

基于 SNP 标记的糯玉米种质资源遗传多样性分析

卢媛^{1,2}, 韩晴^{1,2}, 艾为大³, 施标^{1,2}, 王义发¹, 潘春丹⁴, 沈雪芳^{1,2}

(1.上海市农业科学院作物育种栽培研究所, 上海 201403; 2.CIMMYT—中国特用玉米研究中心, 上海 201403;

3.安顺学院农学院, 贵州 安顺 561000; 4.上海市浦东新区农业技术推广中心, 上海 201201)

摘要: 为了提高糯玉米种质资源的利用效率, 挖掘优异糯玉米种质资源、改良糯玉米品种, 利用(Single nucleotide polymorphism, SNP)芯片技术对 44 份不同来源的糯玉米自交系和 5 份分别代表中国玉米 5 大类群的普通玉米自交系进行全基因组扫描。结果表明, 34 257 个 SNP 标记在 49 份玉米自交系中的多态性信息含量(polymorphism information content, PIC) 为 0.02 ~ 0.56, 平均含量为 0.32; 最小等位基因频率(minor allele frequency, MAF) ≥ 0.03 。49 份玉米自交系间的状态一致性(identity-by-state, IBS)变幅为 0.59 ~ 0.99, 平均为 0.68。基于 IBS 利用 Neighbor-joining (NJ) 聚类分析方法, 将 49 份自交系划分为 5 个类群, 分别包含 19 份、9 份、4 份、9 份和 3 份材料, 其中系谱来源不清的糯玉米自交系被划分至不同类群, 明确了它们的亲缘关系。

关键词: 糯玉米; SNP 标记; 遗传多样性

中图分类号: S513.024

文献标识码: A

Genetic Diversity of Waxy Maize Germplasm Revealed by SNP-Chips

LU Yuan^{1,2}, HAN Qing^{1,2}, AI Wei-da³, SHI Biao^{1,2}, WANG Yi-fa¹, PAN Chun-dan⁴, SHEN Xue-fang^{1,2}

(1. Crop Breeding and Cultivation Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403;

2. CIMMYT—China Specialty Maize Research Center, Shanghai 201403;

3. College of Agriculture, Anshun University, Anshun 561000;

4. Agricultural Generalize Center, Shanghai 201201, China)

Abstract: In order to improve the utilization efficiency of waxy maize germplasm in excellent germplasm resources exploitation and waxy maize variety improvement, a genome-wide scan was performed on 5 maize inbred lines, which represent crop maize germplasm resources in China respectively, and 44 waxy maize inbred lines from different sources with SNP-Chips. A total of 34 257 SNPs with Polymorphic Information Content(PIC) ranged from 0.02 to 0.56, with an average of 0.32; and a minimum allele frequency(MAF) ≥ 0.03 was used for genetic diversity analysis. The identity-by-state(IBS) of the 49 inbred lines ranged from 0.59 to 0.99 with an average value of 0.68. Five groups were divided from 49 maize inbred lines by Neighbor-joining(NJ) clustering method based on IBS, including 19, 9, 4, 9, and 3 materials. Waxy maize inbred lines with unknown pedigree were divided into different groups, so their relatedness with other inbred lines was defined.

Key words: Waxy maize; SNP marker; Genetic diversity

录用日期: 2019-07-17

基金项目: 上海市种业发展项目[沪农科种字(2016)第 1-3 号]、上海市科学技术委员会科研计划项目(153919N1300, 17391900100, 17391902702)、上海市农业科学院卓越团队项目(农科创 2017B-08)、上海市市级农口系统青年人才成长计划[沪农青字(2015)第 1-4 号]、上海市市级农口系统青年人才成长计划[沪农青字(2018)第 1-6 号]、2019 上海市农业科学院青年科技人员“助跑”计划

作者简介: 卢媛(1986-), 博士, 助理研究员, 研究方向为玉米基因组学与遗传育种。E-mail: jennyluyuan@163.com

沈雪芳为本文通讯作者。

E-mail: shenxuefang68@163.com

糯玉米(*Zea mays* L. var. *ceratina* Kulesh)是玉米属的一个亚种。糯玉米富含支链淀粉以及蛋白质、赖氨酸、色氨酸等营养物质、适口性良好, 是一种高营养价值和高经济价值的特用玉米^[1]。我国是糯玉米的起源中心, 有着丰富的种质资源^[2]。目前我国糯玉米育种技术仍主要以选育二环系为主, 整体水平与国外先进育种水平相比还有一定差距^[3]。由于在糯玉米育种中大量使用相同和相近的亲本, 导致新育成品种遗传基础日益狭窄、遗传变异率低、优异基因较少、遗传多样性不足等问题^[4], 极大限制了糯

玉米产量和品质的进一步改良,而且还使糯玉米生产应对不良环境的能力大大降低,增加潜在的用种风险。因此,对糯玉米种质进行遗传多样性分析,全面了解这些种质的遗传基础和亲缘关系,对发掘利用优异的育种材料,拓宽遗传基础,加快糯玉米育种改良进程具有重要意义。

传统的依据系谱分析糯玉米种质遗传多样性虽然可以大致判断种质间遗传差异,但存在着系谱资料缺失无从查找以及种质材料由于多次和不同材料进行杂交转育,已无法直接根据系谱分析其亲缘关系等问题,存在一定的局限性。近年来随着DNA分子生物学技术的快速发展,RFLP、RAPD、SSR等分子标记技术已被广泛应用于糯玉米的遗传多样性分析^[5-7]。RFLP、RAPD和SSR等传统分子标记受检测方法和位点数量的限制,无法从全基因组水平上对供试材料进行高通量分析,限制了分析的精确性。

SNP是指由单个核苷酸的变异所引起的DNA序列多态性。SNP分子标记具有分布广泛、遗传稳定、可高通量自动化检测等优势。玉米不仅是重要的粮食作物,同时也是植物遗传学研究的重要模式植物。玉米基因组大小约为2 500 Mb^[8],包含约50 000个基因^[9],其基因组大小是拟南芥的20倍,是水稻的6倍。玉米基因组中平均约每60.8 bp就存在一个SNP^[10],这为玉米高通量基因型鉴定、遗传多样性分析、高密度遗传图谱构建、群体遗传结构分析以及连锁不平衡程度估计等研究中SNP标记的开发和应用提供了遗传学基础^[11-14]。史亚兴等^[15]利用1 059个

SNP标记将选自中糯1号、紫糯3号、紫香糯1号等种质的37份糯玉米自交系划分为5个类群。上海、江苏等地所在的南方丘陵玉米区是我国重要的糯玉米生产和消费区,利用SNP标记对这些地区糯玉米种质资源遗传多样性的研究尚未见报道。Xu等^[16]基于Affymetrix® Axiom技术平台开发了55 K玉米高通量SNP芯片,其已被应用于玉米群体结构、遗传多样性和GWAS分析^[17]。本研究采用Axiom Maize 55K芯片上的34 257个SNPs标记分析44份来自北京、陕西、江苏、上海、云南等地的糯玉米自交系和5份分别代表中国玉米5大类群的普通玉米自交系的遗传多样性,了解这些糯玉米自交系在全基因组水平上的遗传多样性和亲缘关系,为糯玉米种质改良与创新、杂种优势新模式的开发与利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试的玉米种质资源材料共49份(表1),包括44份糯玉米自交系(1~44);5份普通玉米自交系(45~49)齐319、昌7-2、E28、B73和Mo17作为标准测验种,分别代表P群、塘四平头群、旅大红骨群、Reid群和Lancaster群^[18]。其中材料1~46由上海市农业科学院玉米遗传育种课题组提供,材料47~49由中国农业科学院作物科学研究所玉米资源国家库提供。

表1 49份玉米自交系名称及系谱来源

Table 1 List of 49 maize inbred lines and their pedigrees

编号 No.	名称 Name	系谱 Pedigree	来源 Origin
1	17YS-81	(W48/5003)/中糯2号二环系	北京
2	17YS-40	W01/中糯1号二环系	北京
3	16SW-424	W93/西星黑糯1号二环系	山东
4	16HW-31	(江南花糯二环系/白478)/W95	山东
5	16SW-485	W75/白478	山东
6	17YS-100	珠玉糯1号二环系	广东
7	17YS-30	W97/玉美头601二环系	广西
8	16SW-365	美玉8号二环系	广西
9	17YS-62	(W13/通系5)/W88	江苏
10	17YS-67	不详	江苏
11	17YS-4	[(515/小黄糯)/通系5]/江南花糯二环系	江苏
12	17YS-41	通系5/(515/小黄糯)	江苏
13	通系5 Tongxi5	不详	江苏
14	16SW-324	W75/[江南花糯二环系/(祝西/5003)]	江苏

续表 1 Continued 1

编 号	名 称	系 谱	来 源
No.	Name	Pedigree	Origin
15	16AW-1008	张红/[江南花糯二环系/(祝西/5003)]	江苏
16	17YS-63	(20013/W22)/W88	上海
17	16SW-480	[通系 5(488/5003)]/W88	上海
18	09N-5M	不详	上海
19	17YS-1	不详	上海
20	17YS-103	不详	上海
21	17YS-89	不详	上海
22	17YS-90	不详	上海
23	W114	不详	上海
24	W152	不详	上海
25	17YS-23	不详	上海
26	17YS-26	不详	上海
27	17YS-12	不详	上海
28	16SW-476	[(七宝紫/申 W22)/江南花糯二环系]/[(通系 5(515/小黄糯))/通系 5]	上海
29	17YS-46	(W01/W48)/W01	上海
30	17YS-70	不详	上海
31	W147	不详	上海
32	17YS-60	不详	上海
33	09N-S150P	不详	上海
34	17YS-88	不详	上海
35	申 W22 ShenW22	小黄糯玉米/垦黏 1 号二环系	上海
36	17YS-19	不详	上海
37	17YS-39	不详	上海
38	17YS-71	不详	上海
39	W116	不详	上海
40	W75	不详	上海
41	17YS-76	不详	上海
42	17YS-58	不详	上海
43	17YS-10	[(安玉 11 号二环系/张无叶舌)/(七宝紫/W22)]/京 ♀	陕西
44	16SW-451	文山红糯/申 W22	云南
45	齐 319 Qi319	78599 二环系	山东
46	昌 7-2 Chang7-2	黄早四/维 95	河南
47	E28	A619Ht1/旅 9 宽	辽宁
48	B73	不详	国外
49	Mo17	不详	国外

1.2 基因组 DNA 提取

将试验材料种子种植于发芽盒中,待长至 2 叶 1 心时剪取幼叶置于-80℃冰箱保存至叶片 DNA 提取。采用改进后的 CTAB 提取法提取玉米基因组 DNA^[19],利用琼脂糖凝胶电泳和 Nanodrop2000 进行质量和浓度检测。所提取 DNA 要求条带单一,完整无降解;DNA 总量 ≥ 1 μg 且分子量 ≥ 10 Kb;A260/280 为 1.7 ~ 2.1,浓度为 60 ~ 1 000 ng/μL。

1.3 基因型鉴定

利用包含 55 229 个 SNP 位点的 Axiom Maize 55K

芯片对供试自交系进行基因型分析。使用 200 μL 供试材料的基因组 DNA 在博奥晶典生物技术有限公司的 GeneTitan™平台上使用 Axiom®myDesignGW 基因分型阵列进行基因分型。利用 Axiom®最佳基因分型方案(genotyping best practices)处理原始信号 CEL 文件^[20]。使用 dish QC 对样品进行质控,dish QC<0.82 的样品的分型准确性会降低,因此不纳入后续的分型分析。使用 Axiom Analysis Suite 3.1.51 软件分别依据 PolyHighResolution、NoMinorHom、MonoHighResolution、OTV、CallRateBelowThreshold、

Other6种分类法对CEL文件进行分型^[21]。

1.4 数据处理与分析

最小等位基因频率(MAF)=检测位点最少的等位基因个数/(检测位点总基因型个数×2);多态性信息含量(PIC)= $1 - \sum_j p_{ij}^2$,式中*p*表示位点*i*的第*j*个等位变异出现的频率。基于得到的独立SNPs使用PLINK 1.90^[22]计算两两个体间状态一致性(IBS)=(2×*k*+0.5×*m*)/*N*,式中*k*为成对样品间两个等位基因均相同的位点数,*m*为成对样品间单个等位基因相同的位点数,*N*为检测位点数。利用PHYLIP 3.69^[23]和Figtree 1.4.3软件采用邻接法(NJ)基于IBS绘制进化树。

2 结果与分析

2.1 SNP数据的质量控制

49份玉米自交系的dish QC值在0.79~0.90,平均为0.85。由于dish QC<0.82的样品的分型准确性会降低,因此不纳入后续的分型分析。去除分型检出率(call rate)<90%的SNP位点3 531个和最小位基因频率(MAF)<0.03的染色体位点17 441个,占31.58%;剩余34 257个SNPs用于后续分析,占62.03%。由图1可见,这34 257个SNPs的MAF在0.03~0.50,分布呈缓慢下降趋势。

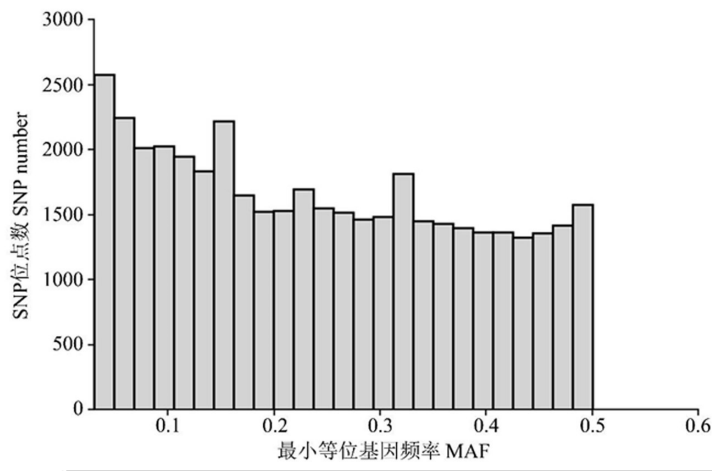


图 1 SNP 位点在玉米自交系中的最小等位基因频率
Fig.1 MAF of SNPs in maize inbred lines

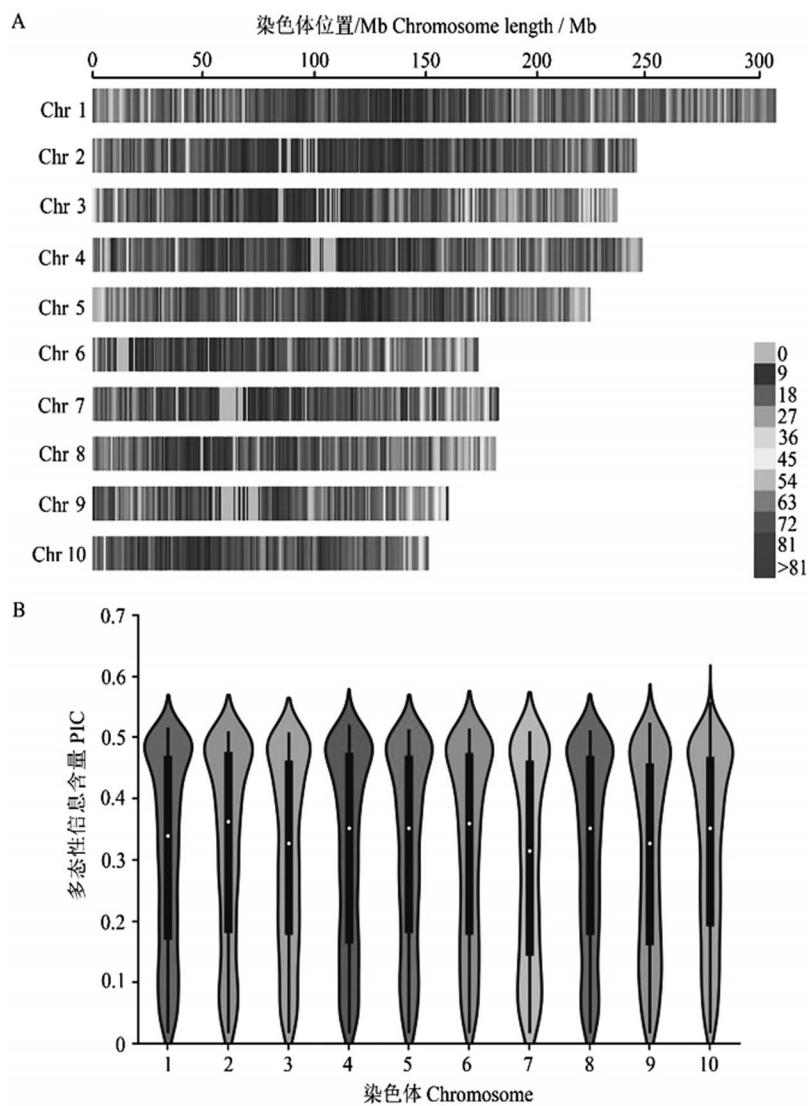
2.2 SNP位点多态性分析

以上34 257个SNPs在玉米染色体上的分布密度为 $0.96 \times 10^{-4} \sim 2.19 \times 10^{-3}$ 个/kb,平均密度约为 1.37×10^{-3} 个/kb(表2)。为了更好地分析玉米10条染色体上PIC的分布规律,构建小提琴图(图2)。PIC在玉米10条染色体上的分布趋势相似,在玉米10条染色体上PIC的中位数均介于0.3~0.4,上四分位数介于0.4~0.5,下四分位数介于0.1~0.2。核密度估

计显示,玉米10条染色体概率密度函数分布峰值均介于0.4~0.5,处于相似水平,且多态性SNP位点在玉米10条染色体分布较均匀。整个物种的PIC在0.02~0.56,平均为0.32。2 740个位点PIC>0.5(8.00%),属于高度多态性位点;19 242个位点0.25<PIC<0.5(56.17%),属于中度多态性位点;12 275个SNP位点的PIC<0.25(35.83%)处于低度多态性水平。

表 2 SNPs在玉米染色体上的分布
Table 2 Distribution of SNPs in maize chromosomes

项 目 Item	染色体 Chromosome										总数/平均值 Amount/mean
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
SNP位点数(个)	5 485	3 450	3 975	3 755	3 870	2 734	2 709	3 228	2 653	2 398	34 257
SNP位点 密度(个/kb)	2.19×10^{-3}	1.38×10^{-3}	1.59×10^{-3}	1.50×10^{-3}	1.55×10^{-3}	1.09×10^{-3}	1.08×10^{-3}	1.29×10^{-3}	1.06×10^{-3}	0.96×10^{-4}	1.37×10^{-3}



注:A代表玉米基因组中SNP位点的分布密度,SNP密度根据右侧颜色编码比例绘制;B代表玉米10条染色体上多态性信息含量小提琴图。
Note: A, Distribution for the density of SNPs in maize genome. The density of SNPs detected was color-coded according to the scale plotted on the right.
B, Violin plots of PIC in ten chromosomes of maize.

图2 SNPs在玉米样品中的分布
Fig.2 Distribution of SNPs in maize samples

2.3 聚类分析

49份玉米自交系间的IBS变幅为0.59~0.99,平均为0.68。其中,16SW-424和W75间的IBS最大,说明它们的亲缘关系较近;W22与17YS-39间的IBS最小,说明它们的亲缘关系较远。

聚类分析结果表明,49份自交系可被划分为5大类群(图3)。第一类群包括来自北京、陕西、江苏、上海、云南的17YS-63、16SW-451、17YS-67等19个糯玉米自交系,它们间平均BIS为0.70;第二类群包括来自上海、江苏和广西的17YS-46、17YS-70、17YS-60等9份糯玉米自交系,它们间的BIS平均为0.80,其中,通系5和以通系5为亲本选育的糯玉米

自交系16SW-476、17YS-4、17YS-41都被聚类到了第二类群,它们间的BIS较高,平均为0.88,说明本研究聚类分析结果可靠,可以准确反映种质间的亲缘关系;第三类群包括9份自交系,它们间的BIS最低,为0.64,其中包括4份糯玉米自交系09N-S150P、申W22、17YS-88和17YS-100,以及5个玉米标准测验种B73、E28、Mo17、昌7-2和齐319,它们间的平均BIS为0.65;第四类群包括来自江苏、上海、山东的W75、17YS-71、16SW-324等9个糯玉米自交系,它们间的BIS平均为0.80;第五类群包括来自山东的16HW-31和16SW-485,以及来自上海的17YS-58,它们间的BIS平均为0.74(图3)。

被聚类于类群2;美玉8号的亲本M来源于苏玉糯1号的二环系,苏玉糯1号的亲本之一就是通系5。塘四平头的代表自交系昌7-2和申W22均聚类到了类群3,申W22是以上海地方农家种小黄糯玉米和糯玉米杂交种垦黏1号的二环系杂交选育的,其中垦黏1号的母本糯1是以糯玉米农家品种232-2与普通玉米自交系原辅17杂交选育而成;垦黏1号的父本糯2是以糯玉米农家品种依太白粘与普通玉米自交系黄早四杂交选育而成,黄早四是塘四平头群的代表自交系。

滕文涛等^[27]利用SSR分子标记对84份普通玉米自交系进行了遗传多样性分析,发现21世纪初我国普通玉米主要杂种优势模式为Reid×温热I、Reid×自330、Reid×塘四平头、自330×温热I和Lancaster×塘四平头。本研究以塘四平头、瑞德、兰卡斯特、旅大红骨与P群的代表自交系昌7-2、B73、Mo17、E28和齐319为标准测验种,它们和申W22等4份糯玉米自交系一起被聚类到了类群3,这5份普通玉米标准测验种与44份糯玉米自交系间的BIS平均为0.63。本研究结果表明,除了部分具有混合遗传背景的种质资源外,大部分的糯玉米种质(72.73%)与5个普通玉米标准测验种聚类于不同类群,说明糯玉米种质与普通玉米种质的遗传背景差异较大,基于普通玉米构建的杂种优势模式并不适用于对糯玉米杂种优势的利用,因此单独对糯玉米种质资源进行遗传多样性分析对糯玉米育种具有重要意义。

由于受环境等自然因素的影响和SSR标记在玉米基因组分布密度较小的限制,无法从全基因组水平上对糯玉米遗传多样性进行分析。史亚兴等利用1 059个SNP标记通过NJ聚类分析将37份糯玉米自交系和2份普通玉米标准自交系划分为5个类群,但这些供试材料主要来源于我国北方的糯玉米种质。Hao等^[29]利用SNP分子标记将110份糯玉米自交系划分为3个亚群,亚群1的33份种质主要来自我国东南部,其核心种质为通系5;亚群2中28份种质主要来自于我国西南部和泰国,具有亚热带和热带遗传背景;亚群3包含49份糯玉米种质,它们主要来源于华北地区的核心糯玉米种质衡白522。

本研究中通系5和以通系5为中间材料选育的9份糯玉米自交系被聚类在类群2,该群暂命名为通系5群。目前通系5仍是我国东南部地区糯玉米杂种优势群的核心种质。塘四平头、瑞德、兰卡斯特、旅大红骨与P群的普通玉米代表自交系昌7-2、B73、Mo17、E28和齐319仅与4份糯玉米材料一起被聚类到了类群3,说明我国大部分糯玉米种质与普通玉

米种质间遗传差异较大,在糯玉米育种中杂种优势模式普通玉米×糯玉米的利用较少。来自北京、陕西、江苏、上海、云南的19份糯玉米材料被聚类于类群1,其中,17YS-40和17YS-81分别为来自北京的中糯1号和中糯2号的二环系,17YS-30的亲本为来自广西的玉美头601的二环系,17YS-10的中间材料为来自陕西的安玉11号的二环系,16SW-451亲本之一为来自云南的文山红糯,17YS-62和17YS-67来源于江苏,而17YS-1等12份糯玉米来源于上海。类群1种质间平均BIS为0.70,推测虽然类群1中材料来源于不同地区,但是由于在育种过程中与不同来源的材料杂交、染色体重组,导致这些来自不同地区的种质地域特征不明显,从而被聚类为同一类群。W75、17YS-19、16SW-324等9份材料被聚类于类群4,它们主要来源于江苏和上海,虽然16SW-424的亲本‘西星黑糯1号’二环系来源于山东,但其另一亲本W93来源于上海,推测类群4种质与江苏和上海的糯玉米种质亲缘关系较近。此外,来自上海的17YS-58与来自山东的16HW-31和16SW-485被聚类于第5类群,推测糯玉米自交系17YS-58与山东种质亲缘关系较近。结合类群4和类群5的系谱信息,推测上海糯玉米种质×山东糯玉米种质的杂种优势模式在糯玉米育种中使用较多。目前在糯玉米育种中使用的糯玉米自交系亲缘关系较近,遗传基础较单一,这可能是由于育种家在育种过程中的人为选择往往都集中在某些或某个位点,从而导致其他某些或某个位点的丢失,种质资源的遗传基础变狭窄。因此,在目前的糯玉米育种工作中急需继续广泛收集各类玉米种质资源,加强与国内外育种单位种质材料间的交流与合作,不断拓宽糯玉米亲本的遗传基础,为具有突破性的糯玉米新品种的选育提供种质资源。

参考文献:

- [1] 罗高玲, 吴子恺. 甜玉米和糯玉米遗传基因的研究进展[J]. 广西农业科学, 2003, 3: 24-26.
Luo G L, Wu Z K. Advances about the research of sweet and glutinous maize[J]. Guangxi Agricultural Science, 2003, 3: 24-26. (in Chinese)
- [2] 丁照华, 孟昭东, 张发军, 等. 我国糯玉米育种现状及发展对策[J]. 玉米科学, 2006, 14(3): 46-48.
Ding Z H, Meng Z D, Zhang F J, et al. General situation and development priority of waxy corn breeding in China[J]. Journal of Maize Sciences, 2006, 14(3): 46-48. (in Chinese)
- [3] 张胜恒, 易红华, 蔡治荣. 我国糯玉米种质研究进展[J]. 玉米科学, 2008, 16(3): 44-46.
Zhang S H, Yi H H, Cai Z R. Advances in research on waxy maize germplasm[J]. Journal of Maize Sciences, 2008, 16(3): 44-46. (in

- Chinese)
- [4] 聂术君,陈发波.我国糯玉米种质资源的研究现状[J].安徽农业科学,2014,42(3):694-695.
Nie S J, Chen F B. Research situation of waxy corn germplasm in China[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2014, 42(3): 694-695. (in Chinese)
 - [5] 吴 斌,李 建,柯 洁,等.西双版纳糯玉米地方品种遗传多样性分析[J].玉米科学,2013,21(2):17-23.
Wu B, Li J, Ke J, et al. Genetic diversity of waxy maize landraces in Xishuangbanna[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(2):17-23. (in Chinese)
 - [6] 刘丽君,张 丹,薛 林,等.基于 SSR 标记的江苏沿江地区糯玉米种质资源遗传多样性研究[J].江苏农业学报,2011,27(4):723-729.
Liu L J, Zhang D, Xue L, et al. Genetic diversity of waxy corn germplasm resources in Jiangsu coastal district by SSR markers[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2011, 27(4): 723-729. (in Chinese)
 - [7] Zheng H J, Wang H, Yang H, et al. Genetic diversity and molecular evolution of Chinese waxy maize germplasm[J]. PLoS One, 2013, 8(6): 1-11.
 - [8] Arumuganathan K, Earle E D. Nuclear DNA content of some important plant species[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 1991, 9(3): 208-218.
 - [9] Martienssen R A, Rabinowicz P D, O'Shaughnessy A, et al. Sequencing the maize genome[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(2): 102-107.
 - [10] Ching A, Caldwell K S, Jung M, et al. SNP frequency, haplotype structure and linkage disequilibrium in elite maize inbred lines[J]. BMC Genetics, 2002, 3(19): 1-14.
 - [11] Yan J B, Shah T, Warburton M L, et al. Genetic characterization and linkage disequilibrium estimation of a global maize collection using SNP markers[J]. PLoS One, 2009, 4(12): 1-14.
 - [12] Yan J B, Yang X H, Shah T, et al. High-throughput SNP genotyping with the GoldenGate assay in maize[J]. Molecular Breeding, 2010, 25(3): 441-451.
 - [13] Inghelant D V, Melchinger A E, Lebreton C, et al. Population structure and genetic diversity in a commercial maize breeding program assessed with SSR and SNP markers[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(7): 1289-1299.
 - [14] Li H, Peng Z Y, Yang X H, et al. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels[J]. Nature Genetics, 2013, 45(1): 43-50.
 - [15] 史亚兴,卢柏山,宋 伟,等.基于SNP标记技术的糯玉米种质遗传多样性分析[J].华北农学报,2015,30(3):77-82.
Shi Y X, Lu B S, Song W, et al. Genetic diversity analysis of waxy corn inbred lines by single nucleotide polymorphism(SNP) markers [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2015, 30(3): 77-82. (in Chinese)
 - [16] Xu C, Ren Y H, Jian Y Q, et al. Development of a maize 55 K SNP array with improved genome coverage for molecular breeding[J]. Molecular Breeding, 2017, 37(20): 1-12.
 - [17] Wang H, Xu C, Liu X G, et al. Development of a multiple-hybrid population for genome-wide association studies: theoretical consideration and genetic mapping of flowering traits in maize [J]. Scientific Reports, 2017, 6(40239): 1-16.
 - [18] 刘志斋,吴 迅,刘海利,等.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[J].中国农业科学,2012,45(11):2107-2138.
Liu Z Z, Wu X, Liu H L, et al. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize inbred lines revealed by 40 core simple sequence repeats(SSRs)[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(11): 2107-2138. (in Chinese)
 - [19] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. Nucleic Acids Research, 1980, 8(19): 4321-4326.
 - [20] Pandey M K, Agarwal G, Kale S M, et al. Development and evaluation of a high density genotyping "Axiom_Arachis" array with 58 K SNPs for accelerating genetics and breeding in groundnut[J]. Scientific Reports, 2017, 7(40577): 1-10.
 - [21] Gao H, Pirani A, Webster T, Shen M M. Systems and Methods for SNP Characterization and Identifying of Target Variants[P]. United States, 13/844285, 2014-9-18.
 - [22] Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, et al. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses [J]. The American Journal of Human Genetics, 2007, 81(3): 559-575.
 - [23] Felsenstein J. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.69 [OL]. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle, 2009.
 - [24] 吴金凤.利用SSR和SNP标记研究玉米自交系的遗传多样性[D].长春:吉林农业大学,2014.
 - [25] 李春辉,宋 伟,王元东,等.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[J].中国农业科学,2018,51(4):626-634.
Li C H, Song W, Wang Y D, et al. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize breeding germplasm revealed by SNP-Chips[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51(4): 626-634. (in Chinese)
 - [26] 卢柏山,史亚兴,宋 伟,等.利用SNP标记划分甜玉米自交系的杂种优势类群[J].玉米科学,2015,23(1):58-62,68.
Lu B S, Shi Y X, Song W, et al. Heterotic grouping of sweet corn inbred lines by SNP markers[J]. Journal of Maize Sciences, 2015, 23(1): 58-62, 68. (in Chinese)
 - [27] 滕文涛,曹靖生,陈彦惠,等.十年来中国玉米杂种优势群及其模式变化的分析[J].中国农业科学,2004,37(12):1804-1811.
Teng W T, Cao J S, Chen Y H, et al. Analysis of maize heterotic groups and patterns during past decade in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(12): 1804-1811. (in Chinese)
 - [29] Hao D R, Zhang Z L, Cheng Y J, et al. Identification of genetic differentiation between waxy and common maize by SNP genotyping [J]. PLoS One, 2015, 10(11): e0142585.

(责任编辑:栾天宇)