

文章编号: 1005-0906(2007)06-0019-08

利用 SSR 标记研究 85 个玉米 自交系的遗传多样性

孙友位¹, 李明顺¹, 张德贵¹, 肖木辑², 谢振江¹,
李新海¹, 谢传晓¹, 郝转芳¹, 张世煌¹

(1. 中国农业科学院作物科学研究所玉米研究中心, 北京 100081; 2. 沈阳农业大学, 沈阳 110161)

摘要: 利用均匀分布在玉米基因组上的 70 对 SSR 引物研究了 73 个国内外早熟类群玉米自交系、6 份 CIM-MYT 标准测验种和 6 份国内标准测验种的遗传多样性。研究结果表明, 70 对引物在供试材料中共检测出 286 个等位基因变异, 每对引物检测出 2~8 个等位基因, 平均 4.1 个。每个位点的多态性信息量(PIC)变化为 0.18~0.81, 平均为 0.58。85 个自交系之间的遗传相似系数变化范围在 0.43~0.93 之间, 平均为 0.66。UPGMA 聚类分析表明, 85 份供试自交系划分为 6 个亚群合并后为 A、B 两大类群, 主坐标分析结果与聚类分析结果相似, 均与自交系系谱来源关系基本一致。外来种质和未知自交系被划分到相应的杂种优势类群。

关键词: 玉米; SSR 标记; 遗传多样性; 聚类分析; 主坐标分析

中图分类号: S513

文献标识码: A

Determine Genetic Diversity Among 85 Maize Inbred Lines Using SSR Markers

SUN You-wei¹, LI Ming-shun¹, ZHANG De-gui¹, XIAO Mu-ji², ZHANG Shi-huang¹, et al.

(1. *Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;*

2. *Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China*)

Abstract: Simple sequence repeat (SSR) analysis of the 70 loci distributed uniformly throughout the maize genome were carried out for seventy-three early-mutation inbred lines and six testers from China and other six testers from CIMMYT. Seventy loci identified 285 polymorphic amplified fragments. The average number of allele per SSR locus was 4.1 with a range from 2 to 8. The polymorphism information content(PIC) for the SSR loci varied from 0.18 to 0.81 with an average of 0.58. Genetic similarities among the 85 inbred lines ranged from 0.43 to 0.93 with an average of 0.66. The cluster analysis showed that the inbred lines could be classified into 6 sub-clusters which can be combines to A and B clusters. The results of the principal coordinate analysis(PCoA) were similarly to that of the cluster analysis, and both were consistent with the groups based on the available pedigree. Exotic lines and unknown lines were also be effectively assigned to certain groups.

Key words: Maize; Simple sequence repeat markers(SSR); Genetic diversity; Cluster analysis; Principal coordinate analysis(PCoA)

收稿日期: 2007-03-23

基金项目: 国家自然科学基金(30300223)、农业部“948”重大专项(2006-G03)

作者简介: 孙友位(1982-), 男, 山东枣庄人, 在读硕士。

E-mail: ywsun@126.com

张世煌为本文通讯作者。

E-mail: cshzhang2000@yahoo.com.cn

近年来, 分子标记的飞速发展在分子水平上研究玉米的遗传多样性提供了新的手段。SSR 标记又称为简单重复序列, 具有共显性、高度重复性、多态性好、稳定可靠以及经济方便等优点。随着大量玉米 SSR 引物的开发和使用, SSR 标记技术已经被广泛应用于玉米种质的遗传多样性研究。利用 SSR 标记和适合的标准测验种可以有效地将不同来源自交系划分到相应的种质类群, 对划分杂种优势群有重

要参考价值。

杂种优势群和杂种优势模式已经在玉米育种实践中得到普遍应用,并越来越简单、实用化。Hallauer (2003)提出了 BSSS-Tuxpeno 和 nonBSSS-nonTuxpeno 两个杂种优势列(heterotic alignment)的概念,把对玉米杂种优势模式的认识从温带种质扩展到所有生态类型,为玉米种质扩增、改良和创新奠定了理论和方法学基础。我国常用的玉米自交系大致分成 6 个亚群,合并后形成 3 个群,即:A 群(Reid,BSSS,PA)、D 群(旅大红骨、塘四平头)和 B 群(Lan,ETO,PB),其中 D 群具有中间性质。

本研究利用 SSR 标记对国内外不同来源的 85 个玉米自交系进行遗传多样性评价,研究早熟类群玉米自交系之间的遗传变异,划分杂种优势类群,为

合理利用早熟自交系提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

选用 73 份来自于国内外不同育种单位的早熟类群玉米自交系为试验材料。为明确与我国其他种质资源类群的关系,选用 6 份 CIMMYT 标准测验种 (CML396、CML236、CML206、CML202、CML292、CML51)和 6 份国内标准测验种(丹 340、齐 319、掖 478、B73、Mo17、黄早四)作为参考自交系(表 1)。试验选用的 70 对引物(表 2)是根据网上信息(<http://www.maizegdb.org>)由上海生工(Sangon)生物工程公司合成。

表 1 73 个早熟玉米自交系和 12 个标准自交系及其系谱来源
Table 1 73 early mutation inbred lines and 12 test lines and their pedigrees

编号 No.	自交系 Inbred lines	系谱来源 Pedigree sources/origin	编号 No.	自交系 Inbred lines	系谱来源 Pedigree sources/origin
1	CML396	CIMMYT,选自 Pob21	31	7185-1	京 7 黄
2	CML236	CIMMYT,选自 EV8232	32	7525-1	117×218-13
3	CML206	CIMMYT,津巴布韦 EV7922	33	7595-2	B84×C107-7
4	CML202	CIMMYT,津巴布韦 ZSR923	34	BIP44	原苏联引入
5	CML292	CIMMYT,选自 Pob28	35	CA091	(505/o2×7091)×7091
6	CML51	CIMMYT,选自 STA.ROSA8079	36	CM20-2	CG-BS2-2-1-1
7	丹 340	白骨旅×野生近缘属有稃玉米辐射	37	D 黄 212	D729×黄早四
8	齐 319	P78599 杂交种	38	F11	法国引入
9	掖 478	沈 5003×U8112	39	F17	法国引入
10	B73	BSSS	40	F22	法国引入
11	Mo17	C103×187-2	41	F3	法国引入
12	黄早四	塘四平头变异株	42	F32	法国引入
13	434	466×桦 94 黄改系	43	F5	法国引入
14	444	A619×黄早四	44	H2000-10	冀 711×16-3
15	485	矮 331×C103	45	H2000-2	法国杂交种×9503
16	1353	美国引入	46	H201-10	不详
17	3189	U8112×沈 5003	47	H201-12	不详
18	6523	美国引入	48	H201-21	佳试 43×法国杂交种 FL8
19	6528	美国引入	49	K10	5003×长 3
20	8001	PN	50	K14	5005×6917
21	9503	早 9503	51	N528-1	日本群体
22	4F1	R Mo17	52	NC258	不详
23	6Kr420	不详	53	NSC107	南斯拉夫杂交种选系
24	706 辐	C103 辐射	54	NSC154	南斯拉夫杂交种选系
25	7123-1	京 7	55	NSC-303	南斯拉夫杂交种选系
26	7155-1	711 长	56	S422 早	不详
27	7161-1	6678	57	长 3	英粒子
28	7165-1	B-41 红轴	58	甸 11	掖桦甸红骨子
29	7167-1	B-38	59	东 156	威 158×60 天还家
30	7169-1	B-42	60	东 237	M14、维尔 44 等综合种

续表 1 Continued 1

编号	自交系	系谱来源	编号	自交系	系谱来源
No.	Inbred lines	Pedigree sources/origin	No.	Inbred lines	Pedigree sources/origin
61	东 46	大黄 46、塔 22C、牛 11 等综合种	74	四 287	444 × 255
62	海 014	海龙红骨子	75	四自四	(黄早四 × 自 334) × 黄早四
63	合 344	[白头霜(农家种) × Mo17]	76	太 16-3	佳试 21 × AViso
64	红玉米	农家种	77	特 70	合 344 × 422(黄早 4 血缘)
65	黄野四	(野鸡红 × 黄早四) × 墩子黄	78	汶黄	黄早四 × 汶青 1331 抗
66	获唐黄	获唐白 42 × 海 1917 × Mo17Ht	79	新自 153-2	新疆农科院引入
67	吉 477	外国杂交种 HC777	80	新自 218	新疆农科院引入
68	吉 818	(VT157 × 吉 63) × 吉 63BC4	81	杂 C546	C103 杂株
69	吉 842	吉 63 × Mo17	82	早 49	合 344 × 太系 138 低温诱变
70	吉 853	[(黄早四 × 自 330) × 黄早四]	83	早 8-1	不详
71	临系 11	不详	84	早 8-3	不详
72	龙抗 11	Mo17 × 330	85	郑 22	(独青 × E28)F1 × 旅 9 宽
73	南 75/02	南斯拉夫南 75			

表 2 70 对引物在 85 个玉米自交系中检测到的等位基因数目及 PIC 值
Table 2 Allele numbers and PIC values for SSR loci found in 85 maize inbred lines

编号	SSR 引物	重复序列	图谱位置	等位基因数	PIC 值
No.	SSR primer	Repeat sequence	Bin No.	Allele No.	PIC value
1	nc130	AGC	5.00	2	0.30
2	nc133	GTGTC	2.05	2	0.28
3	phi006	CCT	4.11	6	0.75
4	phi011	AGC	1.09	4	0.70
5	phi014	GGC	8.04	2	0.49
6	phi015	AAAC	8.08	7	0.75
7	phi024	CCT	5.01	4	0.73
8	phi027	GCGCT	9.03	3	0.57
9	phi029	AG/AGCG***	3.04	4	0.72
10	phi034	CCT	7.02	5	0.64
11	phi041	AGCC	10.00	5	0.56
12	phi046	ACGC	3.08	2	0.35
13	phi047	ATC	3.09	3	0.55
14	phi049	ACT	3.01	2	0.18
15	phi050	AAGC	10.03	3	0.57
16	phi053	ATAC	3.05	4	0.80
17	phi056	CCG	1.01	4	0.50
18	phi057	GCC	7.01	4	0.35
19	phi059	ACC	10.02	3	0.41
20	phi062	ACG	10.04	2	0.24
21	phi063	TATC	10.02	5	0.62
22	phi064	ATCC	1.11	6	0.81
23	phi065	CAC TT	9.03	4	0.67
24	phi072	AAAC	4.00 ~ 4.01	4	0.59
25	phi073	AGC	3.05	4	0.68
26	phi076	AGCGGG	4.11	3	0.65
27	Phi078	AAAG	6.05	5	0.67
28	phi079	AGATG	4.05	5	0.64
29	phi080	AGGAG	8.08	6	0.50

续表 2 Continued 2

编号	SSR 引物	重复序列	图谱位置	等位基因数	PIC 值
No.	SSR primer	Repeat sequence	Bin No.	Allele No.	PIC value
30	phi083	AGCT	2.04	4	0.71
31	phi084	GAA	10.04	3	0.46
32	Phi085	AACGC	5.07	4	0.72
33	Phi087	ACC	5.06	4	0.64
34	phi089	ATGC	6.08	3	0.59
35	phi102228	AAGC	3.06	3	0.55
36	phi108411	AGCT	9.05	3	0.65
37	phi109188	AAAG	5.03	8	0.67
38	phi109275	AGCT	1.03	5	0.69
39	phi112	AG	7.01	5	0.41
40	phi113	GTCT	5.03 ~ 5.04	4	0.55
41	phi114	GCCT	7.03	5	0.69
42	phi115	AT/ATAC***	8.03	2	0.45
43	phi116	ACTG/ACG***	7.06	5	0.65
44	phi121	CCG	8.03	2	0.26
45	phi123	AAAG	6.07	3	0.64
46	phi127	AGAC	2.08	3	0.63
47	phi227562	ACC	1.11	6	0.67
48	Phi233376	CCG	8.09	5	0.69
49	phi308707	AGC	1.10	4	0.62
50	phi328175	AGG	7.04	4	0.66
51	phi331888	AAG	5.04	4	0.53
52	phi339017	AGG	1.03	5	0.38
53	Phi374118	ACC	3.02	3	0.61
54	phi420701	CCG	8.00	3	0.62
55	phi423796	AGATG	6.01	3	0.32
56	phi444880	AAG	9.06 ~ 9.07	3	0.57
57	Phi96100	ACCT	2.01	6	0.69
58	umc1061	(TCG) 6	10.06	4	0.42
59	umc1122	(CGT) 7	1.06	6	0.52
60	umc1124	TCCC	1.05	3	0.55
61	umc1143	AAAAT	6.00	6	0.71
62	umc1152	(ATAG) 6	10.02	4	0.65
63	umc1153	(TCA) 4	5.09	4	0.73
64	umc1161	(GCTGGG) 5	8.06	7	0.78
65	umc1196	CACACG	10.07	6	0.69
66	umc1277	(AATA) 5	9.07 ~ 9.08	4	0.65
67	umc1279	(CCT) 6	9.00	2	0.40
68	umc1399	(CTAG) 5	3.07	4	0.63
69	umc1545	(AAGA) 4	7.00	4	0.63
70	umc1555	(TTCA) 7	2.03	7	0.53

1.2 方法

1.2.1 SSR 标记分析

采用 CTAB 法提取并纯化 DNA。PCR 扩增反应、聚丙烯酰胺凝胶电泳检测、银染程序参考 CIM-MYT《Laboratory protocols》。

1.2.2 数据统计分析

据 PCR 扩增结果在相同迁移位置有带记为 1，无带记为 0，缺失带记为 9，建立数据库。遗传相似系数(GS)和遗传距离(GD)按公式 $GS=m/(m+n)$, $GD=1-GS$ 计算，其中 m 表示基因型间共有带数目; n 表

示基因型间差异带数目。多态性信息量(PIC)按公式 $PIC=1-\sum P_i^2$ 计算,其中 P_i 表示 i 位点的等位基因频率。按 UPGMA 方法进行聚类分析并根据 GS 矩阵进行主坐标 PCoA 分析。根据遗传距离 GD 进行 NJ(邻接法)构建系统发育树。数据统计由 NTSYS pc2.11a 和 MEGA3.1 软件完成。

2 结果与分析

2.1 SSR 标记检测结果

70 对 SSR 引物在 85 份自交系中共检测出 286 个等位基因变异(表 2),每对引物检测出 2~8 个等位基因,平均 4.08 个。每个位点的多态性信息量(PIC)变化为 0.18~0.81,平均为 0.58,其中引物 phi064 位点的 PIC 最大为 0.81,引物 phi049 位点的 PIC 最小为 0.18。SSR 标记条带数据平均缺失率为 5.6%(表 5)。

2.2 遗传变异分析

利用 283 个多态性标记计算了 85 个自交系之间的遗传相似系数(GS),范围在 0.43~0.93,平均为 0.66(GS 值未列出)。太 16-3 和特 70 之间的遗传相似性最大(GS=0.93),红玉米与 9503 之间的遗传相似性最小(GS=0.267)。

2.3 聚类结果与主坐标分析

利用 SSR 标记遗传相似系数矩阵,并经中心化变换后,按 UPGCA 方法对 85 个自交系进行聚类分析,结果见图 1。从聚类结果可以明显看出:供试自交系可以划分为 6 个亚群(表 3),合并后为 A、B 两大种质类群,其中 A 种质类群包括 I (Reid)、II (热带种质)、V (旅大红骨)3 个亚群;B 种质类群包括 III (Lan-caster)、IV (塘四平头)和 VI (农家种)3 个亚群。聚类结果与自交系系谱关系基本一致。

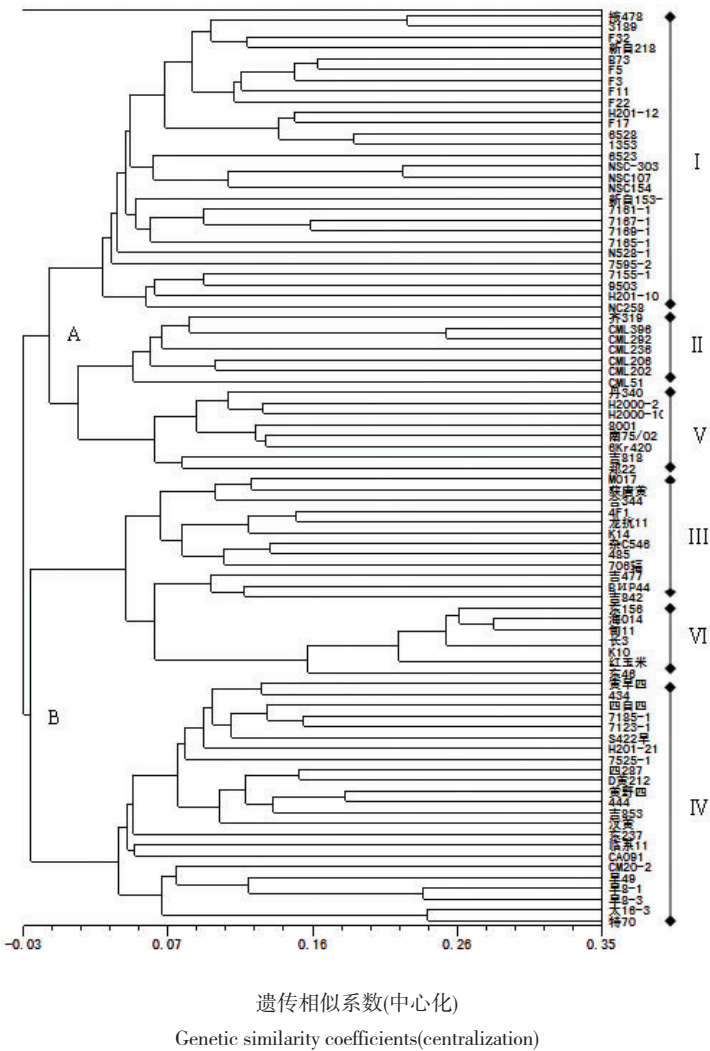


图 1 根据中心化变换后的遗传相似系数矩阵对 85 个自交系进行 UPGMA 聚类

Fig.1 Cluster analysis using UPGMA based on double—centered GS matrix among 85 maize inbred lines

表 3 85 个玉米自交系 UPGMA 聚类结果

Table 3 Cluster results using UPGMA based on 70 SSRs among 85 maize inbred lines

种质类群 Groups	自 交 系 Inbred lines
I.瑞德	掖 478、3189、B73、F3、F5、F11、新自 153-2、N528-1、7155-1、H201-10、H201-12、9503、F17、F22、F32、7161-1、7165-1、7595-2、6523、6528、1353、新自 218、NSC-303、NSC107、NSC154、7167-1、7169-1、NC258
II.热带种质	齐 319、CML396、CML236、CML206、CML202、CML292、CML51
III.兰卡斯特	MO17、合 344、4F1、K14、获唐黄、杂 C546、706 辐、485、龙抗 11、吉 477、BIP44、吉 842
IV.四平头	黄早四、434、四 287、黄野四、D 黄 212、444、汶黄、吉 853、临系 11、东 237、CA091、H201-21、四自四、S422 早、7185-1、7123-1、7525-1、CM20-2、早 49、早 8-1、早 8-3、太 16-3、特 70
V.旅大红骨	丹 340、8001、南 75/O2、6Kr420、H2000-2、H2000-10、吉 818、郑 22
VI.农家种	东 156、长 3、K10、海 014、红玉米、甸 11、东 46

主坐标分析结果(图 2)与聚类结果相似。PC1 与 PC2 主坐标的贡献率分别为 9.8%和 8.6%。各类群自交系种质分别聚在一起。在 PC1 坐标上,A、B 两类自交系种质被清晰的划分开;旅大红骨和热带种

质类群自交系分布于 A、B 类群交界处。另外,在 PC2 主坐标上,农家种自交系与其他种质类群自交系分开。

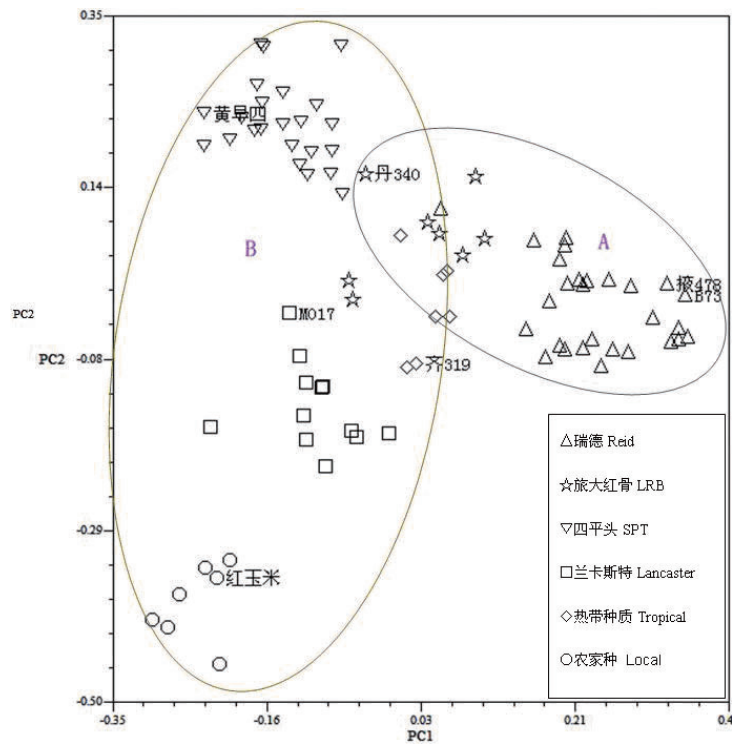


图 2 85 个玉米自交系主坐标分析图

Fig.2 Principal coordinates analysis of 85 maize inbred lines

2.4 种质类群间的遗传多样性

计算 6 个类群群内和群间平均遗传相似系数,结果见表 4.6 个种质类群群内平均遗传相似系数为 0.76,群内平均遗传相似系数旅大红骨种质类群最高为 0.81,Reid 种质类群最低为 0.72。类群间平均

遗传相似系数为 0.62,其中旅大红骨类群与塘四平头、热带种质间遗传相似系数最高为 0.67,农家种与 Reid 间遗传相似系数最低为 0.53。计算 A、B 两大种质类群群内和群间平均遗传相似系数,分别为 0.72、0.68 和 0.61。

表 4 种质类群内与群间平均遗传相似系数
Table 4 Average GS within and between groups

种质类群 Germplasm group	瑞 德 Reid	热带种质 Tropical	兰卡斯特 Lancaster	塘四平头 SPT	旅大红骨 LRB	农家种 Local
瑞 德	0.72					
热带种质	0.64	0.78				
兰卡斯特	0.63	0.63	0.77			
塘四平头	0.63	0.64	0.65	0.76		
旅大红骨	0.65	0.67	0.65	0.67	0.81	
农家种	0.53	0.56	0.62	0.55	0.55	0.75

根据 6 个种质类群间的遗传距离(未列出),按照 NJ 法构建系统发育树。结果表明,旅大红骨和塘四平头种质亲缘关系较近,Lancaster 和农家种、Reid 与热带种质之间具有一定的亲缘关系。农家种与其他类群种质遗传相似系数较低(表 4),亲缘关系较远(图 3)。

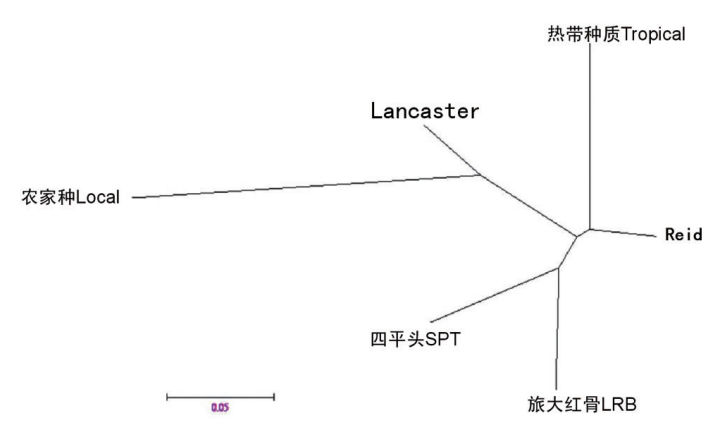


图 3 6 个种质类群的 NJ 系统发育树
Fig.3 The Neighbor-Joining (NJ) tree based on Nei GD for 6 groups of lines

表 5 6 个类群种质 SSR 数据条带缺失情况
Table 5 Absence rate performed on SSR data among 6 groups of lines

种质类群 Germplasm group	瑞 德 Reid	兰卡斯特 Lancaster	塘四平头 SPT	旅大红骨 LRB	热带种质 Tropical	农家种 Local	平 均 Average
缺失率(%)	2.8	5.2	2.8	2.6	1.9	18	5.6

3 讨 论

3.1 早熟类群自交系与常用自交系杂种优势群划分的比较

聚类结果表明,73 个早熟类群玉米自交系可以划分为 Reid、Lancaster、塘四平头、旅大红骨和农家种等种质类群,类群划分结果与我国常用玉米自交系类群划分结果基本一致。通过中心化变换后的遗传相似系数矩阵对 85 个自交系进行 UPGMA 聚类分析,结果表明 85 个早熟类群自交系可以清晰的划分为 A、B 两大类群,旅大红骨偏向于 A,塘四平头

偏向于 B,PC1 主坐标分析获得了相似的划分结果。但它们在遗传进化关系上具有较近的关系,这可能是由于塘四平头和旅大红骨种质起源相近,在多年育种过程中逐渐偏向两个方向,形成了两个亚群。从群间遗传相似系数方面看,除农家种外,旅大红骨与其它种质类群表现出较高的遗传相似系数,具有明显的中间性质。由于中国和发展中国家不缺 B 类种质,但是非常缺少 A 类种质,将其推向 A 群更合理。综上所述,73 个早熟类群自交系杂种优势群可以概括为 A、B 两大类群,A 群包括 Reid、旅大红骨种质,B 群包括塘四平头、Lancaster 和农家种种质。

3.2 未知自交系的杂种优势群划分

本研究从分子水平上对引进自交系进行分析鉴定,利用 SSR 标记方法和标准测验种将未知血缘关系的美国引入系 1353、6528、6523,南斯拉夫引入系 NSC-303、NSC107,6 个法国引入自交系以及日本群体选育系 N528-1 划分到 Reid 种质类群;将原苏联引入系 ВІР44 划分到 Lancaster 种质类群。将未知血缘关系的自交系 H201-10、H201-12、新自 218、新自 153-2、NC258 划分到 Reid 种质类群,早 8-1、早 8-3、临系 11、S422 早划分到塘四平头种质类群。这些结果应进一步通过配合力试验分析加以验证。

3.3 农家种的研究利用

SSR 标记谱带结果表明,地方农家种具有较高的缺失率(18%),说明在分子水平上农家种的遗传变异更为丰富,与其它类群种质遗传相似系数较小。NJ 系统发育树构建结果也表明,地方农家种与其它种质类群具有较远的进化关系。地方品种资源有很大的开发利用潜力。

参考文献:

- [1] Hallauer A R, Sprague G F, Dudley J W, et al. (Eds) Corn breeding Com and com improvement[A]. 3rd edn. Agronomy Monograph 18, American Society of Agronomy Madison/WI. 1988.
- [2] 袁力行,傅骏骅,张世煌,等. 利用 RFLP 和 SSR 划分玉米自交系杂种优势群的研究[J]. 作物学报, 2001, 27(2): 149 - 156 .
- [3] Reif J C, Melchinger A E, Xia X C. Genetic distance based on simple sequence repeats and heterosis in tropical maize population[J]. Crop Sci., 2003, 43: 1275-1282.
- [4] Smith J S C. 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.
- [5] Liu K et al. Genetic structure and diversity among maize inbred lines as inferred from DNA microsatellites[J]. Genetics, 2003, 165: 2117-2128.
- [6] Rajab C, et al. Use of SSR data to determine relationships and potential heterotic groupings within medium to late maturing Iranian maize inbred lines[J]. Field Crops Research, 2006, 95: 212-222.
- [7] Enoki H, et al. SSR analysis of genetic diversity among maize inbred lines adapted to cold regions of Japan[J]. Theor. Appl. Genet., 2002, 104: 1270-1277.
- [8] James G, et al. SSR Variation in Important U.S[J]. Maize Inbred Lines. Crop Sci., 2002, 42: 951-957.
- [9] 李新海,傅骏骅,张世煌,等. 玉米自交系遗传变异的 RFLP 分析[J]. 植物学报, 2000, 42(11): 1156 - 1161 .
- [10] 李新海,傅骏骅,张世煌,等. 利用 SSR 标记研究玉米自交系的遗传变异[J]. 中国农业科学, 2000, 33(2): 1-9 .
- [11] 肖木辑,等. 辽宁省主要玉米自交系的 SSR 遗传多样性分析[J]. 玉米科学, 2006, 14(1): 33-36 .
- [12] 张世煌,田清震,李新海,等. 玉米种质改良与相关理论研究进展[J]. 玉米科学, 2006, 14(1): 1-6 .
- [13] Hallauer, A R. Introgression of Elite Subtropical and Tropical Germplasm with U.S [A]. Corn Belt Germplasm. 2003 NCR-167 North Central Regional Corn Breeding Meetings Program. www.agron.iastate.edu/corn/ NCR167/ Abstracts/2003/ Hallauer_2003_Abstract.Pdf.
- [14] Zhang S H, et al. Heterotic groups and exploitation of heterosis—the methodology, strategy and its use in hybrid maize breeding[A]. Proceedings of the Eighth Asian Regional Maize Workshop, New Technologies for the New Millennium . Bangkok, 5-8, August, 2002.
- [15] 袁力行, 傅骏骅, Warburton M, 等. 利用 RFLP, SSR, AFLP 和 RAPD 标记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 .
- [16] 李明顺,张世煌,李新海,等. 根据配合力分析玉米自交系杂种优势群[J]. 中国农业科学, 2002, 35(6): 600-605 .
- [17] 李新海,袁力行,李晓辉,等. 利用 SSR 标记划分 70 份我国玉米自交系的杂种优势群[J]. 中国农业科学, 2003, 36(6): 622-627 .
- [18] Hallauer A R. Temperate maize and heterosis[A]. The genetics and exploitation of heterosis in crops. American Society of Agronomy, Inc. And Crop Science Society of America, Inc, Madison, Wisconsin, USA, 1999.
- [19] 张世煌,彭泽斌,李新海. 玉米杂种优势与种质扩增、改良和创新[J]. 中国农业科学 2000, 33(增刊): 34-39 .
- [20] Saghai M M A. Soliman K M, Jorgensen R A, Allard R W. Ri2 bosomal DNA pacer length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics [A]. Proceeding of the National Academy of Science USA, 1984.
- [21] Laboratory P. CIMMYT applied molecular genetics laboratory[M]. CIMMYT, 2001.
- [22] 张世煌. 论杂种优势利用的循环育种策略[J]. 作物杂志, 2006, 6: 1-3 .

(责任编辑:朴红梅)