和表型相互验证的深入分析。因此，本研究利用 SLAF-seq 技术对 127 份糯质玉米自交系进行进化树和群体遗传结构分析，划分杂种优势群，并结合同来源姊妹系和审定品种，进行深入的相互验证分析，以提高分群结果的准确性，进而提升种质资源利用效率，为自交系间的科学组配和高效育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为本单位自育的糯质玉米自交系 127 份，其中编号 1~121 为糯玉米自交系，编号 122~127 为甜糯双隐性自交系（详见 https: //doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250929001，附表 1）。所有材料于 2020 年 3 月 20 日种植在四川省农业科学院德阳基地，每个材料种植 1 行，行长 3.3 m，行距 0.6 m，株距 0.33 m。

1.2 基因组 DNA 提取

当大田幼苗生长至三叶一心时取嫩叶，采用 CTAB 法提取样品 DNA，通过琼脂糖电泳和 NanoDrop 2000 微量分光光度计检测 DNA 浓度和质量。选取 DNA 条带单一、明亮、无拖尾现象，且 OD_{260}/OD_{280} 介于 1.8~2.0 之间、OD_{260}/OD_{230}＞2.0、DNA 浓度＞20 ng/μL 的 DNA 样品用于后续试验。

1.3 酶切方案确定、基因组测序、SLAF 标签及 SNP 分析

以 B73 RefGen_v4（https://ftp.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/all/GCF/000/005/005/GCF_000005005.2_B73_RefGen_v4/）为参考基因组，使用 BioPython 软件进行电子酶切和 SLAF 标签预测，确定最适酶切方案。

将各样品 DNA 依据确定的最适酶切方案进行酶切，将得到的酶切片段 3′端加 A 处理，连接 Dual-index 测序接头[20]后，进行 PCR 扩增、产物纯化、目的片段回收等过程，完成文库构建。文库构建和高通量测序由北京百迈客生物科技有限公司完成。

将测序原始数据经过 Dual-index 识别，获得各个样品的 Reads。利用软件 FastQC 进行数据质控。使用 BWA 软件将 Reads 比对到玉米 B73 RefGen_v4 基因组，统计双端 Reads 区间长度和覆盖度，确定实际可用的双端 Reads 的长度范围和数量，进而获得 SLAF 标签数量。然后使用 GATK4 软件进行变异鉴定，根据 SLAF 标签的染色体区间提取 SNP，统计多态性 SLAF 标签数量。依据最小等位基因频率（MAF，minor allele frequency）＞5%和完整度＞80%的标准过滤 SNP，筛选出有效 SNP。

1.4 数据分析

使用 R 语言计算最小等位基因频率和多态性信息含量（PIC，polymorphism information content），并用 ggplot2 包绘制直方图。使用 PLINK 软件计算自交系之间的遗传相似系数（GS，genetic similarity coefficient）矩阵[21]。采用 Phylip 软件构建邻接进化树（NJ tree，neighbor-Joining tree）[22]，设置 bootstrap 重复次数为 1000 次，利用 Figtree 软件可视化进化树。利用 GCTA 软件进行主成分分析[23]，用 R 语言 ggrepel 包和 ggplot2 包绘制主成分分析图。使用 Structure 软件进行群体遗传结构分析[24]。

2 结果与分析

2.1 测序数据统计和质量分析

通过电子酶切预测，确定选用内切酶 *Hae* III+*Hpy*166 II，回收分子量在 414~464 bp 之间的片段，预测 SLAF 标签数为 222888 个，在玉米基因组 10 条染色体上分布基本均匀，每条染色体标签数为 15911~32336 个。根据上述酶切方案进行测序，数据统计分析结果显示（详见 https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250929001，附表 2），所有样品共获得 777.71 M Reads，GC 含量平均为 46.31%，Q30 平均为 94.39%，表明测序质量较高，可用于后续试验。

2.2 SLAF 标签和 SNP 标记鉴定

将区间长度范围为 372~490 bp 的双端 Reads 作为 SLAF 标签，结果显示（表 1），共获得 1129131 个 SLAF 标签和 761467 个多态性 SLAF 标签。鉴定出的 SNP 统计结果显示（详见 https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250929001，附表 3），共提取到 2236996 个 SNP 标记，每个样品 SNP 标记的数量在 155957~915694 个之间，完整度范围为 6.97%~40.93%，杂合率范围为 3.28%~9.36%，且 78.74%的自

交系杂合率在 5.5%以下，表明各自交系基因组纯合度较高。

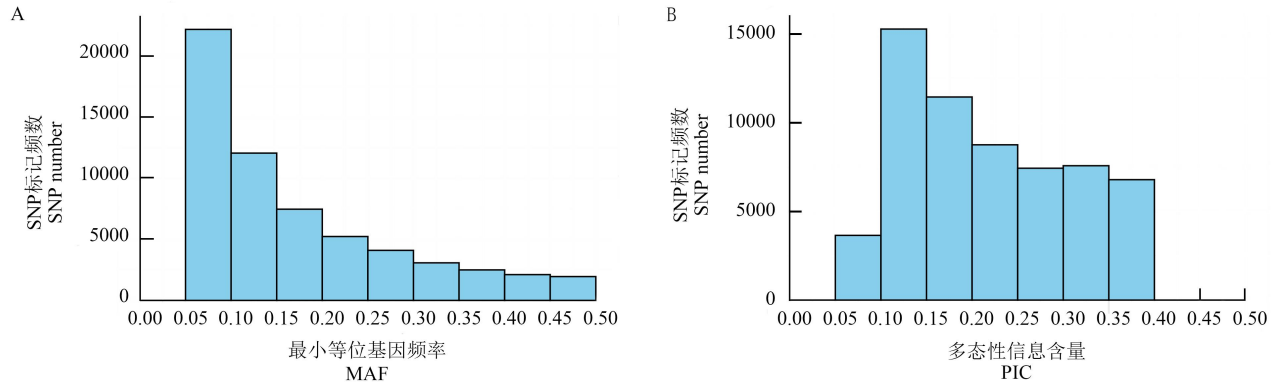
表 1 SLAF 标签和多态性 SLAF 标签在各染色体分布统计

Table 1 Summary of obtained SLAF tags and polymorphic SLAF tags on each chromosome

染色体 Chromosome	SLAF 标签数 SLAF number	多态性 SLAF 标签数 Polymorphic SLAF number
1	163705	111508
2	125774	87118
3	128512	86151
4	135421	90868
5	121457	79841
6	92459	61910
7	98133	66269
8	98342	66213
9	81562	54323
10	83766	57266

2.3 有效 SNP 标记筛选及分析

经过过滤，筛选到 60968 个有效 SNP 标记，发现在染色体上分布较为均匀，每条染色体的有效 SNP 标记范围为 4342~9182 个（详见 https: //doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250929001，附图 1）。最小等位基因频率平均值为 0.18，变化范围为 0.05~0.50，随着最小等位基因频率的增大，有效 SNP 标记频数呈下降趋势（图 1A）；在 0.05~0.10 时，SNP 标记频数最高。随着多态性信息含量增大，有效 SNP 标记频数呈先升后降趋势（图 1B），在 0.10~0.15 时，SNP 标记频数最高，之后缓慢降低；在 0.3~0.35 时，出现一个小峰值，说明存在一些中度多态性标记。多态性信息含量平均值为 0.26，变化范围在 0.09~0.38，平均值达中度多态性水平，说明自交系群体具有一定的遗传多样性。



MAF: minor allele frequency; PIC: polymorphism information content

图 1 基于最小等位基因频率（A）和多态性信息含量（B）的 SNP 标记频数分布

Fig. 1 SNP marker frequency distribution based on minor allele frequency (A) and polymorphism information content (B)

2.4 遗传相似系数分析

遗传相似系数分析结果显示（表 2），127 份糯质玉米自交系间的遗传相似系数在 0.7310~0.9638，平均值为 0.7783，中位数为 0.7762；有 5%自交系的遗传相似系数<0.7565，25%自交系的遗传相似系数<0.7682，25%自交系的遗传相似系数≥0.7849，5%自交系的遗传相似系数≥0.8061。

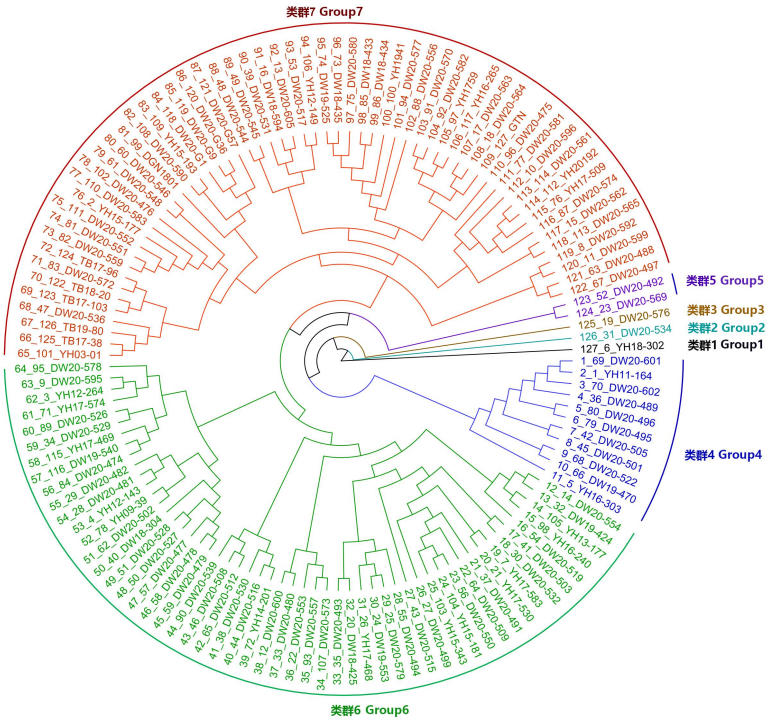
表 2 遗传相似系数频率分布

Table 2 Frequency distribution of genetic similarity coefficient

遗传相似系数 Genetic similarity coefficient	占比（%） Percentage
<0.7565	5
<0.7610	10
<0.7682	25
<0.7762	50
<0.7849	75
<0.7960	90
<0.8061	95

2.5 进化树分析

进化树分析结果显示（图 2），127 份糯质玉米自交系可划分为 7 个类群。其中类群 1~3 均仅含有 1 个自交系，类群 4 含有 11 个自交系，类群 5 含有 2 个自交系，类群 6 和 7 分别由 53 个和 58 个自交系组成。类群内平均遗传相似系数在 0.7772~0.7833 之间（表 3），均大于中位数 0.7762，其中有 3 个大于平均值，表明类群内亲缘关系较近。类群间平均遗传距离的变化范围在 0.7522~0.7910（表 4），平均值为 0.7757。类群 1~3 之间平均遗传距离均高于平均值；类群 4~7 之间，除类群 5 与类群 7 之间的平均遗传距离较大，其他均小于平均值，类群 4 与类群 7 之间的平均遗传距离最小；类群 1~3 与类群 4 的平均遗传距离均较大，其中类群 1 和类群 4 之间的平均遗传距离最大；类群 1~3 与类群 5~7 的平均遗传距离大部分高于或接近平均值。以上结果说明类群 1~3 之间亲缘关系较远，类群 4~7 之间亲缘关系较近，类群 1~3 与类群 4~7 之间亲缘关系也较远，最终使类群 1~3 的 3 个自交系独立成群。



进化树上的名称从内到外依次为进化树顺序号、材料编号、材料名称；材料编号及材料名称同附表 1；下同

The names on the phylogenetic tree from the inside to the outside are the phylogenetic tree sequence number, the material number, and the material name ; The material number and name are the same as those in supplement table1; The same as below

图 2 127 份糯质玉米自交系邻接法进化树

Fig. 2 Neighbor-joining phylogenetic tree of 127 waxy germplasm maize inbred lines

表 3 类群内平均遗传相似系数

Table 3 Average genetic similarity coefficient within the group

类群 Group	平均遗传相似系数 Average genetic similarity coefficient
类群 4 Group 4	0.7820
类群 5 Group 5	0.7833
类群 6 Group 6	0.7772
类群 7 Group 7	0.7788

表 4 类群间平均遗传距离

Table 4 Average genetic distance between groups

类群 Group	类群 2 Group 2	类群 3 Group 3	类群 4 Group 4	类群 5 Group 5	类群 6 Group 6	类群 7 Group 7
类群 1 Group 1	0.7773	0.7773	0.7910	0.7732	0.7677	0.7720
类群 2 Group 2		0.7787	0.7801	0.7780	0.7793	0.7750
类群 3 Group 3			0.7808	0.7817	0.7766	0.7782
类群 4 Group 4				0.7742	0.7690	0.7522
类群 5 Group 5					0.7747	0.7809
类群 6 Group6						0.7715

2.6 主成分分析

主成分分析结果显示（图 3），类群 4 主要分布在第 1 主成分的－0.1~0.1、第 2 主成分的 0~0.2 和第 3 主成分的－0.4~－0.1；类群 6 主要分布在第 1 主成分的 0~0.2、第 2 主成分的－0.1~0.2 和第 3 主成分的－0.1~0.2；类群 7 主要分布在第 1 主成分的－0.3~0、第 2 主成分的－0.2~0.3 和第 3 主成分的－0.1~0.2。上述 3 个类群在第 1 主成分和第 3 主成分坐标系中呈现明显分离。类群 4 和类群 6 在坐标系中均形成了一个相对集中的簇，表明类群内部的遗传相似性较高，与其他群体相比也表现出一定的遗传分化；类群 7 在坐标系中形成一个较为分散的簇，表明类群内部存在一定的遗传多样性，同时也与其他类群有明显的遗传区分。

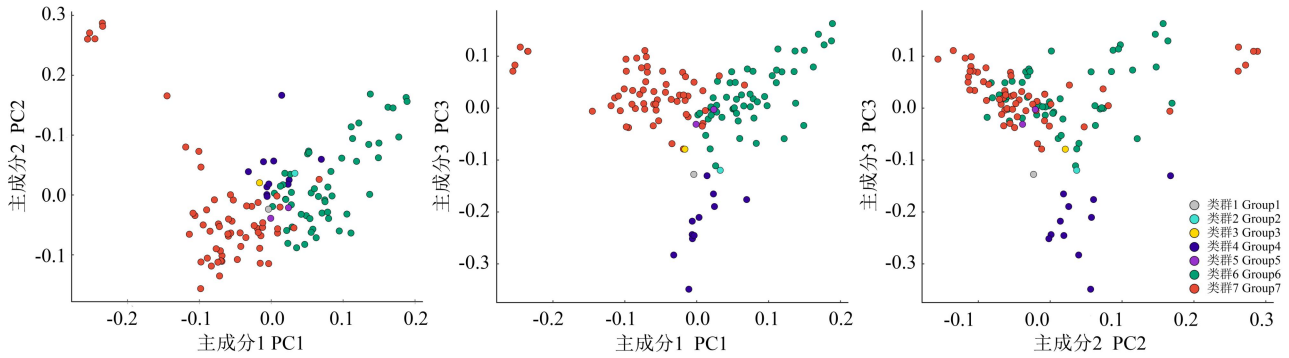


图 3 主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis

2.7 群体遗传结构分析

交叉验证错误率（CV error，cross-validation error）结果显示（图 4A），当祖先来源数 K=2 时，CV error 最小，说明本研究群体最优分群数量为 2；但在 K=7 时，CV error 出现下降趋势，因此，在 K=2~7 进行群体结构分析。结果显示（图 4B），当 K=2 时，群体遗传结构分析与进化树分析基本一致，进化树类群 1~6 和类群 7 中的 10 个自交系合并为一个类群（绿色成分>50%的自交系合并，绿色群）；类群 7 剩余的 48 个系成为另一个类群（红色群）。红色群中有 3 个自交系分别为选自泰国、中国海南和云南的商品杂交种，3 个自交系为选自中国广西忻城的地方品种，因此称红色群为热带种质群（热群），绿色群为温带种质群（温群）。随着 K 的增加，温、热群各分出一些亚群。K=3 时，温群分成绿色亚群和黄色亚群，绿色亚群对应的是进化树中大部分类群 6，黄色亚群对应的是进化树中类群 1~4 和小部分类群 6。K=7 时，温群分为绿、黄、紫、浅绿色亚群，热群分为红、蓝、粉色亚群。温群中部分自交系含有少量热带血缘，热群中部分自交系也含有少量温带血缘，主要原因一是部分自交系为商品杂交种二环系（品种自身可能含有温热种质），二是我国部分地处亚热带，造成种质资源自身的温热属性。

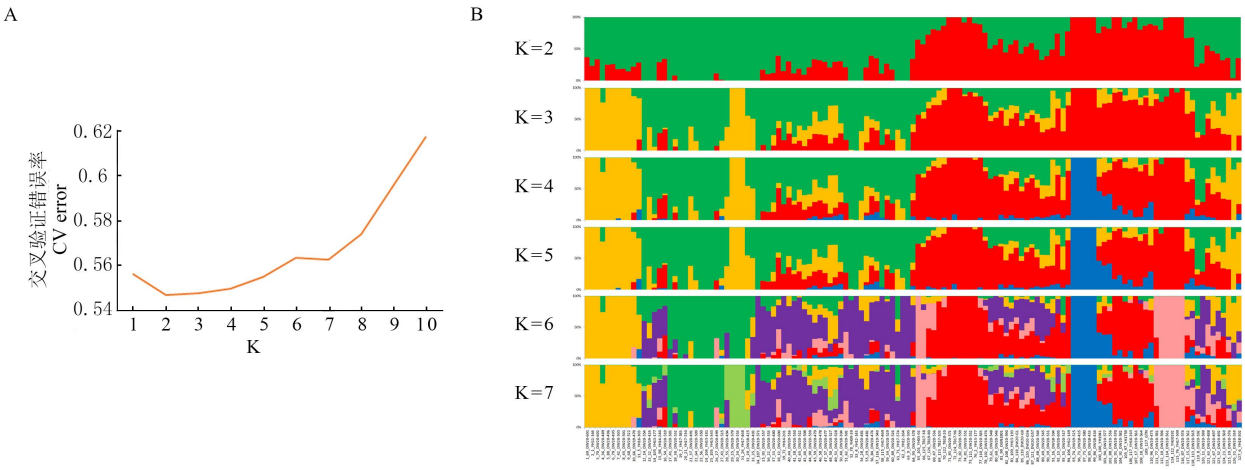


图 4 不同 K 值的交叉验证错误率（A）及群体结构分析（B）

Fig. 4 Cross-validation error rate (A) and population structure analysis (B) of different K values

各类群 Q 值（最大祖先来源比例值）分布结果显示（表 5），温、热群中 Q 值≥0.7 的自交系分别占 70.89%和 75.00%，均较多，说明大部分自交系遗传背景简单；Q 值<0.6 时，热群的自交系占比较温群高，表明热群中自交系遗传背景复杂的占比高，这与上述主成分分析中类群 7 分布分散、类群 6 分布集中的研究结果较一致。

表 5 各类群 Q 值分布

Table 5 Distribution of Q values in every groups

类群	自交系比例（%）Percentage of inbred lines				
Group	Q<0.6	0.6≤Q<0.7	0.7≤Q<0.8	0.8≤Q<0.9	Q≥0.9
温群 Temperate group	7.59	21.52	18.99	15.19	36.71
热群 Tropical group	14.58	10.42	12.50	22.92	39.58
合计 Total	10.24	17.32	16.54	18.11	37.80

2.8 同来源姊妹系分析

127 份糯质玉米自交系中共有 25 组相同来源的自交系（详见 https: //doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250929001，附表 1），每组含 2~3 份自交系。共有 33 对姊妹系，姊妹系间的遗传相似系数为 0.7755~0.9638，其中 32 对姊妹系间遗传相似系数大于中位数，30 对姊妹系间遗传相似系数大于 75%群体自交系间遗传相似系数，23 对姊妹系间遗传相似系数大于 95%群体自交系间遗传相似系数，姊妹系间遗传相似系数最大值也是群体自交系间遗传相似系数最大值。除了晋黑糯 3 号选育姊妹系（材料编号 97 和 98）分别位于温、热两群（其遗传相似系数也是倒数第二）外，其他全部位于相同群，其中，21 对姊妹系还位于进化树相邻分支。一方面说明了大部分姊妹系具有较近的亲缘关系，但杂交种二环系也有可能分离出亲缘关系相对较远的姊妹系，另一方面也反映了 SLAF 分群的准确性。

选出其中 24 对分离世代明确的姊妹系，分析结果显示（表 6），每对姊妹系均划分到相同类群。随着分离世代增加，遗传相似系数也在增大；低世代的遗传相似系数变幅相对较大，高世代的遗传相似系数变

幅相对较小。S1 代分离，有 4 对姊妹系位于进化树上相邻分支，遗传相似系数最低为 0.8474；S2 代以上，除了材料编号为 30 和 31 的姊妹系（其遗传相似系数也是倒数第三），其他全部位于进化树上相邻分支，遗传相似系数最低为 0.8367。说明 S1 代虽然分离，也有可能产生亲缘关系较近的姊妹系。

表 6 不同分离世代姊妹系的遗传相似系数

Table 6 Genetic similarity coefficient of sib-lines in different separated generation

姊妹系序号 Sib-lines number	姊妹系 1 Sib-lines 1			姊妹系 2 Sib-lines 2			分离世代 Separated generation	遗传相似系数 Genetic similarity coefficient
	材料编号 Material number	进化树顺序号 Phylogenetic tree sequence number	类群 Group	材料编号 Material number	进化树顺序号 Phylogenetic tree sequence number	类群 Group		
1	64	22	温	65	42	温	S1	0.7755
2	41	17	温	42	7	温	S1	0.7850
3	53	93	温	54	16	温	S1	0.7868
4	43	27	温	44	40	温	S1	0.7888
5	89	60	温	90	44	温	S1	0.7888
6	38	41	温	39	90	温	S1	0.7909
7	45	8	温	46	43	温	S1	0.7931
8	66	10	温	67	122	温	S1	0.8056
9	67	122	温	68	9	温	S1	0.8081
10	36	4	温	37	21	温	S1	0.8292
11	57	47	温	58	46	温	S1	0.8474
12	57	47	温	59	45	温	S1	0.8530
13	60	80	热	61	79	热	S1	0.8728
14	50	48	温	51	49	温	S1	0.8891
15	30	18	温	31	126	温	S2	0.7823
16	66	10	温	68	9	温	S2	0.8930
17	58	46	温	59	45	温	S3	0.8824
18	79	6	温	80	5	温	S3	0.9342
19	28	54	温	29	55	温	S4	0.8367
20	17	107	热	18	108	热	S4	0.8791
21	48	88	温	49	89	温	S4	0.9343
22	85	98	热	86	99	热	S4	0.9353
23	73	96	热	74	95	热	S6	0.9638
24	24	30	温	25	29	温	S7	0.9566

2.9 审定品种分析

结合近六年审定的 12 个糯或甜糯玉米品种（表 7），乌蒙雪糯 1 号、泸玉雪糯 7 号、泸紫糯 1 号、泸玉雪糯 3 号、泸玉雪糯 6 号、泸彩糯 8 号、德糯 178、川玉糯 912 和德玉糯 725 的双亲分别位于温群和热群，说明温、热杂种优势群间具有强的杂种优势。锦甜糯 198、德黑糯 959 和川玉糯 211 的双亲虽均在热群，但双亲分属不同亚群，亲本 TB17-103、YH1759（材料编号 123、97）属红色亚群，DW18-435（材料编号 73）属蓝色亚群，YH17-509、YH20192（材料编号 76、112）属粉色亚群，说明热群中这 3 个亚群之间也有较强

的杂种优势。所有品种双亲间遗传相似系数均小于中位数 0.7762，同时品种双亲 Q 值均大于 0.75 的有 7 个，说明亲本间遗传差异越大，杂种优势就越强。单亲 Q 值大于 0.75 的有 4 个。川玉糯 912 双亲 Q 值在 0.64 左右，比对照品种渝糯 7 号增产 9.80%，品质评分为 85.60，表现较好，说明温群自交系含有部分热群种质，热群自交系含有部分温群种质，有利于优良品种的育成。所有品种至少有 1 个双亲来自热群，一定程度上反映了由于四川是亚热带气候特征，在四川利用热带种质进行育种具有显著优势。大部分品种较对照品种渝糯 7 号增产，有 5 个增产幅度超过 5%；品质评分除了 2 个略低于对照，其他均超过对照，有 5 个超过 86 分，1 个超过 87 分。说明该杂优模式效果较好，可以持续利用。这些品种的育成，也反映了 SLAF 分群的准确性。

表 7 审定品种亲本及所属杂种优势群

Table 7 Heterosis group of parent of variety

品种名称 Name of variety	审定编号 Approval number	母本 Female parent			父本 Male parent			遗传相似系数 Genetic similarity coefficient	区试 Regional trial	
		编号 Number	类群 Group	Q 值 Q value	编号 Number	类群 Group	Q 值 Q value		增产（%） Yield increase	品质评分 Score of quality
乌蒙雪糯 1 号	川审玉 20190017	101	热	0.64	3	温	1.00	0.7748	2.79	85.45
泸玉雪糯 7 号	川审玉 20203010	101	热	0.64	1	温	0.77	0.7695	1.10	85.30
泸紫糯 1 号	川审玉 20203015	105	温	1.00	106	热	0.78	0.7538	－14.00	84.59
泸玉雪糯 3 号	川审玉 20200031	5	温	0.72	112	热	1.00	0.7599	－2.00	85.80
泸玉雪糯 6 号	川审玉 20200021	112	热	1.00	104	温	1.00	0.7553	－9.20	86.40
泸彩糯 8 号	川审玉 20203014	103	温	1.00	2	热	0.90	0.7627	－2.50	84.80
德糯 178	川审玉 20213013	4	温	1.00	109	热	0.57	0.7736	8.90	85.80
川玉糯 912	川审玉 20220030	101	热	0.64	6	温	0.65	0.7752	9.80	85.60
德玉糯 725	川审玉 20233004	85	热	1.00	20	温	1.00	0.7388	10.20	86.90
锦甜糯 198	川审玉 20213010	112	热	1.00	123	热	0.79	0.7716	－3.50	86.20
德黑糯 959	川审玉 20233002	73	热	1.00	97	热	0.83	0.7760	8.40	87.30
川玉糯 211	川审玉 20230034	73	热	1.00	76	热	1.00	0.7662	7.00	86.40

亲本编号同附表 1

The parental number is the same as supplement table1

3 讨论

简化基因组测序成本低，可开发出大量 SNP 标记进行群体遗传分析。本研究利用 SLAF-seq 技术，共筛选出 60968 个有效 SNP 标记，对 127 份糯质玉米自交系进行进化树和群体结构分析。前人研究发现，糯玉米自交系群体的遗传相似系数平均值为 0.53~0.68，变化范围在 0.28~1.00[12]、0.59~0.99[13]、0.55~0.99[15]；糯玉米地方品种群体的遗传相似系数平均值为 0.51，变化范围在 0.39~0.69[16]。本研究中的遗传相似系数平均值为 0.7783，变化范围在 0.7310~0.9638，与前人相比，相对较大。其原因可能在于，一是本研究中自交系之间亲缘关系较近；二是本研究中含有大量同来源姊妹系；三是 SNP 标记检测方法不同，前人研究均采用的是基因芯片，标记缺失率低，本研究利用的是简化基因组测序，标记缺失率相对较高，且大部分标记具有低度多态性（前人研究中的多态性信息含量平均值为 0.31[12, 17]和 0.28[15]，本研究中的多态性信息含量平均值为 0.26）。

进化树分群与群体结构分群，在一些研究中，两种方法划分结果是完全一致的[17]；在另一些研究中，两种方法划分结果是部分类群一致，部分类群略有不同[15]。本研究中，两种方法划分结果略有不同。在群体结构分析中，进化树类群 1~6 和类群 7 中的 10 个自交系划分为温群；进化树类群 7 剩余的 48 个系划分为热群。研究发现，类群 7 中划分为温群的 10 个自交系，全部位于 2 个混合来源（Q<0.6）自交系聚集区（进化树顺序号 79~94 和 119~122）。进化树类群 7 中相邻的热群自交系和温群自交系，具有较高的遗传相似系数，但分属温、热两个杂种优势群。可能是因为这两个自交系虽然热群种质成分相似的较少，但温群种质成分相似的较多，两者相加，最终导致这两个自交系具有较高的遗传相似系数，位于进化树上相邻分支，但分属温、热两个杂种优势群。这也解释了这些自交系位于混合来源自交系聚集区的原因。例如，进化树顺序号 119~122 的 DW20-592、DW20-599、DW20-488 和 DW20-497，分别含 22%、27%、55%和 46%的热群种质成分（DW20-488 为热群自交系，其他为温群），但 DW20-488 与 DW20-592、DW20-599、DW20-497 的遗传相似系数高达 0.7984、0.8108、0.8216，均大于 75%群体自交系间遗传相似系数。

用热带亚热带种质改良温带自交系，是扩宽遗传基础的一种重要方法[25-27]。史俊鹏[28]研究也发现，以黄早四和昌 7-2 为代表的黄改系含有广泛的热带血缘。在热带玉米育种中使用温带自交系，可以增加热带杂种优势群之间的产量配合力[29]。本研究中部分品种所使用的亲本，也存在温热群种质相互改良的情况，且品种表现也均较好，也说明这种改良有利于优良杂交种选育。

糯玉米杂种优势群的划分，不同学者的分类依据各异。有的参照普通玉米杂种优势群[12]，有的基于优良糯玉米自交系、系列品种或地方品种[12, 15, 17]，也有依据温热带种质进行划分[14]。本研究利用 SLAF-seq 技术，对 127 份糯质玉米自交系进行进化树和群体遗传结构分析，将 127 份自交系划分为温、热两大杂种优势群，温群含 4 个亚群，热群含 3 个亚群，并结合同来源姊妹系和审定品种进行深入的相互验证分析，以提高分群结果的准确性。本研究中温、热群间具有较强杂种优势，热群亚群间具有一定的杂种优势。研究结果为自交系间的科学组配和高效育种提供理论依据。

参考文献

[1] 宋同明. 发展我国特用玉米产业的意义、潜力与前景. 玉米科学, 1996(4): 6-11

Song T M. The significance, potential and prospect of special maize industry development in China. Journal of Maize Sciences, 1996(4): 6-11

[2] 谢孝颐, 蔡志飞, 印志同, 陈国清, 陆虎华, 陆冬梅. 糯玉米育种概论. 玉米科学, 2003(S2): 58-67

Xie X Y, Cai Z F, Yin Z T, Chen G Q, Lu H H, Lu D M. Waxy maize breeding introduction. Journal of Maize Sciences, 2003(S2): 58-67

[3] 沈锦根, 胡加如, 薛林, 印志同. 江苏鲜食糯玉米育种杂种优势群及杂优模式分析. 江苏农业学报, 2007, 23(5): 401-404

Shen J G, Hu J R, Xue L, Yin Z T. Analyses of heterotic groups and heterosis mode of waxy maize in Jiangsu province. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2007, 23(5): 401-404

[4] 王磊, 谢淑芹, 焦宏业, 史明山, 史丽丽, 孙海昆. 玉米主要杂种优势类群特点及杂种优势模式利用. 河北农业科学, 2011, 15(11): 54-56

Wang L, Xie S Q, Jiao H Y, Shi M S, Shi L L, Sun H K. Characteristics of main maize heterotic groups and heterosis utilization modes. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2011, 15(11): 54-56

[5] 郑德刚, 金益, 王立丰, 王振华. 玉米自交系划分到杂种优势群的方法. 东北农业大学学报, 2005, 36(1): 1-4

Zheng D G, Jing Y, Wang L F, Wang Z H. Methods of classification of maize inbred lines into hererotic groups. Journal of Northeast Agricultural University, 2005, 36(1): 1-4

[6] Lu Y L, Yan J B, Guimarães C T, Taba S, Hao Z F, Gao S B, Chen S J, Li J S, Zhang S H, Vivek B S, Magorokosho C, Mugo S, Makumbi D, Parentoni S N, Shah T, Rong T Z, Crouch J H, Xu Y B. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 120(1): 93-115

[7] Xie C X, Zhang S H, Li M S, Li X H, Hao Z F, Bai L, Zhang D G, Liang Y H. Inferring genome ancestry and estimating molecular relatedness among 187 Chinese maize inbred lines. Journal of Genetics and Genomics, 2007, 34(8): 738-748

[8] 吴金凤, 宋伟, 王蕊, 田红丽, 李雪, 王凤格, 赵久然, 蔚荣海. 利用 SNP 标记对 51 份玉米自交系进行类群划分. 玉米科学, 2014, 22(5): 29-34

Wu J F, Song W, Wang R, Tian H L, Li X,Wang F G, Zhao J R, Wei R H. Heterotic grouping of 51 maize inbred lines by SNP markers. Journal of Maize Sciences, 2014, 22(5): 29-34

[9] 姜思奇, 郭瑞, 张敖, 赵艳贺, 时免免, 邓丽霞, 崔震海, 阮燕晔. 利用核心SNP标记划分辽宁省常用玉米自交系杂种优势群的研究. 玉米科学, 2018, 26(4): 17-23

Jiang S Q, Guo R, Zhang A, Zhao Y H, Shi M M, Deng L X, Cui Z H, Ruan Y Y. Heterotic grouping by core SNP markers for maize inbred lines widely used in Liaoning province. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(4): 17-23

[10] 贺囡囡, 冯云敢, 蒙云飞, 韦爱娟, 弓雪, 卢生乔, 韦桂旺, 吕巨智. 利用SNP标记及配合力划分超甜玉米自交系的杂种优势群. 植物遗传资源学报, 2021, 22(1): 165-173

He N N, Feng Y G, Meng Y F, Wei A J, Gong X, Lu S Q, Wei G W, Lyu J Z. Classifying heterotic groups of super-sweet corn inbred lines by combining ability and SNP markers. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(1): 165-173

[11] Hao D R, Zhang Z L, Cheng Y J, Chen G Q, Lu H H, Mao Y X, Shi M L, Huang X L, Zhou G F, Xue L. Identification of genetic differentiation between waxy and common maize by SNP genotyping. PLoS ONE, 2015, 10(11): e0142585

[12] 史亚兴, 卢柏山, 宋伟, 徐丽, 赵久然. 基于 SNP 标记技术的糯玉米种质遗传多样性分析. 华北农学报, 2015, 30(3): 77-82

Shi Y X, Lu B S, Song W, Xu L, Zhao J R. Genetic diversity analysis of waxy corn inbred lines by single nucleotide polymorphism(SNP) markers. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2015, 30(3): 77-82

[13] 卢媛, 韩晴, 艾为大, 施标, 王义发, 潘春丹, 沈雪芳. 基于 SNP 标记的糯玉米种质资源遗传多样性分析. 玉米科学, 2020, 28(3): 44-51

Lu Y, Han Q, Ai W D, Shi B, Wang Y F, Pan C D, Shen X F. Genetic diversity of waxy maize germplasm revealed by SNP-chips. Journal of Maize Sciences, 2020, 28(3): 44-51

[14] 胡俏强, 周玲, 潘玖琴, 吉善良, 黄少华, 周安来, 孙雪花, 郭华, 赵涵, 戴惠学. 基于玉米 50K 芯片分析鲜食玉米温-热带杂种优势模式及其育种利用. 江苏农业科学, 2021, 49(5): 62-66

Hu Q Q, Zhou L, Pan J Q, Ji S L, Huang S H, Zhou A L, Sun X H, Guo H, Zhao H, Dai H X. Fresh maize heterosis mode analysis by maize 50K chip and

using in breeding. Journal of Jiangsu Agricultural Sciences, 2021, 49(5): 62-66

[15] 冯云敢, 蒙云飞, 韦爱娟, 韦桂旺, 贺囡囡. 基于 SNP 标记的甜糯双隐、糯玉米自交系杂种优势类群划分. 分子植物育种, 2025, 23(8): 2566-2572
Feng Y G, Meng Y F, Wei A J, Wei G W, He N N. Classifying heterotic grouping of sweet-waxy double hidden maize, waxy maize inbred lines by SNP markers. Molecular Plant Breeding, 2025, 23(8): 2566-2572

[16] 范競升, 谢和霞, 谢小东, 周海宇, 程伟东, 覃兰秋, 江禹奉. 基于 SNP 标记揭示广西糯玉米地方品种的遗传多样性与群体遗传结构. 植物遗传资源学报, 2023, 24(3): 661-670
Fan J S, Xie H X, Xie X D, Zhou H Y, Cheng W D, Qin L Q, Jiang Y F. Exploring the genetic diversity and population structure of Guangxi waxy maize landraces based on SNP markers. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(3): 661-670

[17] 李文跃, 于滔, 曹士亮, 马雪娜, 唐贵, 高利, 杨耿斌. 基于 SNP 芯片对 96 份糯玉米自交系遗传多样性分析. 作物杂志, 2025(2): 74-78
Li W Y, Yu T, Cao S L, Ma X N, Tang G, Gao L, Yang G B. Genetic diversity analysis of 96 glutinous corn inbred lines based on SNP chip. Crops, 2025(2): 74-78

[18] Sun X W, Liu D Y, Zhang X F, Li W B, Liu H, Hong W G, Jiang C B, Guan N, Ma C X, Zeng H P, Xu C H, Song J, Huang L, Wang C M, Shi J J, Wang R, Zheng X H, Lu C Y, Wang X W, Zheng H K. SLAF-seq: An efficient method of large-scale *de novo* SNP discovery and genotyping using high-throughput sequencing. PLoS ONE, 2013, 8(3): e58700

[19] 李余良, 索海翠, 韩福光, 刘建华, 胡建广, 高磊, 李武. 基于 SLAF-seq 技术分析甜、糯玉米种质遗传多样性. 玉米科学, 2019, 27(4): 71-78
Li Y L, Suo H C, Han F G, Liu J H, Hu J G, Gao L, Li W. Analysis of genetic diversity of sweet and wax corn germplasms using SLAF-seq technology. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(4): 71-78

[20] Kozich J J, Westcott S L, Baxter N T, Highlander S K, Schloss P D. Development of a dual-index sequencing strategy and curation pipeline for analyzing amplicon sequence data on the MiSeq Illumina sequencing platform. Applied and EnvironmEntal Microbiology, 2013, 79(17): 5112-5120

[21] Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, Thomas L, Ferreira M A R, Bender D, Maller J, Sklar P, Bakker P I W, Daly M J, Sham P C. PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. American Journal of Human Genetics, 2007, 81(3): 559-575

[22] Retief J D. Phylogenetic analysis using PHYLIP. Methods in Molecular Biology, 2000, 132: 243-258

[23] 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

[24] 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

[25] Fan X M, Zhang Y D, Jeffers D P, Bi Y Q, Kang M S, Yin X F. Combining ability of yellow lines derived from CIMMYT populations for use in subtropical and tropical midaltitude maize production environments. Crop Science, 2018, 58(1): 169-179

[26] Yao W H, Zhang Y D, Kang M S, Chen H M, Liu L, Yu L J, Fan X M. Diallel analysis models: A comparison of certain genetic statistics. Crop Science, 2013, 53(4): 1481-1490

[27] Chen H M, Zhang Y D, Jiang F Y, Huang Y X, Yao W H, Chen X H, Kang M S, Fan X M. Genetic and heterosis analyses using hayman′s six-generation model for grain yield and yield components in maize. Crop Science, 2015, 55(3): 1006-1016

[28] 史俊鹏. 玉米育种群体重要农艺性状遗传基础解析. 北京: 中国农业大学, 2017
Shi J P. Genetic basis of important agronomic traits in maize breeding population. Beijing: China Agricultural University, 2017

[29] Guo R, Chen J F, Petroli C D, Pacheco A, Zhang X C, San V F, Hearne S J, Dhliwayo T. The genetic structure of CIMMYT and U.S. inbreds and its implications for tropical maize breeding. Crop Science, 2021, 61(3): 1666-1681