

文章编号: 1005-0906(2007)05-0022-06

玉米人工合成群体 S_2 遗传变异 SSR 标记评估

秦 燕, 杨克诚, 任 伟

(四川农业大学玉米研究所 / 作物基因资源与遗传改良教育部重点实验室, 四川 雅安 625014)

摘 要: 本研究利用 SSR 标记技术分析 2 个玉米人工合成群体 S_2 分子水平的遗传变异, 为群体合成及自交后代的选择提供一定理论依据。结果表明, 40 对引物在 2 个群体 S_2 中共扩增出 420 个等位位点, 每个 SSR 座位的等位基因数目为 3~25 个, 平均为 10.5 个。GP-5 S_2 的多态位点数、多态位点比例、基因型数、变异系数、基因杂合度等均大于 GP-4 S_2 , 表明 GP-5 S_2 入选株系的遗传变异较 GP-4 S_2 大。遗传距离比较表明, 不同群体 S_2 间平均遗传距离大于群体内株系间平均遗传距离, 群体内株系间平均遗传距离又远远大于株系内个体间平均遗传距离。根据遗传距离, 可将 60 个单株分为 5 个大类 10 个亚类, GP-4 S_2 部分株系和 GP-5 S_2 部分株系聚在同一亚类, 表明 GP-4 S_2 和 GP-5 S_2 的部分株系可能有相似的遗传背景。因此, 玉米人工合成群体亲本材料的选择应将田间鉴定与 SSR 检测结合, 并根据育种目标确定合成材料的多少, 而在自交后代选择中则应侧重系间选择。

关键词: 玉米; SSR 标记; 遗传变异**中图分类号:** S513.024**文献标识码:** A

Genetic Variation Evaluation Among the S_2 of Synthetic Maize Populations by SSR Molecular Markers

QIN Yan, YANG Ke-cheng, REN Wei

(Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Key Laboratory of Crop Genetic Resources and Improvement, Ministry of Education, Ya'an 625014, China)

Abstract: In this study, the genetic variation among the S_2 of 2 synthesized maize populations were evaluated based on the data of SSRs. On the 40 SSR loci, a total of 420 alleles were detected in the S_2 of 2 populations. At each locus, 3 to 25 alleles could be detected, with an average of 10.5. The indexes including polymorphic site number, ratio of polymorphic sites, genotype number and mean gene heterozygosity in the S_2 of GP-5 were all higher, so there was more genetic variation in the S_2 of GP-5. The mean genetic distance between the S_2 of GP-4 and GP-5 was higher than that among the 20 strains, and the latter was much higher than that among different individuals in the same strain. The S_2 of 2 populations were classified into 5 groups and 10 subgroups according to genetic distance, some strains from the S_2 of GP-4 and GP-5 were classified into a same subgroups, it indicated that these strains may have the same genetic backgrounds. It was necessary both to do field identification and SSR detection when selecting materials to synthesize maize population, and the number of materials was according to the breeding aim. When selecting lines from populations, strains selecting must be emphasized particularly.

Key words: Maize; SSR marker; Genetic variation**收稿日期:** 2007-07-12**基金项目:** 国家科技攻关计划(2004BA525B04)、教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT0453)、四川省玉米育种攻关项目**作者简介:** 秦 燕(1981-), 女, 四川隆昌人, 硕士, 主要从事玉米遗传育种研究。E-mail: qinyan33@163.com
杨克诚为本文通讯作者。Tel: 0835-2882465

分子标记的发展为在 DNA 水平上研究种质的遗传变异提供了新的工具。RFLP、RAPD、SSR、AFLP 等分子标记先后被用于玉米遗传变异的研究, 并认为 SSR 标记更适合玉米遗传变异分析。Marilyn 利用 SSR 标记检测了 7 个 CIMMYT 群体和 57 个玉米自交系的遗传多样性, 群体和自交系都表现了较高的遗传多样性。Lori 利用 SSR 标记分析了 448 个样本的遗传变异, 样本包括构建爱阿华抗螟综合种和爱

阿华坚秆综合种的 28 个亲本材料,以及这 2 个群体经 RRS 改良的第 0、1、3、6、9、12、15 轮每轮每个群体各 30 个单株。结果表明,构成群体的亲本材料表现较高的遗传变异,且随着改良轮次的增加群体的遗传变异逐渐减小。Kevin 等通过单独的全同胞选择和全同胞选择与自交选择结合 2 种方法,比较其对 12 个玉米群体对条斑病抗性的改良效果。结果表明,后一种方法能更好地提高这些群体对玉米条斑病的抗性及其他性状的改良,并且对产量性状也没有消极的影响。夏九成和魏昕分别对墨白 964 群体经 4 轮和 5 轮控制双亲混合选择的改良效果进行研究。结果表明,群体内的遗传差异随着选择轮数的增加呈下降趋势。段运平等利用 SSR 分子标记分析了 27 个 CIMMYT 玉米群体和中国玉米群体的遗传多样性及其之间的遗传关系。结果表明,来自 CIMMYT 群体的多态性位点总数比国内适应群体的略高,说明热带、亚热带玉米种质含有更多的特异基因。张建辉等对 5 个玉米人工合成群体进行了系统研究。结果表明,群体内个体间存在较丰富的遗传变异,群体间差异更为明显,其中群体 GP-4 和 GP-5 有较大利用潜势。玉米育种工作者已对不同群体自交后代的遗传变异进行了较多研究,但对群体自交后代尚缺乏系统分析与评估。本研究在张建辉研究的基础上,从群体 GP-4 和 GP-5 的 S₂ 切入,从分子水平探讨群体自交后代的遗传变异。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

供试群体 GP-4 和 GP-5 分别由四川农业大学玉米研究所和四川省农科院作物所合成。在 GP-4 和 GP-5 S₂ 中各选来自不同基本株且田间表现优良的 10 个株系,每个株系取 3 个单株,共计 60 个单株。GP-4 和 GP-5 S₂ 各 10 个株系的 30 个单株分别简称 GP-4 S₂ 和 GP-5 S₂(下同)。GP-4 S₂ 10 个株系编号为 55、57、59、65、67、73、77、79、85、89,GP-5 S₂ 10 个株系编号为 91、93、103、105、107、109、115、125、131、133。

1.2 DNA 的提取与 SSR 扩增

取 60 个单株的叶片,按 Saghai-Maroo 提出的 CTAB 法提取并纯化 DNA。PCR 反应体系为 15 μL: 1 × buffer, 2.5 mmol/L MgCl₂, 150 μmol/L dNTP, 0.25 μmol/L SSR 引物, 1U Taq 酶, 50 ng DNA 模板。扩增程序为: 94℃ 5 min 预变性; 94℃ 1 min, 55℃ 1 min, 72℃ 1 min, 35 个循环; 72℃ 延伸 10 min。PCR 扩增

完成后,产物在功率为 70 W 的 6% 聚丙烯酰胺变性凝胶电泳 1 h 后银染。

1.3 数据分析

根据 PCR 扩增结果,在相同迁移位置有带记为“1”,无带记为“0”,缺失数据记为“9”,建立数据库。用 Excel 计算 GP-4 S₂ 和 GP-5 S₂ 多态位点数、多态位点比例、基因型数、基因型频率、基因平均杂合度等。用 NTSYSpc 2.1 软件计算遗传距离,并按 UPGMA 进行聚类。

按根井正利提出的公式计算基因杂合度: $h=1-\sum f_i^2$ (h 代表杂合度, f_i 代表第 i 等位基因频率),

由下列公式计算各位点的基因平均杂合度: $H=\sum_{j=1}^r h_j/r$

(式中 r 代表扩增位点, h_j 代表第 j 基因杂合度)。根据 Nei 的公式计算遗传相似系数 (GS_{ij}) 和遗传距离 (GD_{ij}), $GS_{ij}=2N_{ij}/(N_i+N_j)$, $GD_{ij}=1-GS_{ij}$ (N_{ij} 是材料 i 和材料 j 共有的条带数, N_i 、 N_j 分别是材料 i 和材料 j 的总带数)。株系间平均遗传距离是 2 个株系内各单株间遗传距离的均数,群体内株系间平均遗传距离为 10 个株系间遗传距离的均数。

2 结果与分析

2.1 群体自交后代多态位点及基因型种类比较

本试验从 95 对引物中共筛选出 40 对扩增条带清晰、具明显多态性的共同引物,这些引物平均分布于供试材料的 10 条染色体上(表 2)。计算或计数得 GP-4 S₂ 和 GP-5 S₂ 的各项参数(表 1),由表 1 可知 40 对引物在 2 个群体 S₂ 中共扩增出 420 个等位位点,每个 SSR 座位的等位基因数目为 3~25 个,平均为 10.5 个,且 GP-5 S₂ 的多态位点数、多态位点比例、基因型数、变异系数等均大于 GP-4 S₂,表明 GP-5 S₂ 入选株系的遗传变异较 GP-4 S₂ 大。

从表 1 还可看出,用同一引物检测 2 个群体自交后代,或表现不同基因型,或同一基因型具有不同的频率。如 phi308707 在 GP-4 S₂ 中有 9 种基因型,在 GP-5 S₂ 中则有 13 种基因型,其中只有 1 种基因型在 2 个群体中是相同的,该基因型在 2 个群体自交后代中的频率分别为 3.33% 和 20%,表明同一位点在不同群体内自交后代的基因频率是不同的,从而导致各种基因型的种类和比例出现差异。

2.2 群体自交后代间基因杂合度比较

计算 GP-4 S₂ 和 GP-5 S₂ 的基因平均杂合度 H (表 2)。由表 2 可知,同一引物在不同群体自交后代中检测到的基因杂合度有较大差异,表明每个等位

位点在不同群体自交后代中的基因频率不同。在 40 对引物中有 27 对引物的基因平均杂合度 GP-5 S₂ 大于 GP-4 S₂, 且 GP-5 S₂ 的基因平均杂合度在 40 对引物中的均数也大于 GP-4 S₂, 表明 GP-5 S₂ 的基

因杂合度大于 GP-4 S₂。因此, GP-5 S₂ 的基因平均杂合度高, 不仅表明 GP-5 S₂ 入选株系的遗传组成较丰富, 同时表明 GP-5 自交后代的纯合速率可能比 GP-4 慢。

表 1 GP-4 S₂、GP-5 S₂ 扩增位点数、多态位点数、多态位点比例及基因型数

Table 1 Amplified number, polymorphicsite number, ratio of polymorphic sites and genotype number of GP-4 S ₂ and GP-5 S ₂										
群体 S ₂ 后代 Population S ₂ progenies	扩增位点数 Amplified NO.					多态位点数 Polymorphicsite NO.				
	最小值	最大值	总 和	平 均	变异系数(%)	最小值	最大值	总 和	平 均	变异系数(%)
	Min	Max	Total	Mean	CV	Min	Max	Total	Mean	CV
GP-4 S ₂	3	25	420	10.55	0.441	2	21	353	8.83	0.5
GP-5 S ₂	3	25	420	10.55	0.441	3	25	357	8.93	0.49

群体 S ₂ 后代 Population S ₂ progenies	多态位点比例(%) Ratio of polymorphic sites					基因型数 Genotype NO.				
	最小值	最大值	总 和	平 均	变异系数(%)	最小值	最大值	总 和	平 均	变异系数(%)
	Min	Max	Total	Mean	CV	Min	Max	Total	Mean	CV
GP-4 S ₂	33.3	100	3 317	82.9	0.209	2	17	320	8.000	0.461
GP-5 S ₂	47.1	100	3 398	85.0	0.169	3	19	387	9.675	0.494

表 2 GP-4 S₂、GP-5 S₂ 基因杂合度
Table 2 The genetic heterosity of GP-4 S₂ and GP-5 S₂

编 号	标 记	染色体	H	H	编 号	标 记	染色体	H	H
No.	SSR marker	Chromosome	GP-4 S ₂	GP-5 S ₂	No.	SSR marker	Chromosome	GP-4 S ₂	GP-5 S ₂
1	phi339017	1.03	0.645	0.741	21	phi085	5.06	0.858	0.843
2	phi109275	1.03	0.838	0.858	22	bnlg391	6.01	0.939	0.955
3	phi011	1.09	0.773	0.789	23	phi031	6.04	0.868	0.865
4	phi308707	1.10	0.762	0.832	24	phi078	6.05	0.813	0.829
5	phi96100	2.01	0.721	0.836	25	phi299852	6.07	0.705	0.713
6	phi083	2.04	0.896	0.842	26	phi089	6.08	0.868	0.882
7	bnlg1909	2.05	0.892	0.851	27	phi034	7.02	0.918	0.909
8	phi101049	2.10	0.722	0.798	28	phi328175	7.04	0.851	0.822
9	phi104127	3.01	0.871	0.901	29	phi069	7.05	0.786	0.796
10	phi374118	3.02	0.858	0.871	30	umc1304	8.02	0.725	0.823
11	phi029	3.04	0.785	0.774	31	phi100175	8.03	0.925	0.939
12	phi102228	3.06	0.897	0.885	32	phi015	8.08	0.863	0.882
13	phi213984	4.01	0.895	0.840	33	phi233376	8.09	0.886	0.824
14	phi093	4.08	0.579	0.447	34	phi068	9.01	0.827	0.805
15	umc1109	4.10	0.826	0.833	35	phi032	9.04	0.415	0.478
16	phi076	4.11	0.733	0.876	36	umc1104	9.07	0.775	0.817
17	phi006	4.11	0.892	0.911	37	phi059	10.02	0.578	0.727
18	nc130	5.00	0.747	0.822	38	phi063	10.02	0.819	0.848
19	phi008	5.03	0.715	0.785	39	umc1152	10.02	0.668	0.764
20	phi087	5.06	0.897	0.892	40	umc1061	10.06	0.726	0.875
Mean	GP-4 S2	0.794			Mean	GP-5 S2	0.820		

2.3 遗传距离

对 SSR 引物的扩增结果按 Nei 的方法, 利用 NTSYSp_c 2.1 软件计算个体间遗传距离, 并据此算出各株系间和株系内的平均遗传距离(表 3), 对角线

上数据表示株系内 3 个单株的平均遗传距离。再由表 3 数据计算可得 2 个群体 S₂ 间平均遗传距离为 0.609, 株系间平均遗传距离为 0.532, 株系内平均遗传距离为 0.065。比较可知, 不同群体 S₂ 间平均遗传

距离大于群体内株系间平均遗传距离, 群体内株系间平均遗传距离又远远大于株系内个体间平均遗传距离。表明, 不同群体自交后代间遗传差异大于群体内株系间, 群体内株系间遗传差异又远远大于株系内个体间。

表 3 GP-4 S₂、GP-5 S₂ 各株系平均遗传距离
Table 3 Average genetic distances of 20 strains of GP-4 S₂ and GP-5 S₂

	55	57	59	65	67	73	77	79	85	89	91	93	103	105	107	109	115	125	131	133
55	0.067																			
57	0.402	0.045																		
59	0.458	0.357	0.102																	
65	0.553	0.521	0.486	0.087																
67	0.571	0.509	0.521	0.287	0.059															
73	0.657	0.679	0.576	0.684	0.560	0.072														
77	0.533	0.439	0.471	0.440	0.397	0.556	0.052													
79	0.643	0.716	0.653	0.667	0.614	0.494	0.577	0.050												
85	0.689	0.706	0.552	0.743	0.676	0.432	0.536	0.509	0.050											
89	0.618	0.521	0.491	0.492	0.463	0.597	0.466	0.597	0.370	0.049										
91	0.587	0.562	0.549	0.547	0.598	0.787	0.443	0.602	0.600	0.357	0.045									
93	0.706	0.597	0.607	0.560	0.610	0.714	0.527	0.809	0.672	0.464	0.409	0.069								
103	0.517	0.604	0.642	0.738	0.729	0.638	0.552	0.656	0.562	0.616	0.552	0.536	0.069							
105	0.819	0.828	0.730	0.824	0.674	0.569	0.763	0.702	0.604	0.683	0.719	0.633	0.630	0.074						
107	0.721	0.627	0.578	0.542	0.537	0.643	0.669	0.670	0.604	0.542	0.602	0.478	0.725	0.400	0.045					
109	0.610	0.677	0.597	0.712	0.781	0.452	0.563	0.546	0.486	0.589	0.564	0.646	0.533	0.555	0.558	0.082				
115	0.491	0.446	0.514	0.589	0.577	0.622	0.456	0.562	0.638	0.543	0.472	0.499	0.524	0.715	0.526	0.499	0.112			
125	0.676	0.657	0.596	0.708	0.704	0.623	0.646	0.576	0.623	0.680	0.562	0.736	0.719	0.583	0.578	0.536	0.591	0.033		
131	0.611	0.568	0.598	0.521	0.468	0.732	0.544	0.674	0.701	0.563	0.557	0.549	0.620	0.730	0.564	0.685	0.516	0.487	0.109	
133	0.560	0.467	0.494	0.508	0.531	0.662	0.492	0.623	0.724	0.461	0.396	0.501	0.620	0.617	0.559	0.587	0.463	0.439	0.513	0.055

2.4 聚类分析

表 4 GP-4 S₂、GP-5 S₂ 60 个单株 SSR 聚类结果
Table 4 Groups of 60 individuals from GP-4 S₂, GP-5 S₂ calculated from SSR markers

类群 Groups	亚类 Subgroups	S ₂ 单株 S ₂ individuals
I	I-1	55-1、55-2、55-3、57-1、57-2、57-3、59-1、59-2、59-3、
	I-2	115-1、115-2、115-3
	I-3	65-1、65-2、65-3、67-1、67-2、67-3、77-1、77-2、77-3
	I-4	89-1、89-2、89-3、91-1、91-2、91-3、93-1、93-2、93-3、133-1、133-2、133-3
II	II-1	125-1、125-2、125-3
	II-2	131-1、131-2、131-3
III	III-1	73-1、73-2、73-3、85-1、85-2、85-3、109-1、109-2、109-3
	III-2	79-1、79-2、79-3
IV		103-1、103-2、103-3
V		105-1、105-2、105-3、107-1、107-2、107-3

根据个体间遗传距离, 按 UPGMA 进行聚类分析(图 1)。可看出以遗传距离 0.602 为阈值, 可将 60 个单株分为 5 个大类; 再以 0.49 为阈值, 又可将第 I 类划分为 4 个亚类, 将第 II 类和第 III 类各划分为 2 个亚类, 各类包括的单株见表 4。由图 1 及表 4 可知, 株系内 3 个单株均聚在一起, 表明同一株系内个体间遗传差异较小。GP-4 S₂ 的 30 个单株主要分布在第 I 和第 III 类, 而 GP-5 S₂ 的 30 个单株则在 5 个大类中均有分布, 表明群体 GP-5 S₂ 的遗传变异可能较 GP-4 S₂ 更为丰富。在第 I-4 亚类中, GP-4 S₂

的 89 株系和 GP-5 S₂ 的 91、93、133 株系聚在一起, 在第Ⅲ-1 亚类中, GP-4 S₂ 的 73、85 株系和 GP-5 S₂ 的 109 株系也聚在一起, 表明 GP-4 S₂ 和 GP-5 S₂ 的部分株系可能有相似的遗传背景。

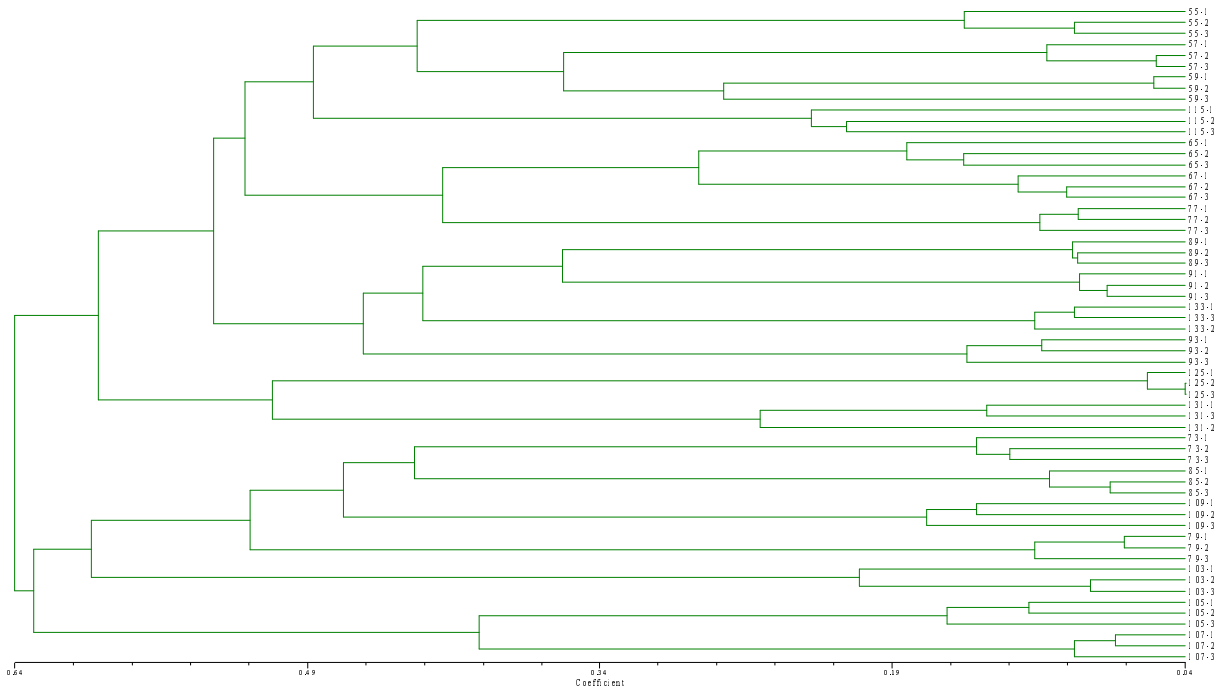


图 1 GP-4 S₂、GP-5 S₂ 60 个单株 SSR 聚类图

Fig.1 Dendrogram 60 individuals from GP-4 S₂, GP-5 S₂ calculated based on genetic distance from SSR markers

3 讨 论

群体改良和种质创新必须遵循杂种优势群和杂种优势模式的原理。20 世纪 80 年代中期以后, CIMMYT 调整了研究方向和技术路线, 把群体合成与玉米杂交种选育相结合, 合成的群体具有血缘和杂优模式清晰的突出特点。本研究结果表明, GP-4 S₂ 部分株系与 GP-5 S₂ 部分株系聚在同一亚类, 说明它们之间可能有相似的遗传背景。因此, 仅凭田间鉴定结果作为合成群体材料选择的依据, 很可能造成合成群体血缘和杂种优势模式的交叉。所以, 人工合成育种用群体, 尤其是合成多个群体, 选材时应将田间鉴定与分子标记检测结合, 确保所选材料属于同一类群, 避免合成群体的血缘混杂, 以利群体间相互改良, 提高育种效率。另一方面, 也可根据对群体自交后代遗传变异评估结果和自交后代的田间表现及配合力表现选择无血缘交叉的优良自交后代重组形成子群体, 再进一步开展群体间的改良工作。

群体的遗传基础决定其自交后代的变异程度。本研究结果表明, GP-5 S₂ 遗传变异较 GP-4 S₂ 大, 有利于自交后代的选择。究其原因, 发现合成 GP-5 的亲本材料较 GP-4 多 3 个, 这可能是 GP-5 S₂ 遗传

变异高于 GP-4 S₂ 的主要原因。因此, 合成群体亲本材料的多少与群体自交后代的遗传变异有密切关系。但基因杂合度分析表明, GP-5 S₂ 纯合速率较 GP-4 S₂ 慢。所以合成群体材料的多少, 应根据育种目标来确定。从本研究结果看, 短期育种目标选材宜采取少而精的策略, 中长期育种目标合成群体的材料则可适当放宽一些。

本研究结果表明, 群体内株系间的遗传差异远远大于株系内个体间遗传差异。由于本研究不同 S₂ 株系来自群体不同基本株, 故群体内基本株间遗传差异较大。因此, 在利用群体选系时, 应多选优良基本株, 侧重系间选择, 并在自交的同时进行配合力测定, 以加快育种进程。

参考文献:

[1] Dubreuil P, Dufour P, Krejci E, et al. Organization of RFLP diversity among inbred lines of maize representing the most significant heterotic groups[J]. Crop Sciences, 1996, 36: 790-799.

[2] Vos P, Hogers R, Bleeker M, et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting[J]. Nucleic Acids Research, 1995, 23: 4407-4414.

[3] 刘新芝, 彭泽斌, 傅骏骅, 等. RAPD 在玉米类群划分研究中的应用[J]. 中国农业科学, 1997, 30(3): 44-51.

- [4] Warburton M L, Xia X C, Crossa J, et al. Genetic characterization of CIMMYT inbred maize lines and open pollinated populations using large scale fingerprinting methods[J]. *Crop Science*, 2002, 42: 1832–1840.
- [5] Reif J C, Melchinger A E, Xia X C, et al. Genetic distance based on simple sequence repeats and heterosis in tropical maize population[J]. *Crop Science*, 2003, 43: 1275–1282.
- [6] 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.
- [7] Pejic I, Ajmone–Marsan P, Morgante M, et al. Comparative analysis of genetic similarity among maize inbred lines detected by RFLPs, RAPDs, SSRs and AFLPs[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1998, 96: 219–227.
- [8] 袁力行, 傅骏骅, Warbuton M, 等. 利用 RFLP, SSR, APLP 和 RAPD 标记分析玉米自交系遗传多样性的比较研究[J]. *遗传学报*, 2000, 27(8): 725–733.
- [9] Marilyn L Warburton, Xia Xianchun, Jose Crossa, Jorge Franco. Genetic characterization of CIMMYT inbred maize lines and open pollinated populations using large scale fingerprinting methods[J]. *Crop Science*, 2002, 42: 1832–1941.
- [10] Kevin V. Pixley, Thanda Dhliwayo, Pangirayi Tongoona. Improvement of a Maize Population by Full–Sib Selection Alone versus Full–Sib with Selection during Inbreeding[J]. *Crop Science*, 2006, 46: 1130–1136.
- [11] 夏九成, 杨克诚, 张怀渝. 混合选择对热带玉米群体墨白 964 的改良效应[J]. *作物学报*, 2004, 10: 980–989.
- [12] 段运平, 陈卫国, 李明顺, 等. 利用 SSR 标记分析 27 个玉米群体的遗传关系[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(6): 1102–1113.
- [13] 张建辉, 荣廷昭, 潘光堂, 等. 5 个玉米人工合成群体主要性状育种潜势分析[J]. *作物学报*, 2006, 32(2): 273–277.
- [14] Saghai–Maroof M A, Soliman K M, Jorgenson R, Allard R W. Ribosomal DNA spacer length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81: 8014–8018.
- [15] Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individual[J]. *Genetics*, 1978, 89: 583–590.
- [16] 根井正利. 分子群体遗传学与进化论[M]. 北京: 农业出版社, 1983.
- [17] 黄素华, 滕文涛, 王玉娟, 等. 利用 SSR 标记分析玉米轮回选择群体的遗传多样性[J]. *遗传学报*, 2004, 31(1): 73–80.
- [18] 彭泽斌. 玉米群体改良问题的探讨[J]. *作物杂志*, 1998(增刊): 63–65.
- [19] 张世煌, 彭泽斌, 李新海. 玉米杂种优势和种质扩增、改良和创新[J]. *中国农业科学*, 2000, 33(增刊): 34–39.
- [20] 陈彦惠, 张世煌, 吴连成, 等. 中国主要玉米改良群体杂种优势组合模式的初步评价[J]. *华北农学报*, 2002, 17(4): 30–36.
- [21] 彭泽斌, 张世煌. 玉米群体改良的问题与对策[J]. *中国农业科学*, 2000, 33(增刊): 27–33.