

# 主要农作物骨干亲本形成与研究利用

李永祥, 王天宇, 黎裕

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

**摘要:** 骨干亲本是新品种培育过程中用到的不可或缺的种质类型, 是实现品种升级换代的关键。长期的育种实践表明, 主要农作物品种更替与新型骨干亲本的挖掘创制和有效利用具有紧密联系。鉴于骨干亲本对作物育种的重要作用, 对主要农作物骨干亲本的研究进展进行概述, 期望在骨干亲本所具有的特征、生产贡献和利用价值、形成的遗传基础和创新利用等方面提供参考, 并提出了今后的研究方向和重点任务。

**关键词:** 种质资源; 骨干亲本; 育种; 基因组

## Formation, Research and Utilization of Founder Parents in Major Crops

LI Yong-xiang, WANG Tian-yu, LI Yu

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** Founder parent, which serves as type of the important germplasm resources, plays a pivotal role in update of new varieties. In the view of long-item breeding practices, the update of new varieties is tightly connected with the discovery, development and the effective utilization of founder parents in major crops. Considering the significant contributions of founder parents in breeding, here we summarize the progress about founder parents in major crops, which might provide insights on characterization, production contribution and genetic basis for founder parents, and which might propose the research directions and priorities in the future.

**Key words:** germplasm; founder parent; breeding; genomics

2003年, 庄巧生院士在总结新中国成立以来小麦育种工作主要成就与经验的过程中, 首次提出了骨干亲本的概念, 即: 在杂交育种中起着骨干作用, 用其培育出数目较多的大面积推广品种, 或由其衍生出许多具有广泛应用价值的亲本育种材料<sup>[1]</sup>。2009年, 刘旭院士提出农作物骨干亲本除本身具备优良性状外, 还具有高配合力的特点, 易与其他亲本杂交育成优良品种。骨干亲本是新品种培育的重要种质类型, 是实现品种升级换代的关键。长期育种实践表明, 农作物品种更替与新型骨干亲本的挖掘创制和有效利用具有紧密联系。因此, 对主要农作物骨干亲本的研究进展进行评述, 期望在骨干亲本所具有的特征、形成的遗传基础和高效利用等方面

提供参考和支撑。

### 1 主要农作物骨干亲本的基本特点

骨干亲本一般具有综合性状优良、一般配合力高、适应性广等基本特点, 此类骨干亲本被称之为“基础骨干亲本”, 例如小麦地方品种“岫子麦”和创新种质“矮孟牛”、玉米自交系“黄早四”和“掖478”。有些骨干亲本在抗逆、抗病等方面具有突出的特点, 在育种中主要利用其独特的性状, 并选育出一批优良品种, 该类骨干亲本被称为“供体骨干亲本”<sup>[2]</sup>, 例如水稻地方品种“矮仔占”, 是广西容县的水稻地方品种, 携带“绿色革命”相关基因 *sd1* (半矮秆基因), 是我国 20 世纪 60-80 年代水稻矮化育

收稿日期: 2019-05-05 修回日期: 2019-06-09 网络出版日期: 2019-06-17

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190505003>

第一作者研究方向为玉米种质资源, E-mail: liyongxiang@caas.cn

通信作者: 黎裕, 研究方向为玉米种质资源, E-mail: liyu03@caas.cn

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0100303); 作物种质资源保护与利用专项(2018NWB036-04); 中国农业科学院科技创新工程

Foundation project: National Key R&D Program of China (2016YFD0100303), Project of Crop Germplasm Resources Protections (2018NWB036-04), Innovation Program of CAAS

种的重要基因源,利用其培育品种至少370个<sup>[3]</sup>。又如小麦地方品种“燕大1817”抗逆性强,对北方冬麦区的寒冷、干旱、瘠薄有较好适应性,利用其培育品种53个<sup>[1]</sup>。玉米杂交种“P78599”是美国先锋公司培育的具有热带血缘的优良杂交品种,抗逆性、抗病性突出<sup>[4]</sup>,我国玉米育种者利用其进行二环选系,选育出“X178”“沈137”“齐319”“丹598”“丹599”等一批优良自交系,形成了一个独特的中国玉米杂种优势类群-P群种质,该类群种质很好地解决了20世纪末我国玉米育种抗源匮乏的局面,其中利用“X178”组配的杂交种“农大108”,获2002年国家科技进步一等奖,利用“齐319”组配的杂交种“鲁单981”获2009年国家科技进步二等奖。

从历史发展的角度来看,作物育种就是骨干亲本创制和有效利用的历史,骨干亲本的变化基本能够反映不同阶段品种改良的方向,是记录特定历史时期内特定地区农作物生产水平的重要物质载体。因此,骨干亲本一般具有鲜明的时代特点,拥有解决当时条件下重大生产问题的优良特征。李振声<sup>[5]</sup>院士对我国小麦育种发展历史进行了回顾,认为大体可分为3个阶段,而每个阶段的骨干亲本基本反映了当时育种需求。20世纪50-60年代以抗病稳产为主要育种目标,该阶段骨干亲本“南大2419”“北京8号”“阿勃”“阿夫”等很好地解决了小麦生产中的抗锈病问题,使我国小麦平均产量增加了1倍;随着化肥、农药的广泛使用和灌溉设施等生产条件的改善,在“绿色革命”时代背景下,矮化与高产育种成为70-80年代的主要育种目标,在该阶段“繁6”“矮孟牛”“洛夫林10号”等骨干亲本得到广泛应用;进入90年代,矮化育种基本完成,中国小麦进入高产和优质育种并进的阶段,抗病、高产、优质骨干亲本“小偃6号”得到大量应用,进一步推动了小麦育种发展;近年来,随着社会需求和生产条件的变化,小麦育种目标进一步调整,形成了一批新的更加符合当前育种需求的骨干亲本,例如高产抗病小麦种质“周8425B”,利用其育成“百农AK58”“周麦16”等80多个品种(系),成为黄淮海冬麦区新型骨干亲本之一<sup>[6]</sup>。与小麦类似,新中国成立以来,中国水稻常规育种同样经历了矮化育种,其中核心骨干亲本的挖掘创制与有效利用在品种更替过程中起到了重要作用,例如从耐肥、广适骨干亲本“南特号”选育出的早熟、矮秆、高产骨干亲本“矮脚南特”是我国重要的水稻矮化育种亲本<sup>[3]</sup>。在我国玉米杂交种选育前期,主要利用原有

地方品种进行一环选系,但组配的杂交种产量水平整体较低。1973年,李竞雄院士从美国引进骨干亲本“Mo17”,该系配合力高、抗病性好、产量潜力大。自“Mo17”引进以来,利用其选育衍生系55个,组配杂交种至少98个;利用该系还直接组配出5个大面积推广品种:“丹玉13”“中单2号”“四单19”“烟单14”“本玉9号”,其中“中单2号”获1984年国家发明一等奖,“丹玉13”获1989年国家科技进步一等奖。骨干亲本“Mo17”的引进和广泛利用有力推动了我国玉米育种水平提升和玉米生产发展。

## 2 主要农作物骨干亲本的形成与育种利用价值

骨干亲本的形成和有效利用对作物遗传育种进程具有重要推动作用。以小麦为例,到21世纪初,小麦育种过程中明确的骨干亲本共有19个,包括“蚂蚱麦”“燕大1817”“南大2419”“阿夫”“洛夫林10号”“矮孟牛”“小偃6号”等。据统计,新中国成立以来50%左右的审定品种利用了这些骨干亲本,由骨干亲本培育而成的小麦品种在生产中播种面积达到了推广总面积的86%,骨干亲本对小麦生产贡献巨大<sup>[1]</sup>。例如,利用小麦骨干亲本“蚂蚱麦”培育出88个优良品种,其中“碧蚂1号”比对照增产20%~30%,年最大种植面积达600万hm<sup>2</sup>,成为我国推广面积最大的小麦品种之一。在水稻上,新中国成立以来,中国常规水稻品种至少经历了8次明显的品种更替。据统计,对中国常规水稻新品种培育和产量提高作出重大贡献的骨干亲本中,籼稻有19个,粳稻有6个<sup>[3]</sup>。以水稻数据库中我国育成的2398份水稻品种(系)为依据,评选出了我国20世纪下半叶用于水稻育种的骨干亲本,其中籼稻26个,粳稻23个<sup>[7]</sup>。从“绿色革命”矮秆育种兴起到水稻杂交育种开始以前(到20世纪70年代中期),矮秆类水稻骨干亲本对我国水稻育种作出了重要贡献,例如,利用“矮仔占”“低角乌尖”“矮脚南特”等矮秆骨干亲本,培育矮秆、半矮秆品种超过1000个,为水稻耐密育种和杂交育种奠定了重要的材料基础。在玉米上,自单交种大面积推广以来,在逐步形成中国特色杂种优势类群基础之上,经过大量育种实践,逐步形成了我国的玉米骨干亲本。例如,来自地方品种“四平头”的骨干亲本自交系“黄早四”,开创了我国紧凑型玉米育种新局面,利用该系又进一步衍生出至少70个优良自交系,利用“黄早四”

及其衍生系组配大面积推广杂交种近百个<sup>[2]</sup>, 相关杂交品种可在我国 60% 的玉米种植地区进行推广<sup>[8]</sup>。目前, “黄早四”及其衍生材料已经成为我国黄淮海夏播玉米区不可或缺的种质类型之一。

骨干亲本的形成一般经历了高强度育种利用, 是经过大量育种实践检验过的优良种质类型。从其形成过程来看, 具有几个显著特点: 首先, 骨干亲本形成具有一定的遗传继承性, 即新骨干亲本更容易来自于原有骨干亲本, 是原有骨干亲本的再创新、再进步。例如, 小麦骨干亲本“南大 2419”衍生了“阿夫”“阿勃”“欧柔”等骨干亲本, “阿勃”又衍生出“洛夫林 10 号”和“矮孟牛”等骨干亲本<sup>[1]</sup>。利用玉米骨干亲本“自 330”对另外一个骨干亲本“黄早四”进行改良, 选育出了吉林地区新一代骨干亲本“吉 853”。其次, 引进种质资源在我国主要农作物骨干亲本形成过程中起到了重要作用, 引进资源拥有本地原有资源不具有的优良特性, 与本地种质可形成有效互补, 本地与引进资源相互融合提升了新型骨干亲本创制的机会。该现象在玉米育种中表现的尤为突出, 在我国玉米为外来作物, 现代育种开始时本地仅有历史上存留下来的地方品种, 种质资源类型有限, 遗传基础极其狭窄。中国玉米杂交育种过程中除以“黄早四”为代表的黄改系种质类群和以“丹 340”为代表的旅大红骨种质类群由我国地方品种资源选育而成, 其余骨干亲本大多来自引进种质的有效利用, 例如“Mo17”直接引自美国, “自 330”来自美国引进自交系的杂交选育, “掖 478”来自美国杂交种二环选系等<sup>[2]</sup>。对水稻而言, 即使我国拥有丰富的遗传资源, 但引进的国外品种在水稻育种中同样起到了重要作用, 例如从日本引进的“农垦 58”和“旭”、意大利引进的“Balilla”、菲律宾引进的“IR26”等不仅作为优良的品种直接提供生产利用, 而且利用其培育出大量优良品种, 成为我国水稻育种中的骨干亲本<sup>[3]</sup>。再次, 主要农作物新型骨干亲本一般来自多个优良材料的聚合, 富集了不同亲本的优良特性。例如, 小麦骨干亲本“矮孟牛”来自组合“矮丰 3 号 // 孟县 201/ 牛朱特”, 系谱分析发现“矮孟牛”是不同抗病和丰产资源相互融合的结果, 遗传基础极为丰富, 其亲本“矮丰 3 号”含有矮源“水源 86”和“赤小麦”及丰抗源“中农 28”“碧玉麦”“蚂蚱麦”“关中老麦”“小佛手”等, 亲本“孟县 201”含有丰抗源“阿勃”和“茨城 1 号”, 亲本“牛朱特”还含有来源于黑麦血统的“Petkus”, 其 1R 上携带抗病和丰产基因<sup>[9]</sup>。最后, 在原有育

种水平和条件下, 骨干亲本形成存在一定的偶然性, 预见性差, 迫切需要育种者深入了解生产需求, 归纳总结育种难点, 提出前瞻性育种目标, 并整合利用新的技术手段, 提升骨干亲本创制效率。例如, 玉米骨干亲本“黄早四”来源于自交系“塘四平头”的天然杂株(或以“塘四平头”为母本的杂种分离后代)<sup>[10]</sup>, 而新一代玉米骨干亲本“郑 58”的选育同样来自田间杂株选择, 这些骨干亲本的选育过程难以对后续骨干亲本的持续改良和创新提供有效借鉴。

### 3 主要农作物骨干亲本的遗传基础研究

#### 3.1 骨干亲本的遗传特征研究

种质资源是作物育种的物质基础, 而骨干亲本作为一类优良种质资源, 利用其可继续培育出更多优良品种, 具有重要育种利用价值。从骨干亲本形成的历史追溯和育种利用的遗传贡献两个方面开展相关研究, 对了解骨干亲本形成过程, 解析其遗传特征及指导新型种质创新具有重要借鉴意义。

主要农作物大部分骨干亲本形成的历史追溯可通过系谱记载进行还原。但对系谱记载不全, 或来自田间变异单株的骨干亲本而言, 其形成的历史追溯是个难以解决的问题, 这一现象在玉米中尤为突出。高密度分子标记技术的出现为还原骨干亲本形成提供了重要遗传信息。利用重测序技术, 对玉米骨干亲本“掖 478”遗传基础进行分析, 研究结果很好地证实了该系确为优良自交系“8112”和“5003”的杂交后代。新一代玉米骨干亲本“郑 58”选育自“掖 478”的田间杂株, 基因型鉴定结果也表明“掖 478”仅是其中一个亲本, 但另外一个亲本未知<sup>[11]</sup>。借助中国代表性玉米种质资源 MaizeSNP50 芯片高密度基因型数据, 通过共祖片段分析, 对未知亲本进行推测, 结果发现未知亲本含有骨干亲本“丹 340”和“Mo17”的共祖染色体片段, 但仍有部分染色体片段来源未知(数据待发表)。

骨干亲本的一个显著特征就是利用其为基础材料可以培育出众多优良品种。从遗传上讲, 来自骨干亲本的遗传物质应该对新品种选育具有重要遗传贡献。在此条件下, 那些在衍生材料中被选择性保留的染色体片段应对骨干亲本的形成具有重要作用。在一定程度上, 骨干亲本遗传基础解析就是这些被选择性保留染色体片段的遗传解析。借助不同类型的分子标记, 骨干亲本重要传递遗传区段研究已有较多报道。在小麦上, 利用 SSR 标记对中国 66 份大面积推广的小麦品种和 13 份育种骨干亲本

的遗传关系进行分析,中国大面积推广小麦品种可分成6个类群,但每个类群中至少包括1个骨干亲本,结合系谱分析发现,每个类群中大面积推广品种多为同一类群骨干亲本后裔,该结果揭示了骨干亲本对小麦品种选育的重要作用<sup>[12]</sup>。利用SSR标记对小麦骨干亲本“欧柔”及其重要衍生品种重要遗传区段进行了分析,在344个多态性SSR位点中,来自“欧柔”的等位变异在至少21个SSR位点上表现出了明显的代际传递现象,并发现部分位点与穗粒数和产量具有较高关联<sup>[13]</sup>。利用多种分子标记对小麦骨干亲本“碧蚂4号”的重要遗传区段进行了分析,发现有18个标记位点在衍生品种中的传递频率超过25%,在其子3代和子4代材料中分别检测到8个和4个传递频率大于50%的标记位点,推测这些遗传区段可能在骨干亲本利用中受到强烈的育种选择,是“碧蚂4号”成为骨干亲本的遗传基础<sup>[14]</sup>。利用相同策略,还先后开展了“阿夫”<sup>[15]</sup>、“洛夫林10号”<sup>[16]</sup>、“8425B”<sup>[6]</sup>、“矮孟牛”<sup>[9]</sup>、“繁6”<sup>[17-18]</sup>、“临汾5064”<sup>[19]</sup>、“鲁麦14”<sup>[20]</sup>等小麦骨干亲本重要遗传区段研究分析,鉴定到一些产量、抗病、株型等重要性状关联遗传区段和基因位点,为解析小麦骨干亲本遗传基础,推进种质改良提供了重要信息。

水稻上,借助重测序技术,进行了含有骨干亲本“IR8”血缘30个优良品种的遗传解析,在基因组范围内确定了28个来自骨干亲本的高频率传递染色体片段,在这些区段中进一步鉴定出包括绿色革命基因“*sd1*”在内的6个已知功能基因和123个未知功能基因,对123个未知功能基因中的57个进行转基因功能验证,发现其中大多数基因与田间表型具有紧密联系,表明来自骨干亲本“IR8”的保守遗传区段在水稻育种上具有重要利用价值<sup>[21]</sup>。利用重测序技术,开展了来自3个育种系统(基于系谱记载)、共52个优良水稻品种的基因组特征分析,在基因组范围内检测到了数以千计的低多样性染色体区段,这些区段中涵盖了大量具有重要生物学功能的基因,其中35个区段(约占水稻基因组的0.16%)在不同的育种系统中被差异化选择<sup>[22]</sup>。

在玉米中,利用MaizeSNP50芯片,对骨干亲本“黄早四”及其衍生系进行了全基因组扫描,在基因组内鉴定到了15个来自骨干亲本的保守遗传区段,这些区段富集了大量与产量相关的主效位点,其中位于Bin4.05保守区段能被80%以上的“黄早四”衍生系所保留,这些区段可能对玉米骨干亲本“黄早四”的形成具有重要作用<sup>[23]</sup>。借助高密度基因

型数据,对世界范围内的多样性玉米种质进行了分析,以骨干亲本为典型种质将其分为了13个亚群,并在基因组范围内检测到了197个亚群间分化遗传区段,并发现这些分化区段存在大量的产量和适应性基因位点<sup>[24]</sup>。利用MaizeSNP50芯片基因型数据,还开展了我国玉米不同杂种优势群骨干亲本典型遗传区段分析(IBD, identity-by-descent),分别检测到玉米骨干亲本“B73”典型遗传区段116个、“Mo17”典型区段105个、“207”典型区段111个和“黄早四”典型区段190个<sup>[25]</sup>。

作物育种过程中存在一个奇特现象,即使来自相同的亲本组合,其后代中有些家系能成为大面积推广品种,但进一步的育种利用价值有限;其姊妹系作为品种可能表现并不突出,但却能够利用其培育出大量优良后代,成为育种进程中的骨干亲本。因此,骨干亲本形成是否存在共性的遗传特点,是一个值得研究和探讨的问题。该现象在小麦中的典型案例就是大面积推广品种“碧蚂1号”和成为骨干亲本的“碧蚂4号”,2个品种来自同一个育种组合“蚂蚱麦×碧玉麦”,对其进行遗传分析发现,作为骨干亲本的“碧蚂4号”含有更多的有利等位变异<sup>[12]</sup>。在玉米中,以代表我国玉米种质资源广泛遗传多样性的639份自交系为试验材料,借助MaizeSNP50芯片高密度基因型数据,开展了自交系及其多个测交群体(4个测交群体)的小区产量全基因关联分析和关联位点优良等位变异挖掘,并根据拥有优良等位变异的数目对每个自交系进行分子评分和排序(数据待发表)。结果发现,玉米骨干亲本及其相关自交系能够富集更多的有利等位变异,并且这种富集不仅发生在自交系本身的关联位点,还发生在基于测交群体检测到的关联位点。例如,玉米骨干亲本“黄早四”及其多个衍生优良自交系,包括“444”、“吉853”、“Lx9801”、“92-8”、“黄野四3”、“京24”等,对这些自交系及其多重测交群体关联位点(5个组别:自交系和4个不同测交群体)优良单倍型在各个自交系中的数目进行排序,其中9个自交系在其中的4个组别中位于前50位,同时发现这9个自交系全部位于自交系关联位点有利等位变异富集的前50名,表明自交系能够富集更多的优良等位变异是杂交种高产的遗传基础。同时发现,来自法国的自交系“4F1”富集的优良等位变异数目在3个组别位于前50名,尽管该系在我国没有被广泛应用,但它是欧洲玉米育种中的重要骨干亲本,在早熟玉米育种方面具有重要利用价值。

在棉花上,利用重测序技术手段,开展了棉花驯化改良过程中重要基因组区段遗传分析<sup>[26]</sup>,结果能够检测到显著的人工驯化响应信号,并发现优良亲本能够很好地继承骨干亲本的重要基因区段和重要位点。其中,来自重要亲本“中 7263”和“鄂荆 1 号”的一个核心基因区段与衣分存在显著关联。进一步分析发现,该核心区段内一个细胞壁受体激酶相关基因(*GhWAKL3*)的一个非同义突变(A-to-G)与衣分存在显著相关性。

### 3.2 骨干亲本的重要性状基因位点研究

基因是影响作物性状外在表现的基本功能单元,基于骨干亲本的重要性状基因位点挖掘对深入解析其遗传基础和指导种质创新具有重要意义。当前阶段,连锁分析和关联分析是农作物重要性状遗传基础解析的主要分析手段。分子标记技术兴起以来,骨干亲本作为重要的种质资源类型,成为农作物重要性状遗传基础研究的重点。在小麦上,利用骨干亲本“南大 2419”和“望水白”构建的重组近交系群体,先后开展了抗赤霉病和穗部相关性状的 QTL 定位分析,对定位结果进行整合发现, QTL 有集中分布的趋势,且多数有利等位变异来自骨干亲本“南大 2419”<sup>[27-28]</sup>。利用骨干亲本“洛夫林 10 号”和“中国春”构建的 DH 群体进行了耐低磷 QTL 定位,并发现位于 4B、5A、5D 上的耐低磷 QTL 位点有利等位变异来自“洛夫林 10 号”<sup>[29]</sup>。利用小麦新型骨干亲本“周 8425B”及其衍生系为试验材料,开展了成株期抗条锈位点的关联分析,鉴定到了 4 个条锈抗病位点,其中 2 个抗性位点与已报道的抗条锈病基因 *Yr7*、*YrZH84*、*LrZH84* 所在染色体区域相同或紧密连锁,同时在 3A 染色体长臂末端发现一个条锈病抗性位点,能解释 22.9% 的表型变异,推测可能为一个新的抗锈病基因位点<sup>[6]</sup>。利用小麦骨干亲本“京 411”及其衍生品种,借助高度 SNP 基因型数据,鉴定到了 35 个根系性状关联位点,其中骨干亲本“京 411”在 26 个位点上表现为正向效应<sup>[30]</sup>。利用骨干亲本“燕大 1817”和“北农 6 号”构建的重组自交系为试验材料,定位到了 88 个与千粒重、粒长、粒宽、籽粒厚度相关的 QTL,并发现定位的 QTL 在 3B、5A、6B 等染色体上存在明显富集<sup>[31]</sup>。利用骨干亲本“阿夫”及其衍生系,开展了小麦赤霉病抗性关联分析,挖掘到 5 个环境钝感抗病性相关位点<sup>[32]</sup>。

在水稻中,利用恢复系骨干亲本“明恢 63”为亲本,通过图位克隆策略,完成了首个水稻籽粒大

小主效位点 *GS3* 的图位克隆<sup>[33]</sup>。以 *GS3* 图位克隆为标志,在水稻中已完成了超过 120 个籽粒大小相关基因的克隆(<http://www.ricedata.cn/gene/index.htm>)。随着基因型鉴定成本的大幅下降,直接利用自然群体进行基因资源挖掘成为一种有效技术手段。利用 950 份全球多样性水稻材料,开展了水稻花期和产量性状全基因组关联分析,新挖掘花期和产量相关基因位点 32 个<sup>[34]</sup>。重要性状基因位点的大量挖掘对骨干亲本创新提供了大量遗传信息。另外,一些特殊基因资源的发现和利用,如矮秆基因 *sd1*、野败不育基因 *cms*、光温敏不育基因 *gpms* 和 *gtms*、抗白叶枯病基因 *Xa21* 和 *Xa23*、控制分蘖基因 *MOC1*、控制粒宽基因 *GW2* 等,对新型骨干亲本创制同样具有重要利用价值<sup>[35-38]</sup>。

在玉米中,利用骨干亲本同样开展了大量的产量及重要农艺性状遗传解析相关工作。例如,为深入研究玉米骨干亲本“黄早四”形成的遗传基础,中国农业科学院作物科学研究所构建了一个以“黄早四”为共同亲本、11 个来自不同杂种优势群的代表性自交系为其他亲本,包含近 2000 个 RILs 的中国玉米巢式关联分析(NAM, nested association mapping)群体。利用该玉米 NAM 群体,先后开展了玉米雄穗<sup>[39]</sup>、株型<sup>[40]</sup>、产量<sup>[41]</sup>、花期<sup>[42]</sup>等产量及重要农艺性状的遗传结构分析,获得了大量 QTL 位点。同时,还以骨干亲本“黄早四”为轮回亲本,构建近等导入系,利用图位克隆和关联分析相结合的策略,先后完成了粒宽/百粒重主效位点 *qGW4.05*<sup>[43]</sup>、粒长主效位点 *qKLL1.07*<sup>[44]</sup>、粒宽主效位点 *qKW7*<sup>[45]</sup> 的精细定位和候选基因挖掘工作。利用骨干亲本“黄早四”和“Mo17”组合,中国农业大学实现了一个玉米丝黑穗病抗性主效位点 *qHSR1* 的图位克隆,发现一个编码细胞壁激酶相关基因 *ZmWAK* 与丝黑穗病抗性显著相关<sup>[46]</sup>。中国农业科学院作物科学研究所利用“黄早四”和“齐 319”组合的高代回交群体,在重复定位丝黑穗病抗性位点 *qHSR1* 的同时,在第 5 染色体确定了一个新的抗病主效位点 *q5.03HR*<sup>[47]</sup>。

### 3.3 骨干亲本的基因组学研究

大量物种参考基因组的组装与释放是近 10 年来生物研究领域的重大进展。一个物种参考基因组的组装完成,意味着已经破译了该物种主要遗传密码,对其后续研究能够提供大量参考信息。在主要农作物研究领域,水稻基因组的研究进展最快。2002 年,中国研究团队发布了粳稻品种“93-11”的

参考基因组<sup>[48]</sup>，“93-11”是我国超级杂交水稻“两优培9”恢复系，同时也是红莲型三系杂交水稻恢复系之一。同年，日本科学家联合6家科研单位发布了粳稻品种“日本晴”的参考基因组<sup>[49]</sup>。这些工作的开展实施代表着农作物基因组研究时代正式到来。2016年，我国水稻研究团队基于传统的BAC连BAC策略构建物理图谱，采用PacBio单分子实时测序（三代测序技术），辅以二代序列作补充组装的策略，完成了籼稻骨干亲本“珍汕97”和“明恢63”的参考基因组拼装<sup>[50]</sup>。近期，水稻基因组学研究的重大进展是中国农业科学院联合国际水稻研究所（IRRI, International Rice Research Institute）等单位完成的“3000个水稻基因组项目”（The 3000 rice genomes project）<sup>[51]</sup>。该项目完成了3100份高度遗传多样性水稻种质资源的重测序，相关材料主要包括中国水稻代表性种质（包括部分骨干亲本）和IRRI代表性种质资源。该项目成果大幅提升了水稻基因组研究进程，为水稻产量、品质、抗病等性状的功能基因组研究和育种应用提供了重要支撑。

2009年，玉米“SS”杂种优势群骨干亲本“B73”的参考基因组被公开释放。与水稻基因组相比，玉米基因组更大，且含有更多重复序列，基因组组装技术难度也更大<sup>[52]</sup>。参考基因组的释放，大幅推动了玉米基础生物学研究进展。基于参考基因组序列信息，利用重测序数据，获得了1218份玉米自交系（含有大多数玉米骨干亲本）覆盖8300万个变异位点的高密度基因型数据<sup>[53]</sup>。2018年，中国农业大学又公布了玉米“NSS”杂种优势群骨干亲本“Mo17”的参考基因组，与B73参考基因组进行比较发现，“Mo17”在大约20%的预测基因区存在大效应突变或结构变异，该研究为解析玉米杂种优势形成提供了大量有价值的参考信息<sup>[54]</sup>。最近，北京农林科学院玉米中心公布了我国特有杂种优势群骨干亲本“黄早四”的参考基因组，序列分析发现，产量相关基因位点在“黄早四”保守区段发生显著富集<sup>[8]</sup>。小麦为同源六倍体作物，基因组庞大，重复基因序列多，其基因组研究难度较大。到2013年，首先公布了A<sup>[55]</sup>、D基因组<sup>[56]</sup>参考基因组。直到2018年，基于地方品种“中国春”的六倍体小麦参考基因组才得以拼装完成<sup>[57]</sup>。“中国春”是我国四川省的一个古老地方品种，易于进行远缘杂交，是小麦族野生资源高效利用和新型种质创新的重要中间资源。大豆为我国起源作物，但目前广泛采用的大豆参考基因组来源于美国品种“Williams 82”，该基

因组并不能完全代表所有大豆的遗传变异，尤其是亚洲栽培大豆的遗传变异。为了解决这一难题，以中国科学院遗传与发育研究所为首的研究团队公布了大豆品种“中黄13”的参考基因组<sup>[58]</sup>。“中黄13”为我国推广面积过亿亩的优良大豆品种，该品种在2011年获国家科技进步一等奖。

## 4 展望

骨干亲本作为一类特殊的种质资源类型，在新品种培育中具有重要利用价值。但是需要看到，在“区域化育种”逐步成为主流、商业化育种逐渐占据主导、知识产权保护制度逐步完善等一系列社会变革和生产条件发生变化的条件下，新型骨干亲本的高效创制和有效利用必将面临新的挑战。

### 4.1 加强骨干亲本形成遗传基础研究

骨干亲本具有综合性状优良、配合力高等显著特点。尽管目前对骨干亲本形成的遗传基础进行了多方面探索，但大多数情况下，还未把传递到衍生材料的保守基因组区段与重要农艺性状建立起内在联系，更未进入到基因的研究层面。因此，需更深入、更系统地解析骨干亲本形成的遗传基础，开发全基因组水平的分子标记，为新一代骨干亲本创制提供基因组选择方案。

### 4.2 强化优异种质资源和基因资源挖掘

近年来，随着绿色高效农业发展理念的贯彻落实、集约化农业的持续发展和主要农作物生产机械化水平的大幅提高，主要农作物育种目标必将做出相应的调整。然而，满足这些新形势需求的种质资源较为缺乏，例如缺少直播水稻资源、抗赤霉病小麦资源、抗穗腐病玉米资源、适合机收棉花资源等。因此，针对新时代育种需求，强化优异种质资源和基因资源挖掘显得十分迫切，新型供体骨干亲本的形成依赖于其成败与效率。

### 4.3 加强候选骨干亲本预测、改良与创制

在系统解析骨干亲本形成的遗传基础、挖掘新型供体骨干亲本的基础上，应用基因组预测技术方法较为准确地预测候选骨干亲本已成为可能，应用基因组选择技术方法改良老一代骨干亲本、创制新一代骨干亲本已成为重要途径。同时，基因组编辑等新型生物技术也将在骨干亲本改良与创制中发挥重要作用。

## 参考文献

[1] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析. 北京: 中国农业出

- 版社, 2003: 10  
Zhuang Q S. Chinese wheat improvement and pedigree analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 10
- [2] 黎裕, 王天宇. 我国玉米育种种质基础与骨干亲本的形成. 玉米科学, 2010, 18(5): 1-8  
Li Y, Wang T Y. Germplasm base of maize breeding in China and formation of foundation parents. Journal of Maize Science, 2010, 18(5): 1-8
- [3] 汤圣祥, 王秀东, 刘旭. 中国常规水稻品种的更替趋势和核心骨干亲本研究. 中国农业科学, 2012, 45(8): 1455-1464  
Tang S X, Wang X D, Liu X. Study on the renewed tendency and key backbone-parents of inbred rice varieties (*O. sativa* L.) in China. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(8): 1455-1464
- [4] 赵久然, 郭景伦, 郭强, 尉德铭, 孔艳芳. 应用 RAPD 分子标记技术对我国骨干玉米自交系进行类群划分. 华北农学报, 1999, 14(1): 32-37  
Zhao J R, Guo J L, Guo Q, Yu D M, Kong Y F. Heterotic grouping of 25 maize inbreds with RAPD markers. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1999, 14(1): 32-37
- [5] 李振声. 我国小麦育种的回顾与展望. 中国农业科技导报, 2010, 12(2): 1-4  
Li Z S. Retrospect and prospect of wheat breeding in China. Journal of Agricultural Science and Technology, 2010, 12(2): 1-4
- [6] 肖永贵, 殷贵鸿, 李慧慧, 夏先春, 阎俊, 郑天存, 吉万全, 何中虎. 小麦骨干亲本“周 8425B”及其衍生品种的遗传解析和抗条锈病基因定位. 中国农业科学, 2011, 44(19): 3919-3929  
Xiao Y G, Yin G H, Li H H, Xia X C, Yan J, Zheng T C, Ji W Q, He Z H. Genetic diversity and genome-wide association analysis of stripe rust resistance among the core wheat parent Zhou 8425B and its derivatives. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(19): 3919-3929
- [7] 孙宗修, 鄂志国, 王磊, 朱德峰, 张玉屏, 胡国成, 刘文真, 付亚萍. 对中国水稻骨干亲本评定方法的探索. 作物学报, 2014, 40(6): 973-983  
Sun Z X, E Z G, Wang L, Zhu D F, Zhang Y P, Hu G C, Liu W Z, Fu Y P. Exploring assessment method of Chinese rice backbone parents. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(6): 973-983
- [8] Li C, Song W, Luo Y, Gao S, Zhang R, Shi Z, Wang X, Wang R, Wang F, Wang J, Zhao Y, Su A, Wang S, Li X, Luo M, Wang S, Zhang Y, Ge J, Tan X, Yuan Y, Bi X, He H, Yan J, Wang Y, Hu S, Zhao J. The Huangzaosi maize genome provides insights into genomic variation and improvement history of maize. Molecular Plant, 2019, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.02.009>
- [9] 于海霞, 肖静, 田纪春. 小麦骨干亲本矮孟牛及其衍生后代遗传解析. 中国农业科学, 2012, 45(2): 199-207  
Yu H X, Xiao J, Tian J C. Genetic dissection of milestone parent Aimengniu and its derivatives. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(2): 199-207
- [10] 李遂生. 玉米“黄早四”的选育过程及其应用. 北京农业科学, 1997, 15(1): 19-21  
Li S S. The selection process and application of a maize inbred line "Huangzaosi". Beijing Agricultural Sciences, 1997, 15(1): 19-21
- [11] Lai J, Li R, Xu X, Jin W, Xu M, Zhao H, Xiang Z, Song W, Ying K, Zhang M, Jiao Y, Ni P, Zhang J, Li D, Guo X, Ye K, Jian M, Wang B, Zheng H, Liang H, Zhang X, Wang S, Chen S, Li J, Fu Y, Springer N M, Yang H, Wang J, Dai J, Schnable P S, Wang J. Genome-wide patterns of genetic variation among elite maize inbred lines. Nature Genetics, 2010, 42: 1027-1030
- [12] 盖红梅, 王兰芬, 游光霞, 郝晨阳, 董玉琛, 张学勇. 基于 SSR 标记的小麦骨干亲本育种重要性研究. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1503-1511  
Gai H M, Wang L F, You G X, Hao C Y, Dong Y C, Zhang X Y. Fundamental roles of cornerstone breeding lines in wheat reflected by SSR random scanning. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(5): 1503-1511
- [13] 李小军, 徐鑫, 刘伟华, 李秀全, 李立会. 利用 SSR 标记探讨骨干亲本欧柔在衍生品种的遗传. 中国农业科学, 2009, 42(10): 3397-3404  
Li X J, Xu X, Liu W H, Li X Q, Li L H. Genetic diversity of the founder parent Orofen and its progenies revealed by SSR markers. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(10): 3397-3404
- [14] 袁园园, 王庆专, 崔法, 张景涛, 杜斌, 王洪刚. 小麦骨干亲本碧蚂 4 号的基因组特异位点及其在衍生后代中的传递. 作物学报, 2010, 36(1): 9-16  
Yuan Y Y, Wang Q Z, Cui F, Zhang J T, Du B, Wang H G. Specific loci in genome of wheat milestone parent Bima 4 and their transmission in derivatives. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(1): 9-16
- [15] 司清林, 刘新伦, 刘智奎, 王长有, 吉万全. 阿夫及其衍生小麦品种(系)SSR 分析. 作物学报, 2009, 35(4): 615-619  
Si Q L, Liu X L, Liu Z K, Wang C Y, Ji W Q. SSR analysis of Funo wheat and its derivatives. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(4): 615-619
- [16] 徐鑫, 李小军, 李秀全, 杨欣明, 刘伟华, 高爱农, 李立会. 小麦骨干亲本“洛夫林 10 号”1BL/1RS 在衍生品种中的遗传分析. 麦类作物学报, 2010, 30(2): 221-226  
Xu X, Li X J, Li X Q, Yang X M, Liu W H, Gao A N, Li L H. Inheritance of 1BL/1RS of founder parent Lovrin 10 in its progeny. Journal of Triticeae Crops, 2010, 30(2): 221-226
- [17] 陈国跃, 刘伟, 何员江, 苟璐璐, 余马, 陈时盛, 魏育明, 郑有良. 小麦骨干亲本繁 6 条锈病成株抗性特异位点及其在衍生品种中的遗传解析. 作物学报, 2013, 39(5): 827-836  
Chen G Y, Liu W, He Y J, Gou L L, Yu M, Chen S S, Wei Y M, Zheng Y L. Specific loci for adult-plant resistance to stripe rust in wheat founder parent Fan 6 and their genetic dissection in its derivatives. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(5): 827-836
- [18] 邓梅, 何员江, 苟璐璐, 姚方杰, 李健, 张雪梅, 龙黎, 马建, 江千涛, 刘亚西, 魏育明, 陈国跃. 小麦骨干亲本繁 6 产量相关性状关键基因组区段的遗传效应. 作物学报, 2018, 44(5): 706-715  
Deng M, He Y J, Gou L L, Yao F J, Li J, Zhang X M, Long L, Ma J, Jiang Q T, Liu Y X, Wei Y M, Chen G Y. Genetic effects of key genomic regions controlling yield-related traits in wheat founder parent Fan 6. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(5): 706-715
- [19] 乔玲, 刘成, 郑兴卫, 赵佳佳, 尚保华, 马小飞, 乔麟轶, 盖红梅, 姬虎太, 刘建军, 张建诚, 郑军. 小麦骨干亲本临汾 5064 单元型区段的遗传解析. 作物学报, 2018, 44(6): 931-937  
Qiao L, Liu C, Zheng X W, Zhao J J, Shang B H, Ma X F,

- Qiao L Y, Gai H M, Ji H T, Liu J J, Zhang J C, Zheng J. Genetic analysis of haplotype-blocks from wheat founder parent Linfen 5064. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44 ( 6 ): 931-937
- [ 20 ] 李玉刚, 任民, 孙绿, 王圣健, 韩梅, 李振清, 翟晓灵, 代小雁, 侯元江, 盖红梅. 利用 SSR 和 SNP 标记分析鲁麦 14 对青农 2 号的遗传贡献. *作物学报*, 2018, 44 ( 2 ): 159-168  
Li Y G, Ren M, Sun L, Wang S J, Han M, Li Z Q, Zhai X L, Dai X Y, Hou Y J, Gai H M. Genetic contribution of Lumai 14 to Qingnong 2 revealed by SSR and SNP markers. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44 ( 2 ): 159-168
- [ 21 ] Huang J, Li J, Zhou J, Wang L, Yang S, Hurst L D, Li W H, Tian D. Identifying a large number of high-yield genes in rice by pedigree analysis, whole-genome sequencing, and CRISPR-Cas9 gene knockout. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115 ( 32 ): E7559-E7567
- [ 22 ] Zheng X, Li L, Liang F, Tan C, Tang S, Yu S, Diao Y, Li S, Hu Z. Pedigree-based genome resequencing reveals genetic variation patterns of elite backbone varieties during modern rice improvement. *Scientific Reports*, 2017, 7: 292
- [ 23 ] Wu X, Li Y, Shi Y, Song Y, Wang T, Huang Y, Li Y. Fine genetic characterization of elite maize germplasm using high-throughput SNP genotyping. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127: 621-631
- [ 24 ] Wu X, Li Y, Li X, Li C, Shi Y, Song Y, Zheng Z, Li Y, Wang T. Analysis of genetic differentiation and genomic variation to reveal potential regions of importance during maize improvement. *BMC Plant Biology*, 2015, 15: 256
- [ 25 ] Wu X, Li Y, Fu J, Li X, Li C, Zhang D, Shi Y, Song Y, Li Y, Wang T. Exploring Identity-By-Descent segments and putative functions using different foundation parents in maize. *PLoS One*, 2016, 11 ( 12 ): e0168374
- [ 26 ] Ma X, Wang Z, Li W, Zhang Y, Zhou X, Liu Y, Ren Z, Pei X, Zhou K, Zhang W, He K, Zhang F, Liu J, Ma W, Xiao G, Yang D. Resequencing core accessions of a pedigree identifies derivation of genomic segments and key agronomic trait loci during cotton improvement. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17: 762-775
- [ 27 ] Lin F, Kong Z X, Zhu H L, Xue S L, Wu J Z, Tian D G, Wei J B, Zhang C Q, Ma Z Q. Mapping QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in the Nanda2419 x Wangshuibai population. I. Type II resistance. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109: 1504-1511
- [ 28 ] Ma Z, Zhao D, Zhang C, Zhang Z, Xue S, Lin F, Kong Z, Tian D, Luo Q. Molecular genetic analysis of five spike-related traits in wheat using RIL and immortalized F<sub>2</sub> populations. *Molecular Genetics & Genomics*, 2007, 277: 31-42
- [ 29 ] Su J, Xiao Y, Li M, Liu Q, Li B, Tong Y, Jia J, Li Z. Mapping QTLs for phosphorus-deficiency tolerance at wheat seedling stage. *Plant and Soil*, 2006, 281: 25-36
- [ 30 ] 肖永贵, 路亚明, 闻伟, 陈新民, 夏先春, 王德森, 李思敏, 童依平, 何中虎. 小麦骨干亲本京 411 及衍生品种苗期根部性状的遗传. *中国农业科学*, 2014, 47 ( 15 ): 2916-2926  
Xiao Y G, Lu Y M, Wen W E, Chen X M, Xia X C, Wang D S, Li S M, Tong Y P, He Z H. Genetic contribution of seedling root traits among elite wheat parent Jing 411 to its derivatives. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47 ( 15 ): 2916-2926
- [ 31 ] Wu Q H, Chen Y X, Zhou S H, Fu L, Chen J J, Xiao Y, Zhang D, Ouyang S H, Zhao X J, Cui Y, Zhang D Y, Liang Y, Wang Z Z, Xie J Z, Qin J X, Wang G X, Li D L, Huang Y L, Yu M H, Lu P, Wang L L, Wang L, Wang H, Dang C, Li J, Zhang Y, Peng H R, Yuan C G, You M S, Sun Q X, Wang J R, Wang L X, Luo M C, Han J, Liu Z Y. High-density genetic linkage map construction and QTL mapping of grain shape and size in the wheat population Yanda1817 × Beining6. *PLoS One*, 2015, 10: e0118144
- [ 32 ] 付必胜, 付黎明, 吴燕, 张巧凤, 吴小有, 蔡瑾, 吴纪中, 蔡士宾. 小麦骨干亲本阿夫衍生系赤霉病抗性的关联分析. *植物遗传资源学报*, 2018, 19 ( 4 ): 598-611  
Fu B S, Fu L M, Wu Y, Zhang Q F, Wu X Y, Cai J, Wu J Z, Cai S B. Association mapping of *Fusarium* head blight resistance using the derivatives of core parent Funo in common wheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19 ( 4 ): 598-611
- [ 33 ] Fan C, Xing Y, Mao H, Lu T, Han B, Xu C, Li X, Zhang Q. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112 ( 6 ): 1164-1171
- [ 34 ] Huang X, Zhao Y, Wei X, Li C, Wang A, Zhao Q, Li W, Guo Y, Deng L, Zhu C, Fan D, Lu Y, Weng Q, Liu K, Zhou T, Jing Y, Si L, Dong G, Huang T, Lu T, Feng Q, Qian Q, Li J, Han B. Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm. *Nature Genetics*, 2011, 44 ( 1 ): 32-39
- [ 35 ] Li X, Qian Q, Fu Z, Wang Y, Xiong G, Zeng D, Wang X, Liu X, Teng S, Hiroshi F, Yuan M, Luo D, Han B, Li J. Control of tillering in rice. *Nature*, 2003, 422: 618-621
- [ 36 ] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nature Genetics*, 2007, 39 ( 5 ): 623-630
- [ 37 ] 万建民. 中国水稻遗传育种与品种系谱. 北京: 中国农业出版社, 2010: 741  
Wan J M. Rice genetic breeding and variety pedigree in China. Beijing: China Agriculture Press, 2010: 741
- [ 38 ] 程式华, 曹立勇, 庄杰云, 吴伟明. 关于超级稻品种培育的资源利用问题. *中国水稻科学*, 2009, 23 ( 3 ): 223-228  
Cheng S H, Cao L Y, Zhuang J Y, Wu W M. Discussion on germplasm and gene utilization in breeding of super rice. *Chinese Journal of Rice Science*, 2009, 23 ( 3 ): 223-228
- [ 39 ] 杨钊钊, 李永祥, 刘成, 刘志斋, 李春辉, 李清超, 彭勃, 张岩, 王迪, 谭巍巍, 孙宝成, 石云素, 宋燕春, 王天宇, 黎裕. 基于多个相关群体的玉米雄穗相关性状 QTL 分析. *作物学报*, 2012, 38 ( 8 ): 1435-1442  
Yang Z Z, Li Y X, Liu C, Liu Z Z, Li C H, Li Q C, Peng B, Zhang Y, Wang D, Tan W W, Sun B C, Shi Y S, Song Y C, Wang T Y, Li Y. QTL analysis of tassel-related traits in maize (*Zea mays* L.) using multiple connected populations. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38 ( 8 ): 1435-1442
- [ 40 ] 李清超, 李永祥, 杨钊钊, 刘成, 刘志斋, 李春辉, 彭勃, 张岩, 王迪, 谭巍巍, 孙宝成, 石云素, 宋燕春, 张志明, 潘光堂, 黎裕, 王天宇. 基于多重相关 RIL 群体的玉米株高和穗位高 QTL 定位. *作物学报*, 2013, 39 ( 9 ): 1521-1529  
Li Q C, Li Y X, Yang Z Z, Liu C, Liu Z Z, Li C H, Peng B,

- Zhang Y, Wang D, Tan W W, Sun B C, Shi Y S, Song Y C, Zhang Z M, Pan G T, Li Y, Wang T Y. QTL mapping for plant height and ear height by using multiple related RIL populations in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39 ( 9 ): 1521-1529
- [ 41 ] Li C H, Li Y X, Sun B C, Peng B, Liu C, Liu Z Z, Yang Z Z, Li Q C, Tan W W, Zhang Y, Wang D, Shi Y S, Song Y C, Wang T Y, Li Y. Quantitative trait loci mapping for yield components and kernel-related traits in multiple connected RIL populations in maize. *Euphytica*, 2013, 193: 303-316
- [ 42 ] Li Y X, Li C, Bradbury P J, Liu X, Lu F, Romay C M, Glaubitz J C, Wu X, Peng B, Shi Y, Song Y, Zhang D, Buckler E S, Zhang Z, Li Y, Wang T. Identification of genetic variants associated with maize flowering time using an extremely large multi-genetic background population. *The Plant Journal*, 2016, 86: 391-402
- [ 43 ] Chen L, Li Y X, Li C, Wu X, Qin W, Li X, Jiao F, Zhang X, Zhang D, Shi Y, Song Y, Li Y, Wang T. Fine-mapping of *qGW4.05*, a major QTL for kernel weight and size in maize. *BMC Plant Biology*, 2015, 16: 81
- [ 44 ] Qin W, Li Y, Wu X, Li X, Chen L, Shi Y, Song Y, Zhang D, Wang T, Li Y. Fine mapping of *qKLL1.07*, a major QTL for kernel length in maize. *Molecular Breeding*, 2016, 36: 8
- [ 45 ] Li X, Li Y, Chen L, Wu X, Qin W, Song Y, Zhang D, Wang T, Li Y, Shi Y. Fine mapping of *qKW7*, a major QTL for kernel weight and kernel width in maize, confirmed by the combined analytic approaches of linkage and association analysis. *Euphytica*, 2016, 210: 221-232
- [ 46 ] Zuo W, Chao Q, Zhang N, Ye J, Tan G, Li B, Xing Y, Zhang B, Liu H, Fengler K A, Zhao J, Zhao X, Chen Y, Lai J, Yan J, Xu M. A maize wall-associated kinase confers quantitative resistance to head smut. *Nature Genetics*, 2015, 47 ( 2 ): 151-157
- [ 47 ] Li Y X, Wu X, Jaqueth J, Zhang D, Cui D, Li C, Hu G, Dong H, Song Y C, Shi Y S, Wang T, Li B, Li Y. The identification of two head smut resistance-related QTL in maize by the joint approach of linkage mapping and association analysis. *PLoS One*, 2015, 10 ( 12 ): e0145549
- [ 48 ] Yu J, Hu S, Wang J, Wong G K, Li S, Liu B, Deng Y, Dai L, Zhou Y, Zhang X, Cao M, Liu J, Sun J, Tang J, Chen Y, Huang X, Lin W, Ye C, Tong W, Cong L, Geng J, Han Y, Li L, Li W, Hu G, Huang X, Li W, Li J, Liu Z, Li L, Liu J, Qi Q, Liu J, Li L, Li T, Wang X, Lu H, Wu T, Zhu M, Ni P, Han H, Dong W, Ren X, Feng X, Cui P, Li X, Wang H, Xu X, Zhai W, Xu Z, Zhang J, He S, Zhang J, Xu J, Zhang K, Zheng X, Dong J, Zeng W, Tao L, Ye J, Tan J, Ren X, Chen X, He J, Liu D, Tian W, Tian C, Xia H, Bao Q, Li G, Gao H, Cao T, Wang J, Zhao W, Li P, Chen W, Wang X, Zhang Y, Hu J, Wang J, Liu S, Yang J, Zhang G, Xiong Y, Li Z, Mao L, Zhou C, Zhu Z, Chen R, Hao B, Zheng W, Chen S, Guo W, Li G, Liu S, Tao M, Wang J, Zhu L, Yuan L, Yang H. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science*, 2002, 296 ( 5565 ): 79-92
- [ 49 ] Goff S A, Ricke D, Lan T H, Presting G, Wang R, Dunn M, Glazebrook J, Sessions A, Oeller P, Varma H, Hadley D, Hutchison D, Martin C, Katagiri F, Lange B M, Moughamer T, Xia Y, Budworth P, Zhong J, Miguel T, Paszkowski U, Zhang S, Colbert M, Sun W L, Chen L, Cooper B, Park S, Wood T C, Mao L, Quail P, Wing R, Dean R, Yu Y, Zharkikh A, Shen R, Sahasrabudhe S, Thomas A, Cannings R, Gutin A, Pruss D, Reid J, Tavtigian S, Mitchell J, Eldredge G, Scholl T, Miller R M, Bhatnagar S, Adey N, Rubano T, Tusneem N, Robinson R, Feldhaus J, Macalma T, Oliphant A, Briggs S. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science*, 2002, 296 ( 5565 ): 92-100
- [ 50 ] Zhang J, Chen L L, Xing F, Kudrna D A, Yao W, Copetti D, Mu T, Li W, Song J M, Xie W, Lee S, Talag J, Shao L, An Y, Zhang C L, Ouyang Y, Sun S, Jiao W B, Lv F, Du B, Luo M, Maldonado C E, Goicoechea J L, Xiong L, Wu C, Xing Y, Zhou D X, Yu S, Zhao Y, Wang G, Yu Y, Luo Y, Zhou Z W, Hurtado B E, Danowitz A, Wing R A, Zhang Q. Extensive sequence divergence between the reference genomes of two elite indica rice varieties Zhenshan 97 and Minghui 63. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113 ( 35 ): E5163-E5171
- [ 51 ] Wang W, Mauleon R, Hu Z, Chebotarov D, Tai S, Wu Z, Li M, Zheng T, Fuentes R R, Zhang F, Mansueto L, Copetti D, Sanciangco M, Palis K C, Xu J, Sun C, Fu B, Zhang H, Gao Y, Zhao X, Shen F, Cui X, Yu H, Li Z, Chen M, Detras J, Zhou Y, Zhang X, Zhao Y, Kudrna D, Wang C, Li R, Jia B, Lu J, He X, Dong Z, Xu J, Li Y, Wang M, Shi J, Li J, Zhang D, Lee S, Hu W, Poliakov A, Dubchak I, Ulat V J, Borja F N, Mendoza J R, Ali J, Li J, Gao Q, Niu Y, Yue Z, Naredo M E B, Talag J, Wang X, Li J, Fang X, Yin Y, Glaszmann J C, Zhang J, Li J, Hamilton R S, Wing R A, Ruan J, Zhang G, Wei C, Alexandrov N, McNally K L, Li Z, Leung H. Genomic variation in 3, 010 diverse accessions of Asian cultivated rice. *Nature*, 2018, 557 ( 7703 ): 43-49
- [ 52 ] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, Stein J C, Wei F, Pasternak S, Liang C, Zhang J, Fulton L, Graves T A, Minx P, Reilly A D, Courtney L, Kruchowski S S, Tomlinson C, Strong C, Delehaunty K, Fronick C, Courtney B, Rock S M, Belter E, Du F, Kim K, Abbott R M, Cotton M, Levy A, Marchetto P, Ochoa K, Jackson S M, Gillam B, Chen W, Yan L, Higginbotham J, Cardenas M, Waligorski J, Applebaum E, Phelps L, Falcone J, Kanchi K, Thane T, Scimone A, Thane N, Henke J, Wang T, Ruppert J, Shah N, Rotter K, Hodges J, Ingenthron E, Cordes M, Kohlberg S, Sgro J, Delgado B, Mead K, Chinwalla A, Leonard S, Crouse K, Collura K, Kudrna D, Currie J, He R, Angelova A, Rajasekar S, Mueller T, Lomeli R, Scara G, Ko A, Delaney K, Wissotski M, Lopez G, Campos D, Braidotti M, Ashley E, Golser W, Kim H, Lee S, Lin J, Dujmic Z, Kim W, Talag J, Zuccolo A, Fan C, Sebastian A, Kramer M, Spiegel L, Nascimento L, Zutavern T, Miller B, Ambrose C, Muller S, Spooner W, Narechania A, Ren L, Wei S, Kumari S, Faga B, Levy M J, McMahan L, Van Buren P, Vaughn M W, Ying K, Yeh C T, Emrich S J, Jia Y, Kalyanaraman A, Hsia A P, Barbazuk W B, Baucom R S, Brutnell T P, Carpita N C, Chaparro C, Chia J M, Deragon J M, Estill J C, Fu Y, Jeddalo J A, Han Y, Lee H, Li P, Lisch D R, Liu S, Liu Z, Nagel D H, McCann M C, SanMiguel P, Myers A M, Nettleton D, Nguyen J, Penning B W, Ponnala L, Schneider K L, Schwartz D C, Sharma A, Soderlund C, Springer N M, Sun Q, Wang H, Waterman M, Westerman R, Wolfgruber T K, Yang L, Yu Y, Zhang L, Zhou S, Zhu Q, Bennetzen J L,

- Dawe R K, Jiang J, Jiang N, Presting G G, Wessler S R, Aluru S, Martienssen R A, Clifton S W, McCombie W R, Wing R A, Wilson R K. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 2009, 326 ( 5956 ): 1112-1115
- [ 53 ] Bukowski R, Guo X, Lu Y, Zou C, He B, Rong Z, Wang B, Xu D, Yang B, Xie C, Fan L, Gao S, Xu X, Zhang G, Li Y, Jiao Y, Doebley J F, Ross-Ibarra J, Lorant A, Buffalo V, Romay M C, Buckler E S, Ware D, Lai J, Sun Q, Xu Y. Construction of the third-generation *Zea mays* haplotype map. *Gigascience*, 2018, 7 ( 4 ): 1-12
- [ 54 ] Sun S, Zhou Y, Chen J, Shi J, Zhao H, Zhao H, Song W, Zhang M, Cui Y, Dong X, Liu H, Ma X, Jiao Y, Wang B, Wei X, Stein J C, Glaubitz J C, Lu F, Yu G, Liang C, Fengler K, Li B, Rafalski A, Schnable P S, Ware D H, Buckler E S, Lai J. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes. *Nature Genetics*, 2018, 50 ( 9 ): 1289-1295
- [ 55 ] Ling H Q, Zhao S, Liu D, Wang J, Sun H, Zhang C, Fan H, Li D, Dong L, Tao Y, Gao C, Wu H, Li Y, Cui Y, Guo X, Zheng S, Wang B, Yu K, Liang Q, Yang W, Lou X, Chen J, Feng M, Jian J, Zhang X, Luo G, Jiang Y, Liu J, Wang Z, Sha Y, Zhang B, Wu H, Tang D, Shen Q, Xue P, Zou S, Wang X, Liu X, Wang F, Yang Y, An X, Dong Z, Zhang K, Zhang X, Luo M C, Dvorak J, Tong Y, Wang J, Yang H, Li Z, Wang D, Zhang A, Wang J. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*. *Nature*, 2013, 496 ( 7443 ): 87-90
- [ 56 ] Jia J, Zhao S, Kong X, Li Y, Zhao G, He W, Appels R, Pfeifer M, Tao Y, Zhang X, Jing R, Zhang C, Ma Y, Gao L, Gao C, Spannagl M, Mayer K F, Li D, Pan S, Zheng F, Hu Q, Xia X, Li J, Liang Q, Chen J, Wicker T, Gou C, Kuang H, He G, Luo Y, Keller B, Xia Q, Lu P, Wang J, Zou H, Zhang R, Xu J, Gao J, Middleton C, Quan Z, Liu G, Wang J, International Wheat Genome Sequencing Consortium, Yang H, Liu X, He Z, Mao L, Wang J. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*, 2013, 496 ( 7443 ): 91-95
- [ 57 ] International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC), IWGSC RefSeq principal investigators, Appels R, Eversole K, Feuillet C et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 2018, 361 ( 6403 ), doi: 10.1126/science.aar7191
- [ 58 ] Shen Y, Liu J, Geng H, Zhang J, Liu Y, Zhang H, Xing S, Du J, Ma S, Tian Z. *de novo* assembly of a Chinese soybean genome. *Science China Life Science*, 2018, 61 ( 8 ): 871-884

## 欢迎订阅 2020 年《植物遗传资源学报》

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物科学研究所和中国农学会主办的学术期刊,中国科技核心期刊、全国中文核心期刊、中国科学引文数据库(CSCD)核心期刊,被国内多家数据库收录,被CA化学文摘(美)(2014)、JST日本科学技术振兴机构数据库(日)(2018)收录,荣获2015年度中国自然资源学会高影响力十佳期刊。据《中国科技期刊引证报告》(核心版)统计:2018年影响因子1.159,居21种农艺学科期刊的第二位。

在2018年中国科学文献计量评价研究中心发布的《世界学术期刊学术影响力指数(WAJCI)年报》中,《植物遗传资源学报》在世界农艺学102种期刊中排名49,入选Q2区。

报道内容为大田、园艺作物,观赏、药用植物,林用植物、草类植物及其一切经济植物的有关植物遗传资源基础理论研究、应用研究方面的研究成果、创新性学术论文和高水平综述或评论。如种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新,信息学、管理学等;起源、演化、分类等系统学;基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究。

双月刊,大16开本,288页,彩色铜版纸印刷。定价68元,全年408元。各地邮局发行。邮发代号:82-643。国内连续出版物号CN11-4996/S,国际连续出版物号ISSN1672-1810。本刊编辑部常年办理订阅手续,如需邮挂每期另加3元。

地址:北京市中关村南大街12号《植物遗传资源学报》编辑部

邮编:100081

电话:010-82105795

网址:www.zwyczy.cn

E-mail: zwyczyxb2003@163.com, zwyczyxb2003@sina.com

微信ID:植物遗传资源学报

作者QQ群:372958204