

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

范競升¹, 谢和霞², 覃兰秋², 谢小东², 周海宇², 程伟东², 江禹奉²

(¹广西壮族自治区亚热带作物研究所, 南宁, 530001; ²广西壮族自治区农业科学院玉米研究所/国家玉米改良中心广西分中心, 南宁, 530007)

摘要: 为了挖掘优异糯玉米种质资源, 提高糯玉米育种效率, 本研究利用 10K 玉米基因芯片对广西区内 207 个糯玉米农家品种和 6 份代表广西糯玉米的自交系为参考进行全基因组扫描, 解析广西糯玉米地方品种之间的遗传多样性与群体遗传结构。结果表明, 广西糯玉米种群总体的遗传多样性较高, 平均期望杂合度 (H_e) 为 0.31, 观察杂合度 (H_o) 为 0.22, 多态信息含量 (PIC) 平均值为 0.25。种群水平上, 桂中区域的遗传多样性水平最高 ($H_e=0.32$, $H_o=0.24$, $MAF=0.24$, $PIC=0.26$)。群体结构分析将地方品种划分为 4 大类群, 种群间遗传关系和类群归属与地理位置不完全相关, 品种间总体遗传相似系数偏低, 遗传多样性丰富。分子变异方差分析 (AMOVA) 结果显示 99% 的遗传变异来自种群内。群体间遗传分化系数 (F_{st}) 为 0.005, 群体间分化程度较低。研究结果确定了广西不同区域糯玉米地方品种多态性及亲缘关系, 为广西糯玉米种质改良和指导新品种培育提供理论依据。

关键词: 糯玉米; 地方品种; 遗传多样性; SNP 标记

Exploring the Genetic Diversity and Population Structure of Guangxi Waxy Maize Landraces based on SNP Markers

FAN Jing-sheng¹, XIE He-xia², QIN Lan-qi², XIE Xiao-dong², ZHOU Hai-yu², CHENG Wei-dong²,
JIANG Yu-feng²

(¹Guangxi Subtropical Crops Research Institute, Guangxi Nanning, 530001; ²Institute of Maize Research, Guangxi Academy of Agricultural Sciences/ Guangxi Sub-center of National Maize Improvement Center, Nanning 530007)

Abstract: In order to dissect elite waxy maize germplasm resources from landraces in maize breeding, the genetic diversity of

收稿日期:

修回日期:

网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为玉米种质资源研究及遗传育种, E-mail: jingshengfan@yeah.net

通讯作者: 江禹奉, 研究方向为玉米种质资源研究及遗传育种, E-mail: 82668259@qq.com

基金项目: 广西科技厅广西科技基地和人才专项 (桂科 AD20159093); 广西农业科学院基本科研业务专项 (桂农科 2021YT017); 农业基础性长期性科技工作国家作物种质资源数据中心观测监测任务书 (NAES018GR03)

Foundation projects: Guangxi Science and Technology Projects (GuikeAD20159093); Basic Scientific Research Projects of Guangxi Academy of Agricultural Sciences (Guinongke2021YT017); National Crop Germplasm Resources Data Center (NAES018GR03)

207 Guangxi waxy maize landraces and 6 reference waxy inbred lines was analyzed by genome-wide scanning based on of 10K SNP markers. The results showed that the overall genetic diversity of this population was relatively high, with an average expected heterozygosity (H_e) of 0.22, observed heterozygosity (H_o) of 0.31, and an average polymorphic information content (PIC) of 0.25. The genetic diversity in central Guangxi was the highest (H_e =0.24, H_o =0.32, MAF =0.24, PIC =0.26) at the population level. These landraces were divided into four major groups by population structure analysis. A correlation on the genetic relationship between populations and the geographical originations of landraces was not observed. In general, the genetic similarity coefficient among Guangxi waxy maize landraces is low, thus suggesting abundant the genetic diversity. Analysis of variance for molecular variation (AMOVA) showed that 99% of the genetic variation is contributed by the intra-population diversity. The genetic differentiation coefficient (F_{ST}) between groups was 0.005, indicating a low-level differentiation among groups. In summary, the present study unlocked the genetic diversity and relationship of waxy maize landraces in different regions of Guangxi, and provided a theoretical guidance for waxy maize germplasm improvement and breeding of new varieties in Guangxi.

Key words: waxy maize; landrace; genetic diversity; SNP marker

糯玉米 (*Zeamays* L. *sinensis* Kulesh) 又称为粘玉米或蜡质玉米, 由硬粒型玉米在第九号染色体的 *WX* 基因发生突变而形成, 富含支链淀粉, 主要用于鲜食及生产各类变性淀粉^[1-3]。我国西南地区 (云南、广西、贵州一带) 是糯玉米的初生起源中心, 保存有大量的地方农家种, 种质资源丰富^[4]。地方品种作为一种重要的基础资源, 对当地独特的地理环境适应性强, 遗传基础丰富, 是不可或缺的育种材料^[5]。

利用广西地方糯玉米种质资源育成了大量的糯玉米新品种。2003-2020 年广西审定的 153 个糯玉米品种中, 58 个品种的亲本来自广西糯玉米地方品种, 占比 37.9%。其中, 宜山糯种质育成玉美头 601、玉美头 606 和桂甜糯 525 等品种, 占比 25.5%; 怀远糯种质育成桂糯 528、桂花糯 526 和河糯 612 等品种, 占比 7.8%; 都安糯种质育成桂甜糯 525、兆香糯 1 号和鲜甜糯 868 等品种, 占比 5.9%; 克洞糯种质育成兆香糯 3 号、桂糯 530 等品种, 占比 3.9%。育成的新品种如柳糯 1 号、玉美头 601 号和桂糯 529 等在广西及周边市场包括在东盟国家, 表现出良好的丰产性和适应性, 是广西及相邻生态区市场的当家品种^[6-8]。但目前糯玉米地方品种无系谱记录, 亲缘关系不清, 利用糯玉米地方种质开展种质创新存在较大困难^[9-10]。因此, 研究广西糯玉米地方品种的遗传多样性、群体结构和亲缘关系, 阐明广西糯玉米地方品种的种质特点, 对糯玉米地方品种的应用、糯玉米种质创新和新品种培育具有重要指导意义。

单核苷酸多态性 (Single Nucleotide Polymorphisms, SNP) 在基因组中数量多, 分布广, 多态性丰富, 遗传稳定性好、易于高通量分析, 已成为分子育种应用的首选标记^[11-14]。在玉米遗传多样性分析方面, Liu 等^[15]利用 40,757 个 SNP 标记将 240 个中国常用玉米自交系进行了基因分型, 将 246 份自交系分为 5 个亚群, 结果与系谱一致。徐磊等^[13]利用 4767 个 SNP 标记将国内市场上推广的 39 份糯玉米品种划分为 5 大类群。肖颖妮等^[16]利用 5067 个 SNP 标记将 385 个鲜食玉米品种划分为 3 个类群。曾艳华等^[17]利用 14338 个

SNP 标记将广西 45 个爆裂玉米农家品种、中国 2 个爆裂玉米杂交种和 6 个南美爆裂玉米种质划分为三大类群，研究发现广西爆裂玉米农家品种遗传相似性较高，与杂交品种和南美品种遗传差异较大。

目前利用 SNP 标记对广西地区糯玉米农家品种遗传多样性的研究尚未见报道。本研究采用 10K 玉米基因芯片分析广西地区 207 个糯玉米地方品种的遗传多样性，了解这些地方品种在全基因组水平上的群体结构和亲缘关系，为糯玉米种质改良和指导新品种培育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验材料中 207 个糯玉米地方品种（附表 1）收集自广西各地，按其收集的来源地分为桂北品种、桂西品种、桂南品种与桂中品种。以近年育成的高产优质糯玉米品种桂甜糯 525、桂糯 518 和桂甜糯 987 的 6 个亲本自交系为对照系，均由广西农业科学院玉米研究所提供。

对照品系中 CK_DN226 为宜州糯、都安糯和克洞糯选系，育成国审品种桂糯 518 和桂审品种桂糯 523；CK_DN227 为莫宜糯，来源于宜山糯，作为亲本育成三个品种；CK_DN230 来源于天等糯，育成桂审品种桂甜糯 987；CK_DN232 来源于花甜糯 179 分离双隐二环系，育成国审品种桂甜糯 525；CK_DN234 来源于马来甜玉米杂交种分离双隐二环系；CK_DN235 为甜玉米分离二环系。

1.2 SNP 基因型分型及统计分析

采用改良 CTAB 法提取干种子基因组 DNA 并进行质量检测^[18]，利用 10K 玉米微阵列芯片（中玉金标记生物技术股份有限公司）进行基因型检测，共包含 9573 个位点，均匀分布在玉米 10 条染色体上，每条染色体上两标记间的物理距离平均在 200k 左右。

基因型数据分析基于 Axiom Analysis Suite 软件进行，通过对数据质控（DQC）>0.82、标记检出率（CR）>97%的样品进行 SNP 位点质控，过滤去掉最小等位基因频率（MAF）<5%和缺失率（Miss）>10%的标记，共剩余 5186 个可用标记。使用样品的杂合标记数除以总标记数计算样品杂合率；使用基因型一致的标记个数除以能成功分型的标记总数计算自交系之间的遗传相似系数；利用 PowerMarkerV3.25^[19]计算群体的主等位基因频率（Major Allele Frequency, MaF）、最小等位基因频率（Major Allele Frequency, MAF）、杂合率（Heterozygosity）、缺失率（Miss）、期望杂合度（Expected heterozygosity, He）、观察杂合度（heterozygosity observed, Ho）及多态信息含量（Polymorphism Information Content, PIC）。

1.3 遗传组成差异分析

利用 Treebest 软件^[20]中 NJ-tree 模型计算品种间遗传距离并构建进化树，利用 GCTA^[21]对样品进行主成分分析，利用 Admixture^[22]与 STRUCTURE2.3.4^[23]品种进行群体遗传结构分析与最佳类群分组的确定，利用 GenAlEx^[24]进行分子变异方差分析（AMOVA）与种群间的遗传分化系数 F_{st} 的计算。

2 结果与分析

2.1 SNP 位点的多态性分析

利用 10K 玉米基因芯片对材料进行基因型检测，过滤后最终获得 5186 个可用标记，标记在 10 条染色体上分布不均，1 号染色体的标记数量最多（756 个），而 10 号染色体上的标记数量最少（289 个）（图 1）。标记检出率均在 97.6%以上，92%的标记检出率大于 99%，该芯片对供试糯玉米地方品种 SNP 位点具有较高的分型效率。

按照来源地将糯玉米地方品种划分为 5 个种群（图 2）。遗传多样性分析结果如表 1 所示，桂中区域的遗传多样性水平最高， H_e 、 H_o 、MAF 和 PIC 值分别为 0.32、0.24、0.24 和 0.26。桂西区域的遗传多样性水平最低， H_e 、 H_o 、M_{AF} 和 PIC 值分别为 0.29、0.22、0.21 和 0.24。其中，桂中区域的观察杂合度 H_o 与多态信息含量 PIC 最高，为 0.24 和 0.26。

表 1 基于 213 个糯玉米种质的 5186 个 SNP 标记的多样性统计

Table 1 Diversity statistics of 5186 SNP markers based on 213 waxy maize germplasms

种群区域	群体个数	期望杂合度	观察杂合度	主要等位基因频率	最小等位基因频率	多态信息含量
Population	N	He	Ho	MaF	MAF	PIC
桂北 North	11	0.30	0.21	0.78	0.22	0.25
桂南 South	46	0.32	0.23	0.76	0.24	0.26
桂西 West	100	0.29	0.22	0.79	0.21	0.24
桂中 Central	50	0.32	0.24	0.76	0.24	0.26
参考品系 Reference	6	0.30	0.01	0.76	0.24	0.24
总体 Total	213	0.31	0.22	0.77	0.23	0.26

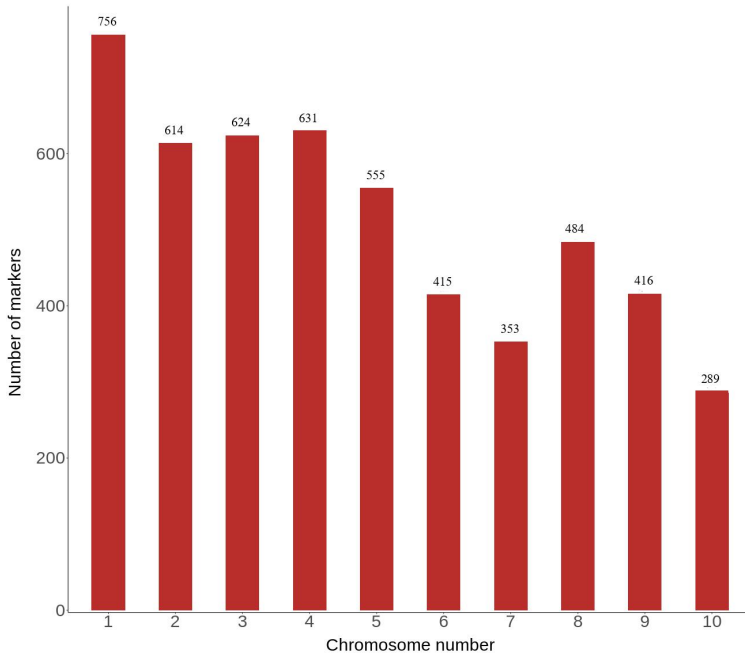


图 1 5186 个 SNP 标记在玉米 10 条染色体上的分布

Fig. 1 Distribution of 5186 SNP markers on 10 maize chromosomes

种质来源

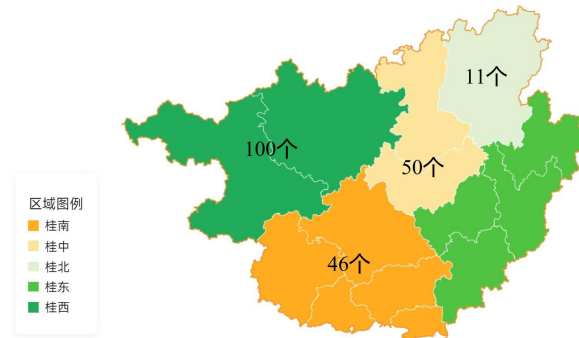


图 2 207 份广西糯玉米地方品种的来源区域

Fig. 2 Source area of 207 waxy maize landraces in Guangxi

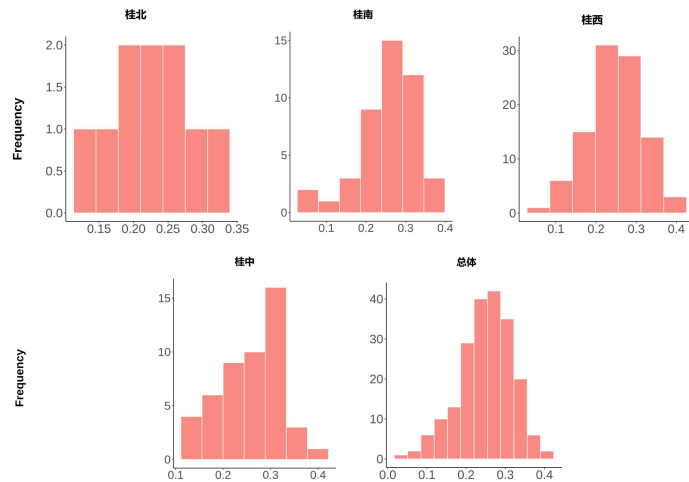


图 3 糯玉米地方品种杂合率分布直方图

Fig. 3 Histogram of heterozygous rate distribution of waxy maize landraces

2.2 品种杂合率统计

5186 个 SNP 位点在所有广西糯玉米地方品种的平均杂合率为 25.05%，杂合率变异幅度为 3.77%~41.07%，种质的杂合率差异较大（图 3）。

桂北区域品种的平均杂合率为 22.87%，杂合率变异幅度为 13.39%~32.79%；桂南区域品种的平均杂合率为 25.46%，杂合率变异幅度为 3.77%~35.71%；桂西区域品种的平均杂合率为 24.60%，杂合率变异幅度为 7.04%~41.07%；桂中区域品种的平均杂合率为 26.07%，杂合率变异幅度为 14.22%~40.88%。

地方品种的纯合程度较低，仅有 4 个品种杂合率低于 10%，占比 2%，可能由自交代数较高导致，为 DN187（南宁早玉米）、DN210（河池雪白糯玉米）、DN162（南宁糯玉米）和 DN213（河池中糯玉米）。

2.3 群体结构分析

2.3.1 进化树分析与主成分分析

通过 Nei's 1983 算法计算地方品种两两之间的遗传距离，运用 Treebest 软件基于 5186 个 SNP 位点，采用 NJ-tree 模型构建系统发育树，图中每一个分支代表一个样品，分支分离的越早表明遗传关系越远（图 4），利用 GCTA 对 207 个糯玉米品种进行主成分分析（图 5）。

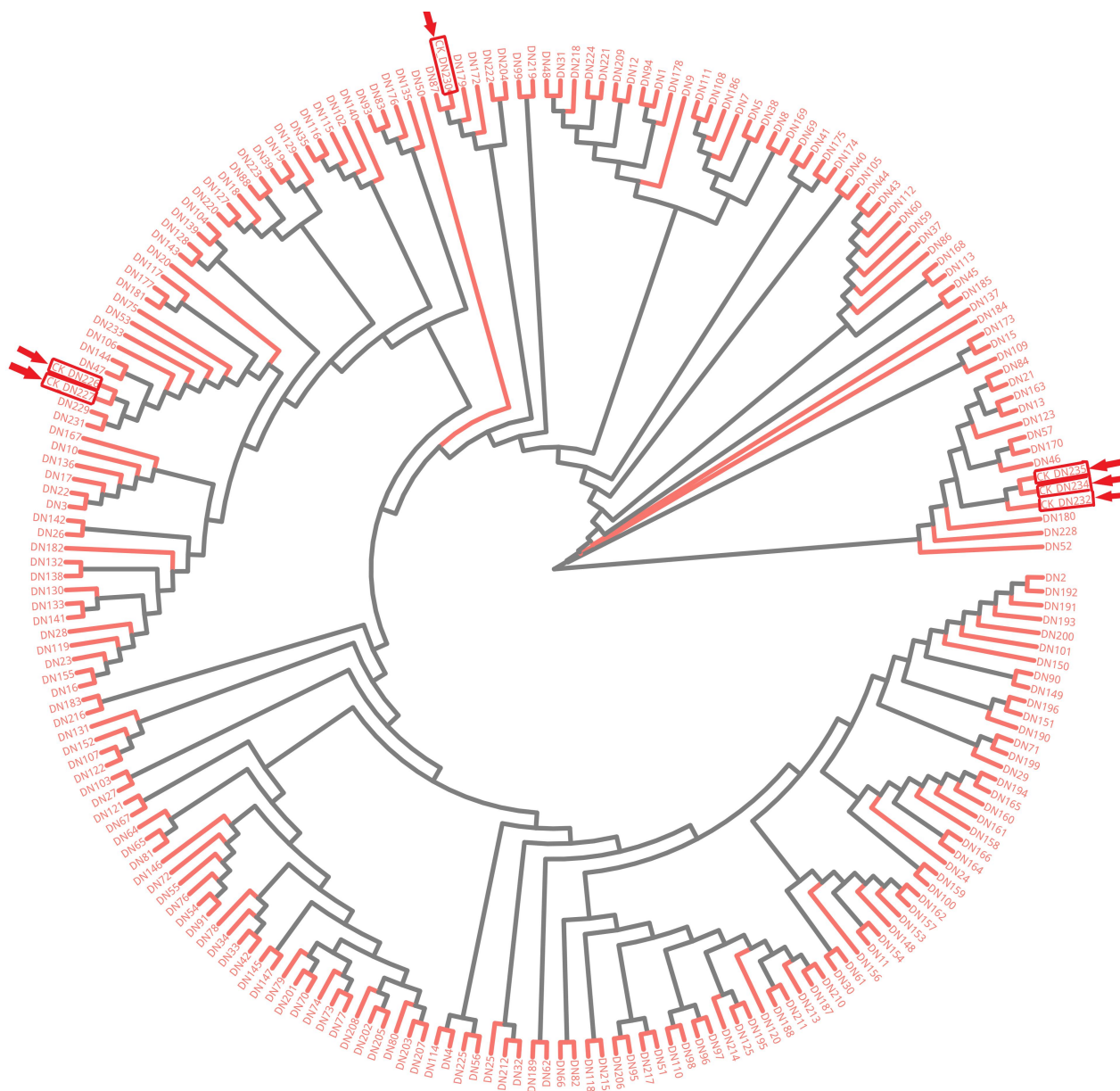
不同区域地方品种间遗传距离的变化范围为 0.102~0.344，平均值为 0.209，遗传距离最小的两个地方品种为 DN91（崇左糯玉米）和 DN54（百色糯玉米），遗传距离最大的是 DN187（南宁早玉米）和 DN180（来宾糯米包）。

进化树与主成分分析结果一致，结果显示：

天等糯选系 CK_DN230（NF7）与来源于桂中地区的 DN87（柳州本地糯玉米）、DN179（来宾本地白玉米）、DN172（来宾本地糯玉米）和 DN222（来宾明机糯）聚为一类；

CK_DN232、CK_DN234 和 CK_DN235 与来源于桂西南地区 9 个地方品种聚为一类，包括 DN170（来宾鲁班糯玉米）、DN57（河池宜州白糯）、DN46（崇左糯玉米）、DN180（来宾糯米包）、DN123（崇左本地糯玉米）、DN21（河池雪白糯玉米）、DN84（柳州糯玉米）、DN13（防城港糯玉米）和 DN163（南宁糯玉米）。

为来源于宜州糯、都安糯和克洞糯选系 CK_DN226 和来源于宜山糯选系莫宜糯 CK_DN227 与桂南地区品种 DN47（崇左白糯苞谷）和 DN144（南宁土糯玉米）聚在一起。

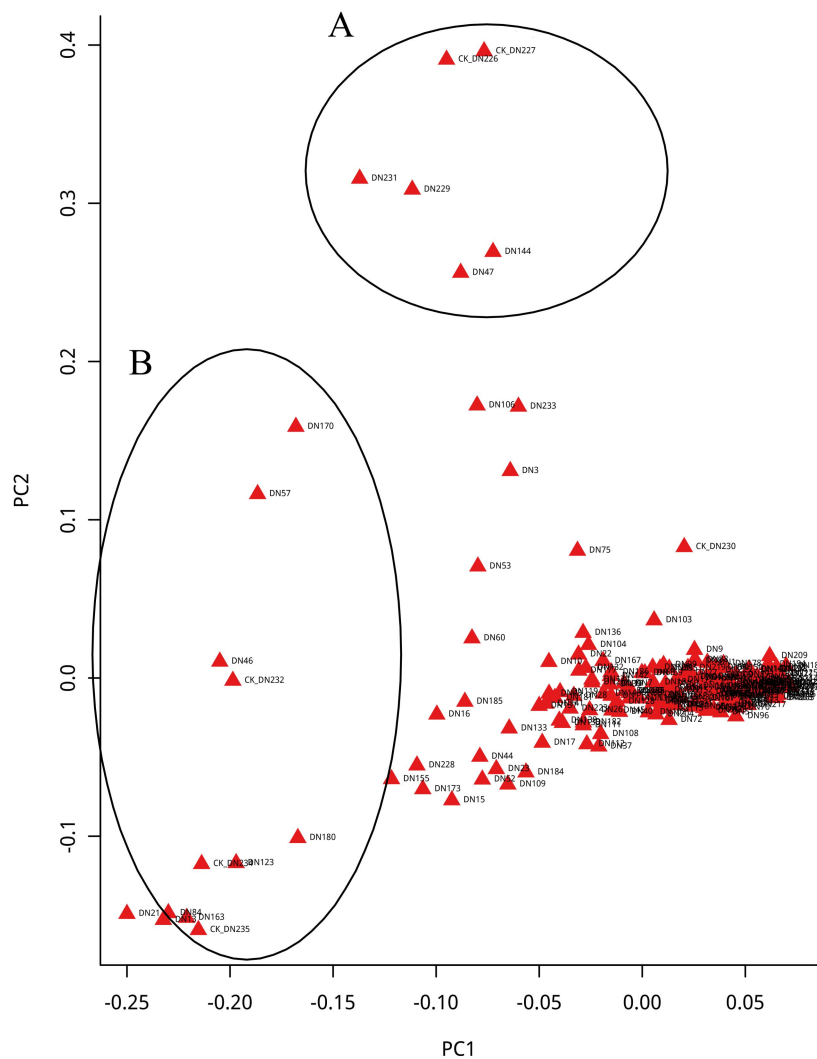


注：图中箭头所示位置为本研究中 6 份参考自交系

Legend: the arrows in the figure show the six reference inbred lines in this study

图 4 糯玉米地方品种和对照自交系的进化树图

Fig. 4 Evolutionary tree of waxy maize landraces and reference inbred lines



A: 与 CK_DN226 和 CK_DN227 聚在一起的地方品种; B: 与 CK_DN232、CK_DN234 和 CK_DN235 聚在一起的地方品种
A: Landraces clustered with CK_DN226 and CK_DN227; B: Landraces clustered with CK_DN232, CK_DN234 and CK_DN235

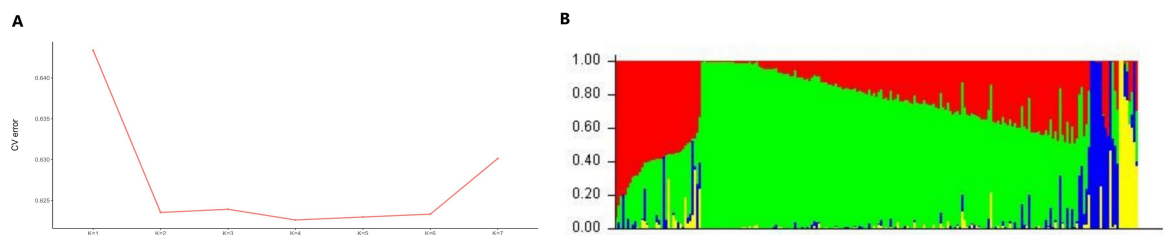
图 5 糯玉米地方品种和对照自交系的主成分分析图

Fig. 5 Principal component analysis results of waxy maize landraces and reference inbred lines

2.3.2 群体遗传结构分析

群体遗传结构分析结果如图 6 所示, $K=4$ 时 CV error 最小, 为 0.6226, 其次是 $K=5$, CV error 为 0.6226。在 $K=4$ 时, 将本研究中 207 个糯玉米地方品种划分为 4 个类群 (表 2)。划分到类群 2 的地方品种数量最多, 类群 2 包含天等糯选系 NF7 (CK_DN230) 与 161 个地方品种 (90 个来源于桂西, 34 个来源于桂中, 29 个来源于桂南, 8 个来源于桂北)。类群 1 包含 CK_DN232 与 35 个地方品种, 类群 3 包含 CK_DN234、CK_DN235 与 8 个地方品种, 类群 4 包含 CK_DN226、CK_DN227 与 3 个地方品种。

各类群的 Q 值分布 (表 2) 结果显示 71.97% 的地方品种 Q 值 ≥ 0.6 , 21.73% 的地方品种 Q 值 ≥ 0.9 , 这些品种遗传背景较为单一。28.2% 的地方品种 Q 值 < 0.6 , 具有混合来源, 遗传背景较为复杂。



A: K 值错误率 CV error 曲线图; B: 群体结构

A: Curve chart of CV error; B: Population structure

图 6 糯玉米地方品种群体遗传结构分析

Fig.6 Genetic structure analysis of waxy maize landrace population

表 2 各类群 Q 值分布

Table 2 Distribution of Q values for various groups

类群 Group	各类群地方品种数量 Number of landraces in various groups	品种数量 (频率/%) Number of landraces (frequency/%)			
		$Q < 0.6$	$0.6 \leq Q < 0.8$	$0.8 \leq Q < 0.9$	$Q \geq 0.9$
Pop1	35	22 (62.86%)	10 (28.57%)	2 (5.71%)	1 (2.86%)
Pop2	161	32 (19.87%)	58 (36.02%)	30 (18.63%)	41 (25.47%)
Pop3	8	3 (37.50%)	2 (25%)	0	3 (37.5%)
Pop4	3	1 (33.33%)	2 (66.67%)	0	0
合计 Total	207	58 (28.02%)	72 (34.78%)	32 (15.46%)	45 (21.73%)

2.4 遗传相似系数分析

如图 7 所示, 利用 5186 个 SNP 标记, 分析供试材料的遗传变异程度, 平均遗传相似系数为 0.51。遗传相似系数最大的一组地方品种为 DN98 vs DN110 (0.69), 均为百色糯玉米; 遗传相似系数最小的一组地方品种为 DN189 vs DN123 (0.39), 分别为南宁糯玉米和崇左本地糯玉米。

地方品种在桂中、桂西、桂南和桂北区域的平均遗传相似系数分别为 0.50、0.54、0.50 和 0.51, 各个区域的遗传相似系数差异不大。普遍认为同一血缘材料的遗传相似系数在 0.6 以上, 桂中、桂西和桂南地方品种遗传相似系数在 0.6 以上的占比分别为 1.6%、10.8%和 6.2%。桂北地区仅 1 对品种遗传相似系数大于 0.6, 表明桂北地区绝大多数地方品种没有明显的血缘关系, 遗传基础丰富。

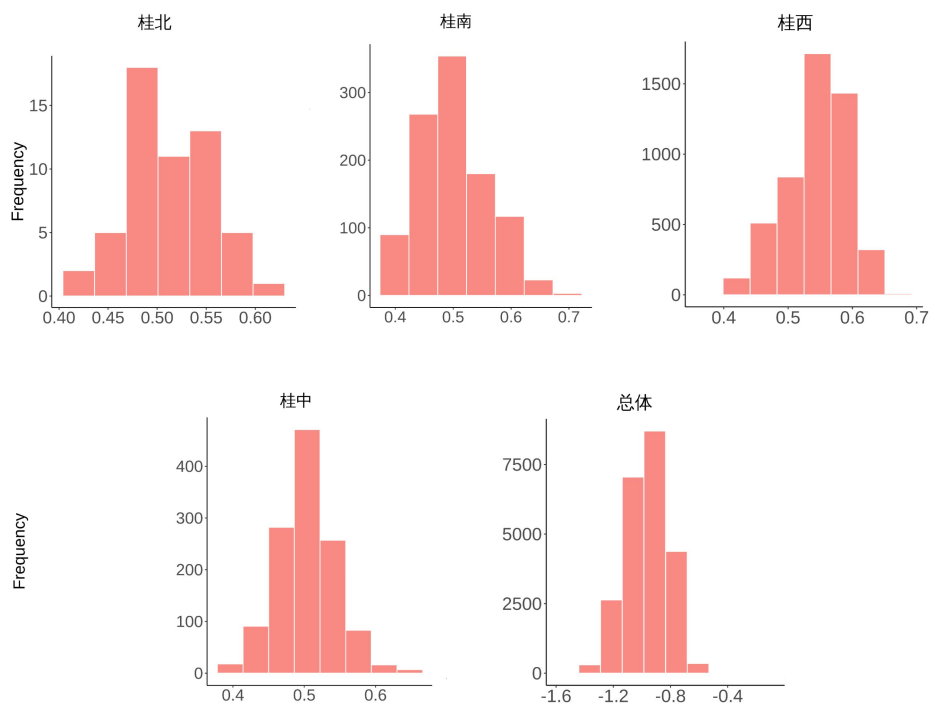


图 7 广西糯玉米地方品种遗传相似系数分布直方图

Fig.7 Histogram of genetic similarity coefficient distribution of Guangxi waxy maize landraces

2.5 分子变异方差分析与遗传分化

在按照来源区域划分的 5 个种群中，群体间遗传分化系数平均值 F_{ST} 为 0.005。分子变异方差分析 AMOVA 结果显示，种群间的遗传变异仅占总变异的 1%，种群内的遗传变异占总变异的 99%（表 3）。群体间遗传分化系数 F_{ST} 结果如表 4 所示，桂北区域的 F_{ST} 值最高（0.014），桂中区域和桂西区域最低，均为 0.006。

表 3 广西糯玉米种质资源 5 个种群的分子变异方差分析（AMOVA）

Table 3 Analysis of molecular variance (AMOVA) of five populations of waxy maize germplasm resources in Guangxi

变异来源	自由度	平方和	均方差	估计方差	方差分量百分率
Source	df	SS	MS	Est. Var.	%
种群间 Among Pops	4	5927.77	1481.94	6.32	1%
种群内 Within Pops	211	263567.99	1249.14	1249.14	99%
总体 Total	215	269495.76		1255.46	100%

表 4 广西糯玉米种质资源 5 个种群的群体间遗传分化系数（ F_{ST} ）

Table 4 Genetic differentiation coefficient (F_{ST}) among five populations of waxy maize germplasm resources in Guangxi

区域	桂中	桂北	桂南	桂西	参考品种
Region	Central	North	South	West	Reference
桂中 Central	—	0.013	0.008	0.004	0.000
桂北 North	0.013	—	0.016	0.018	0.011
桂南 South	0.008	0.016	—	0.001	0.004
桂西 West	0.004	0.018	0.001	—	0.001
参考品种 Reference	0.000	0.011	0.004	0.001	—
平均 F_{ST}	0.006	0.014	0.007	0.006	0.004

3 讨论

第三代 SNP 分子标记技术具有与功能基因关联度高、易开发、突变率低、样品检测通量高等优势，广泛应用于水稻、玉米、大麦等作物遗传多样性分析、遗传图谱构建及基因定位和品种鉴定等领域^[25-28]。本研究选用的糯玉米地方品种来自广西各县区，品种类型丰富，籽粒颜色包括白色、花色和黑色，具有广泛的代表性。

物种的遗传多样性越丰富，其抗逆性与对环境变化的适应能力就越强，分析遗传多样性对于玉米种质资源改良和指导新品种培育具有重要意义^[16]。史亚兴等^[29]利用 1059 个 SNP 标记对 39 份糯玉米自交系进行遗传多样性分析，PIC 平均值为 0.31，MAF 平均值为 0.29，期望杂合度平均值为 0.39。张金渝等^[30]利用 SSR 标记对 37 个云南糯玉米地方品种进行研究，PIC 值为 0.87，Shannon 多样性指数 I 为 0.54。卢媛等^[31]利用 34251 个 SNP 标记对 44 份糯玉米自交系进行全基因组扫描，检测到 PIC 平均含量为 0.32，MAF $\geq$ 0.03。本研究中 5186 个 SNP 标记在各区域地方品种中平均 MAF 为 0.23，PIC 的变化范围为 0.24~0.26，PIC 平均值为 0.26，选用的 SNP 标记为中度多态性位点，与前人的研究结果一致。本研究中地方品种期望杂合度的变幅为 0.29~0.32，平均值为 0.31，低于 1059 个 SNP 标记在 39 份糯玉米自交系（ $H_e=0.39$ ）与 47441 个 DArTseq 标记在 190 个非洲地方品种（ $H_e=0.36$ ）中的报道^[29, 32]，原因可能在于供试材料遗传相似系数偏高或材料间亲缘关系较近。

品种的纯合程度可通过样品杂合率来体现，样品杂合率随着自交代数的增加而降低，普遍认为玉米高代自交系的杂合率低于 10%^[17]。本研究中地方品种的杂合率总体较高，平均杂合率为 25.05%，桂中区域地方品种的杂合率最高，为 26.07%，遗传基础丰富。

群体结构分析能明确群体中个体的遗传组分，有助于明确种质间的遗传关系。本研究中 207 份糯玉米地方品种与 6 份参考自交系被划分为 4 个类群。Q 值 <0.6 的地方品种有 58 个，占比 28.2%，这些地方品种遗传组分混杂程度高，存在基因交流，大部分地方品种。149 个 Q 值 ≥ 0.6 的地方品种遗传背景简单，来源较为单一，其中桂中、桂西、桂南与桂北地方品种的平均 Q 值分别为 74.4%、83.7%、81.0%和 75.8%，桂西区域地方品种的遗传背景纯正比率略高于其他区域的地方品种。

主成分分析与进化树结果显示遗传距离最小的地方品种来自崇左市与百色市，遗传距离最大的地方品种来自南宁市与来宾市，且同一区域来源的地方品种分散聚集于不同的类群，表明类群的聚集与地方品种的地理来源无确定性关系。群体结构分析中划分为同一类群的地方品种与参考自交系在 PCA 分析与进化树分析中聚在一起，三种聚类方法结果基本一致。本研究中参考自交系莫宜糯（宜山糯）、YL611（宜州糯、都安糯和克洞糯选系）与南宁土糯玉米、崇左百色糯苞谷和来宾鲁班糯玉米划分为同一类群，77.7%的地方品种与 NF7（天等糯）划分为同一类群。近年来宜山糯种质、都安糯种质和克洞糯种质等地方种质资源

育成了大量优质新品种, 在本研究的基础上可以进一步根据地方种质的大田综合表现进行筛选与改良, 挖掘地方种质的优良性状, 通过育种工作积累地方种质的有利基因。遗传相似系数分析可为种质改良提供理论参考, 遗传相似系数在 0.60 或 0.70 以上被认为同一血缘材料, 0.50 左右或者以下被认为无血缘关系。本研究中糯玉米农家品种间平均遗传相似系数为 0.51, 变幅为 0.39~0.69, 变异幅度大。桂西区域平均遗传相似系数及遗传相似系数在 0.6 以上的占比均为最高, 表明该区域地方品种相同血缘的材料最多。

广西山区交通不便, 农民种植地方品种的成本低, 分布最集中的区域为海拔 400~800m 的中高海拔山区, 有利于地方品种间产生遗传分化^[33]。群体间遗传分化系数 F_{ST} 用于计算 SNP 变异位点在不同群体中的分化程度, 当 F_{ST} 为 0~0.05 时, 群体间遗传分化很小, 地方群体间的遗传组成相似^[34]。本研究中各种群间 F_{ST} 值均小于 0.05, 遗传分化很低, 遗传距离近, 种群内变异占总变异的 99%, 可能原因在于各个种群在过去曾发生过地方品种间的交流, 抵制了种群间的遗传分化。种质的频繁交流使得遗传差异减少, 遗传基础逐渐狭窄。

本试验的研究从分子水平上阐明了广西地方糯玉米种质的遗传多样性和亲缘关系, 为进一步鉴定和利用广西地方糯玉米种质资源, 发掘优异性状, 拓展糯玉米育种的种质基础提供参考依据。

参考文献

- [1] 谢孝颐, 蔡志飞, 印志同, 陈国清, 陆虎华. 糯玉米育种概论. 玉米科学, 2003, 31(S2): 58-67
XIE X Y, CAI Z F, YIN Z T, CHENG G Q, LU H H. Introduction to Waxy Maize Breeding. Journal of Maize Sciences, 2003, 31(S2): 58-67
- [2] 岳海峰, 李武, 刘君, 王靖, 刘鹏飞, 蒋锋, 陈青春, 张姿丽. 鲜食糯玉米主要农艺性状相关及通径分析. 仲恺农业工程学院学报, 2022, 35(01): 18-23
Yue H F, Li W, Liu J, Wang J, Liu P F, Jiang F, Chen Q C, Zhang Z L. Correlation and path analysis of main agronomic traits of fresh-eating waxy maize. Journal of Zhongkai University of Agriculture and Engineering. 2022, 35(01): 18-23
- [3] 李艳茹, 吉士东, 郑大浩. 糯玉米的营养价值和发展前景. 延边大学农学学报, 2003, 25(02): 145-148
Li Y R, Ji S D, Zheng D H. Nutritive value and developmental prospect of waxy corn. Journal of Agricultural Science Yanbian University. 2003, 25(02): 145-148
- [4] 杨太兴, 曾孟潜, 王璞. 我国南方糯玉米 (*Zea mays Sinensis*) 的过氧化物酶同工酶分析. Journal of Integrative Plant Biology, 1981(02): 110-115
Yang T X, Zeng M Q, Wang P. Analysis on peroxidase isozymes of waxy maize from south China. Journal of Integrative Plant Biology, 1981(02): 110-115
- [5] 黎裕, 王天宇. 玉米种质创新——进展与展望. 玉米科学, 2017, 25(3): 11-18
Li Y, Wang T Y. Germplasm Enhancement in Maize: Advances and Prospects. Journal of Maize Sciences. 2017, 25(3): 11-18
- [6] 覃光铁, 梁燕听, 陈桂兰, 覃守贵, 莫武平. 鲜食白糯玉米单交种柳糯1号的选育. 玉米科学, 2004, 12(S1): 33-37
Qin G T, Liang Y T, Chen G L, Qin S G, Mo W P. Breeding of Fresh White Waxy Maize variety Liunuo 1. Journal of Maize Sciences. 2004, 12(S1): 33-37
- [7] 黄开健, 杨华铨, 吴永升, 谭华, 陈品娘, 陈国品, 郑德波. 优质高产早熟糯玉米品种玉美头601的选育. 作物杂志, 2004(02): 57-58
Huang K J, Yang H Q, Wu Y S, Tan H, Chen P N, Chen G P, Zheng D B. Breeding of high-quality, high-yield and early-maturing waxy maize variety Yumeitou 601. Crops. 2004(02): 57-58
- [8] 郑加兴, 覃嘉明, 覃永媛, 王兵伟, 黄安霞, 时成俏. 广西鲜食糯玉米品种在越南的适应性分析. 种子, 2019, 38(02): 89-92+97
Zheng J X, Qin J M, Qin Y Y, Wang B W, Huang A X, Shi C Q. Adaptability analysis of Guangxi fresh-eat waxy maize varieties in Vietnam. Seed. 2019, 38(02): 89-92+97
- [9] 雍洪军, 张世煌, 张德贵, 李明顺, 李新海, 郝转芳, 刘晓鑫, 白丽, 谢传晓. 利用SSR荧光标记分析90个糯玉米地方品种的遗传多样性. 玉米科学, 2009, 17(01): 6-12

- Yong H J, Zhang S H, Zhang D G, Li M S, Li X H, Hao Z F, Liu X X, Bai L, Xie C X. Analysis of Genetic Diversity Among 90 Waxy Corn Landraces Using Fluorescent SSR Markers. *Journal of Maize Sciences*. 2009, 17(01): 6-12
- [10] 张胜恒, 易红华, 蔡治荣. 我国糯玉米种质研究进展. *玉米科学*, 2008, 16(03): 44-46
Zhang S H, Yi H H, Cai Z R. Advances in Research on Waxy Maize Germplasm. *Journal of Maize Sciences*. 2008, 16(03): 44-46
- [11] 尹祥佳, 李晶, 王雅琳, 王剑虹. SNP标记在玉米分子育种中的应用. *中国种业*, 2021(04): 23-26
Yin X J, Li J, Wang Y L, Wang J H. Application of SNP Markers in Maize Molecular Breeding. *China Seed Industry*, 2021(04): 23-26
- [12] 侯清桂, 张君, 田磊, 徐梦真, 邹欢, 毛棣, 陈彦惠, 吴连成. 基于SNP标记连锁图谱的玉米花期性状QTL定位. *玉米科学*, 2021, 29(06): 41-49
Hou Q G, Zhang J, Tian L, Xu M Z, Zou H, Mao D, Chen Y H, Wu L C. QTL Mapping of Maize Flowering Traits Based on SNP Molecular Marker Linkage Map. *Journal of Maize Sciences*, 2021, 29(06): 41-49
- [13] 徐磊, 徐志军, 安东升, 胡小文, 高玉尧, 刘洋. 基于SNP标记的糯玉米指纹图谱构建和遗传多样性分析. *分子植物育种*, 2021: 1-16
Xu L, Xu Z J, An D S, Hu X W, Gao Y X, Liu Y. Fingerprints Construction and Genetic Diversity Analysis of Waxy Corns Based on SNP Markers. *Molecular Plant Breeding*, 2021: 1-16
- [14] Zhang X, Zhang H, Li L, Lan H, Ren Z, Liu D, Wu L, *et al*. Characterizing the population structure and genetic diversity of maize breeding germplasm in Southwest China using genome-wide SNP markers. *BMC Genomics*, 2016, 17(1): 697
- [15] Liu C L, Hao Z F, Zhang D G, Xie C X, Li M S. *et al*. Genetic properties of 240 maize inbred lines and identity-by-descent segments revealed by high-density SNP markers. *Mol Breeding*, 2015, 35: 146
- [16] 肖颖妮, 于永涛, 谢利华, 祁喜涛, 李春艳, 文天祥, 李高科, 胡建广. 基于SNP标记揭示中国鲜食玉米品种的遗传多样性. *作物学报*, 2022, 48(06): 1301-1311
Xiao Y N, Yu Y T, Xie L H, Qi X T, Li C Y, Wen T X, Li G K, Hu J G. Genetic diversity analysis of Chinese fresh corn hybrids using SNP Chips. *Acta Agronomica Sinica*. 2022, 48(06): 1301-1311
- [17] 曾艳华, 谢和霞, 江禹奉, 周锦国, 谢小东, 周海宇, 谭贤杰, 覃兰秋, 程伟东. 基于SNP标记的爆裂玉米农家品种遗传多样性. *作物杂志*, 2020(05): 65-70
Zeng Y H, Xie H X, Jiang Y F, Zhou J G, Xie X D, Zhou H Y, Tan X J, Qin L Q, Cheng W D. Genetic Diversity of Popcorn Landraces Based on SNP Markers. *Crops*, 2020(05): 65-70
- [18] 董永军, 王陆军, 郝建平, 王艳梅, 李培良, 王创云, 邓艳芳, 周琼, 李志敏, 庞冰. 玉米干种子基因组DNA提取方法的改进. *山西农业科学*, 2017, 45(12): 1903-1906
Dong Y J, Wang L J, Hao J P, Wang Y M, Li P L, Wang C Y, Deng Y F, Zhou Q, Li Z M, Pang B. Improvement of Genome DNA Extraction Method from Maize Dry Seeds. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45(12): 1903-1906
- [19] Liu K, Muse S V. PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker data. *Bioinformatics*, 2005, 21(9): 2128-2129
- [20] Albert J. Vilella, Jessica Severin, Abel Ureta-Vidal, *et al*. EnsemblCompara GeneTrees: Complete, duplication-aware phylogenetic trees in vertebrates. *Genome Research*, 2009, 19(2): 327-335
- [21] 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
- [22] Alexander D H, Novembre J, Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research*, 2009, 19(9): 1655-1664
- [23] Falush Daniel, Stephens Matthew, Pritchard Jonathan K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 2003, 164(4): 1567-1587
- [24] Peakall R, Smouse P E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research--an update. *Bioinformatics*, 2012, 28(19): 2537-2539.
- [25] 宁洽, 刘文国, 杨伟光, 路明. SNP标记在玉米研究上的应用进展. *玉米科学*, 2017, 25(01): 57-61
Ning Q, Liu W G, Yang W G, Lu M. Progress and Application of SNP Markers in Maize. *Journal of Maize Sciences*, 2017, 25(01): 57-61
- [26] Rafalski Antoni. Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current opinion in plant biology*, 2002, 5(2): 94-100
- [27] Jones E S, Sullivan H, Bhatramakki D, Smith J S. A comparison of simple sequence repeat and single nucleotide polymorphism marker technologies for the genotypic analysis of maize (*Zea mays* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(3): 361-371
- [28] Varshney R K, Thiel T, Sretenovic-Rajicic T, Baum M, Valkoun J, Guo P, Grando S, Ceccarelli S, Graner A. Identification and validation of a core set of informative genic SSR and SNP markers for assaying functional diversity in barley. *Molecular Breeding*, 2008, 22(1): 1-13
- [29] 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(03): 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. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2015, 30(03): 77-82
- [30] 张金渝, 张建华, 杨晓洪, 金航, 王波, 肖植文, 孔令明, 米艳华, 华秋瑾. 用SSR标记划分云南糯玉米地方品种资源遗传类群的研究. *玉米科学*, 2007(01): 53-58

- Zhang J Y, Zhang J H, Yang X H, Jin H, Wang B, Xiao Z W, Kong L M, Mi Y H, Hua Q J. A Study on Genetic Group Classification of Waxy Corn Landraces in Yunnan by SSR Markers. *Journal of Maize Sciences*, 2007(01): 53-58
- [31] 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(03): 44-51.
Lu A, 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(03): 44-51
- [32] Nelimor C, Badu-Apraku B, Garcia-Oliveira A L, Tetteh A, Paterne A, N'Guetta A S, Gedil M. Genomic Analysis of Selected Maize Landraces from Sahel and Coastal West Africa Reveals Their Variability and Potential for Genetic Enhancement. *Genes (Basel)*, 2020, 11(9)
- [33] 曾艳华, 谢和霞, 程伟东, 江禹奉, 周锦国, 谢小东, 谭贤杰, 周海宇, 覃兰秋. 广西玉米种质资源系统调查与收集. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(03): 654-661
Zeng Y H, Xie H X, Cheng W D, Jiang Y F, Zhou J G, Xie X D, Tan X J, Zhou H Y, Qin L Q. Systematic Field Survey and Collection of Maize Germplasm Resources in Guangxi. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(03): 654-661
- [34] Wright. *Evolution and the genetics of populations*[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1978.