

玉米应用核心种质的构建与应用

李永祥¹, 李会勇², 扈光辉³, 刘旭洋¹, 李春辉¹, 张登峰¹, 黎裕¹, 王天宇¹

(¹中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ²河南省农业科学院粮食作物研究所, 郑州 450002; ³黑龙江省农业科学院玉米研究所, 哈尔滨 150086)

摘要: 应用核心种质是针对解决育种问题而建立的最优种质资源集合, 是种质资源研究和作物育种紧密衔接的体现形式, 其有效构建和利用可显著提升种质资源育种利用效率。鉴于玉米核心种质研究现状, 明确了玉米应用核心种质的基本范畴和特征, 提出在玉米核心种质资源的基础上, 进一步融入重要育种性状的优异等位基因, 构建分别适应不同生态区、杂种优势类群明确、所含优异等位基因清晰、无明显遗传累赘的应用核心种质, 将是今后玉米种质资源研究的工作重点。最后, 对玉米应用核心种质构建的关键问题进行了论述, 以期推动我国玉米应用核心种质构建相关工作的高效发展, 使其能够在较长的一段时间内对我国玉米育种研究提供有效的物质和信息支撑。

关键词: 玉米; 种质资源; 核心种质; 应用核心种质; 育种应用

Construction and Utilization of Applied Core Collection in Maize

LI Yong-xiang¹, LI Hui-yong², HU Guang-hui³, LIU Xu-yang¹, LI Chun-hui¹, ZHANG Deng-feng¹, LI Yu¹, WANG Tian-yu¹

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

²Cereal Crop Research Institute, Henan Academy of Agricultural Science, Zhengzhou 450002;

³Institute of Maize Research, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086)

Abstract: The applied core collection is the optimal set of elite germplasm constructed to solve breeding problems, which greatly embody the tight connections between germplasm research and crop breeding. Its effective construction and utilization can significantly improve the usage efficiency of germplasm in crop breeding.

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, E-mail: liyongxiang@caas.cn

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

王天宇, 研究方向为玉米种质资源, E-mail: wangtianyu@caas.cn

基金项目: 由国家重点研发计划 (2021YFD1200700); 中国农业科学院作物科学研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (CAAS-ZDRW202109); 中国农业科学院科技创新工程项目资助。

Foundation projects: National Key R&D Program of China (2021YFD1200700), Fundamental Research Funds for Central Non-Profit of Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ZDRW202109), Innovation Program of CAAS

Considering the present research status of core collection, we clarified the basic category and characteristics of maize applied core collection, and proposed that on the basis of core collection, the construction of maize applied core collection by integrating elite alleles of important breeding traits will be the focus of maize germplasm research. The constructed applied core collection would be suitable for the maize breeding of various ecological regions, with clear heterosis groups, clear elite alleles, but without obvious genetic burden. At last, the key issues of the construction of maize applied core collection are discussed, by which to promote the development of maize applied core collection and also to provide permanent supports for the research of breeding in China.

Keywords: maize; germplasm; core collection; applied core collection; breeding utilization

种质资源是作物遗传育种研究的物质基础,在世界范围内受到高度重视。据不完全统计,全世界已收集保存各类植物种质资源 740 万份以上(<http://www.faostat.fao.org/>)。大量的种质资源为开展遗传研究和育种利用提供了丰富的基础材料,然而庞大的数量为其整理保存、鉴定评价及研究利用带来了很大困难^[1]。针对该普遍性问题,上世纪 80 年代,澳大利亚的 Frankel 首次提出了核心种质(Core collection)的概念^[2],并随后对其进行了发展和完善^[3-4]。核心种质就是采取一定的抽样方法选择整个种质资源的一部分,以最小的取样数量、最大程度的代表整个资源的遗传多样性。而其他未包含于核心种质的材料将作为保留种质(Reserve collection)进行保存和评价利用。核心种质具有异质性、代表性、实用性、动态性和有效性等特征,在提升种质资源鉴定评价、基因挖掘和育种利用效率方面具有重要价值。

核心种质概念提出以后,世界范围内的研究人员在核心种质的构建程序、数据分析方法、取样策略以及有效性验证等方面开展了大量工作,我国于 1998 年立项了主要农作物核心种质的研究课题,推动了国内核心种质研究相关工作。在万方数据库进行搜索(<https://g.wanfangdata.com.cn/index.html>),截止 2022 年底,主题中包含“核心种质”的中文期刊论文超过 500 篇,涉及水稻^[5]、小麦^[6]、大豆^[7]等不同植物种类 100 个以上,这些工作在推动农、林、牧作物遗传育种研究方面发挥了重要作用。但是受条件技术方面的限制,以往开展的工作重在核心种质的构建和评价,在育种应用方面,核心种质的实质性支撑作用仍然有待加强和提高。为此,有必要在农作物核心种质基本理论指导下,借助分子生物学、基因组学等新兴技术手段,推动核心种质在遗传育种研究中发挥更加高效的作用。

1 应用核心种质的概念与利用

对作物育种来说,核心种质所具有的“实用性”特征是育种家最为关心的问题。在种质

资源学层面，核心种质是能够代表某个物种最大遗传多样性的最小资源集合。但作物育种的核心是在一定的生态条件下，筛选能够满足人类需要的种质类型，并能加以有效利用。农作物育种中需要的种质类型往往是物种水平核心种质（综合性核心种质）集合中的一部分。为此，在传统核心种质的概念之上，派生出了为某一特殊目的而建立的专项核心种质^[8]，该类型核心种质具有明确的应用目的，因此可称为应用核心种质。区别于种质资源学意义上的核心种质，在育种学层面上应用核心种质应该是为解决育种问题而建立的最优资源集合，该集合能够最大程度的体现核心种质在育种利用中的“实用性”特征，是种质资源研究和作物育种紧密衔接的体现形式。

物种水平的核心种质建立在拥有广泛遗传多样性资源的基础上，需要投入大量的人力物力。目前，在作物上能达到或接近这样状态的仅有水稻、小麦、大豆等少数作物品类。而多数作物核心种质多为针对具体研究问题而建立的应用核心种质，这类核心种质的遗传基础尽管不够广泛，但具有相对明确的应用目的，具有重要的遗传研究和育种利用价值。例如，为了提高种质资源育种利用效率，我国科研人员构建了小豆应用核心种质，并对其开展了生态适应性评价利用^[9]。基于多样性种质资源，中国农科院油料所构建了包括大粒、高木酚素、高油等 23 种应用型在内的 131 份芝麻应用核心种质^[10]。在大宗农作物上，应用核心种质相关工作也得到了有效开展。在大豆上，针对磷高效种质短缺问题，借助地理信息系统（Geographic Information System, GIS）建立了我国大豆磷效率应用核心种质，并开展了根系构型鉴定评价^[11]。在水稻上，周少川等^[12]将骨干亲本概念引入核心种质，提出核心种质是指具有某些优良性状的育种材料中，控制某些优良性状的特殊基因群体或基因系统，在品种改良过程中，它能够沿着育种目标置换和扩充基因群体，直至符合育种目标。在此基础上，又提出了水稻核心种质育种理论体系，并在该理论体系指导下育成了黄华占、美香占等系列优良亲本和品种^[13]。水稻核心种质育种理论体系主要是以骨干亲本为基础，针对生产需求不断引入新的遗传变异，经不断优化，形成动态的、不断演化的、以骨干亲本为核心的应用型种质，也就是说该理论体系中的核心种质即为应用核心种质。

2 玉米应用核心种质的基本范畴

1987 年由美国先锋公司发起了拉丁美洲玉米计划（Latin American Maize Project, LAMP），该计划由美洲地区 12 个国家合作完成，对超过 1.2 万份以上的玉米种质资源开展联合鉴定，构建了包含 2794 份材料的美洲地区玉米初级核心种质（Primary core collection），

并进一步鉴定出包含 268 份材料的育种应用核心种质^[14]。在 LAMP 计划基础之上，由美国农业部出资，又启动了美国 GEM（Germplasm Enhancement of Maize, GEM）项目，推动 LAMP 计划中所鉴定出核心种质的育种利用，形成了对美国玉米种业的长久支撑。与美洲地区类似，欧洲启动了 RESGENCT96-088 项目，有效推动了欧洲玉米核心种质研究^[15]。在种质资源学层面，我国也积极推进玉米核心种质构建相关工作，并基于国家种质库保存的 1.4 万余份地方品种资源和 3000 余份自交系资源，构建了包含 951 份地方品种和 242 份自交系的中国玉米核心种质，这些核心种质占当时国家库存玉米种质资源的 7%^[16]。此后，又通过国内外种质资源收集引进，进一步丰富了我国的玉米核心种质^[17-18]。与种质资源学层面的研究相比，在玉米育种领域，我国的育种科研工作者一般将在生产和育种中被广泛应用的种质资源成为核心种质^[19]。从概念上讲，此时定义中的核心种质更多指的是核心育种材料，也就是骨干亲本及其优良衍生后代的种质集合，这些种质并不具备传统意义上核心种质的广泛遗传多样性特征，但在育种利用中具有重要价值。为此，如何实现种质资源学意义的核心种质与育种利用中核心资源（核心育种资源）的有机结合，明确玉米应用核心种质的基本范畴，对提高种质资源育种利用效率具有十分重要的意义。

种质资源学意义上的核心种质来自占有资源集合的科学抽样，能够最大程度的代表被抽样群体的遗传多样性。但在育种利用层面，在一定的生态环境下，仅有部分类型种质表现出较好的适应性，能够满足特定环境和条件下的育种需求，这些材料在相应的生态环境下更容易被育种使用，但限于其遗传基础狭窄的天然不足，需要不断引入新的遗传变异，才能满足不断变化的育种需求。因此，在育种应用角度上，玉米应用核心种质应该为以直接服务于玉米育种为目的，具有一定的地域适应性，拥有适合当地生态环境和耕作栽培制度需求的主要优异变异集合（育种目标性状相关基因的优异等位变异集合），且容易被育种家利用的种质资源集合。

3 玉米应用核心种质的构建

育种目标性状应用核心种质是为有效解决目标性状遗传改良而构建的种质资源最优集合，来自目标性状的精准表型鉴定及有利等位基因精准评估，能够以最小的种质集合涵盖目标性状相关基因座位上尽可能多的优异等位变异，并可在一定时期内满足目标性状的遗传育种研究需要。育种目标性状应用核心种质是玉米应用核心种质构建的关键。区别于以往主要通过表型鉴定和遗传关系评估而建立的应用核心种质，在今后育种性状应用核心种质构建的

核心工作将是目标性状遗传基础深度解析和相关基因座位遗传效应评估，分子生物学（确定基因座位）和基因组学（等位变异分析）是其构建的重要技术支撑。目前，相关工作已经在水稻上取得重要进展，研究人员通过大数据搜索，确定了水稻数量性状基因位点，并结合等位变异效应评估，建立了籼稻基因组改良系统模型：RiceNavi^[20]，该研究为玉米重要育种性状应用核心种质的构建和高效利用提供了非常好的参考和借鉴。

玉米是杂种优势利用最为成功的作物之一，杂交种是其在生产中的主要利用形式。在长期的玉米育种进程中，根据生态类型和耕作制度的特点，不同地区分别形成了相对固定的杂种优势利用模式，而在杂种优势利用模式中又包含了不同的杂种优势类群^[21]，相同杂种优势类群的种质资源一般具有较高的遗传相似性，或者直接来自少数骨干亲本的衍生后代。这些被高强度利用的、分属于不同杂种优势类群的骨干材料是玉米育种中的核心资源（核心育种资源）。例如，以黄早四、昌 7-2 为代表的四平头种质、以旅 28、丹 340 等为代表的旅大红骨种质、以 Mo17、Oh43 为代表的兰卡斯特种质、以 U8112、5003 等为代表的改良瑞德种质、来自先锋杂交种 P78599 或相似杂交种选系的 P 群种质等^[22]。在玉米种质改良过程中，如果遗传背景不清，无法归属于相应的杂种优势类群，将大幅限制其在杂交育种中的利用价值，而围绕杂种优势类群骨干材料开展种质改良也是被长期育种实践经验证明了的有效途径^[21-23]。因此，在杂种优势利用基本前提下，杂种优势类群明确的核心育种资源将是玉米应用核心种质构建的基础，而育种性状应用核心种质将作为核心育种资源遗传改良的基因源，可满足玉米核心育种资源持续改良的需要。

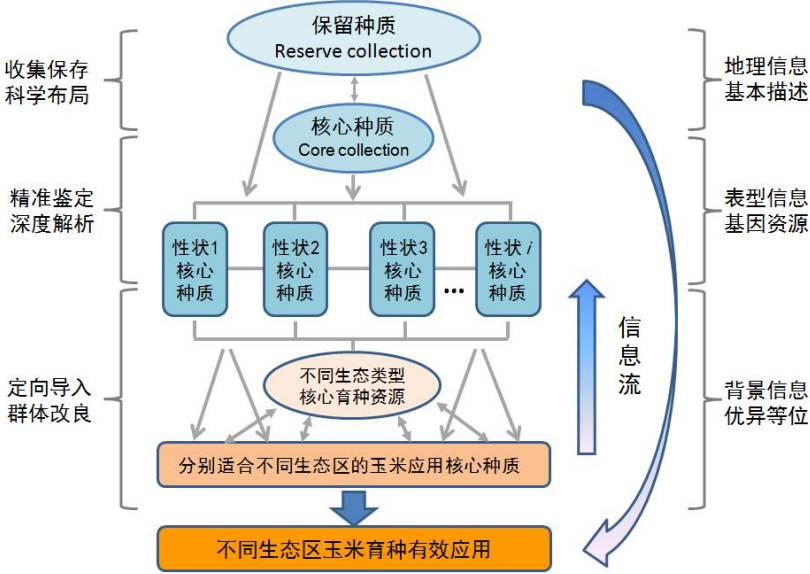


图 1 玉米应用核心种质构建与应用流程图

Fig. 1 Flow chart of construction and utilization of applied core collection in maize

根据以上要求，玉米应用核心种质的构建将包括以下几个关键环节（图1）：首先，在大量收集保存优异种质资源工作的基础上（保证广泛的遗传多样性），根据种质资源基础信息（原生境生态信息、基本描述等），科学布局，针对性开展多样性种质资源的精准表型鉴定和高精度基因型鉴定，并利用获得的精准表型和基因型数据，开展育种目标性状深度遗传解析，挖掘育种目标性状（如抗病、抗旱等）相关主效基因座位的优异单倍型，构建优异种质资源的目标性状基因座位单倍型图谱；其次，根据育种目标性状基因座位优异单倍型在种质资源中的分布，以最少的材料份数，但在目标性状上能够囊括尽可能多的优异单倍型的种质集合，从而构建重要育种目标性状应用核心种质，不同育种目标性状的应用核心种质可进一步整合和剔除重复，可获得综合的育种目标性状应用核心种质，而能够清楚的了解每份入选材料所蕴含的优异等位单倍型分布是育种目标性状应用核心种质构建的关键，其中部分核心育种资源因在某些重要育种性状上具有突出特点，本身含有相关的优异等位基因资源，因此将包含于育种目标性状应用核心种质之内；最后，以不同生态区玉米核心育种资源为基础，在明确杂种优势类群的前提下，根据育种目标性状的遗传结构特点，利用回交导入（存在主效基因位点，如南方锈病抗性）或群体改良（受多位点影响的数量性状）的方法，借助分子标记辅助选择或基因组预测等技术手段，推动核心育种资源高效改良。在此基础上，结合育种利用价值综合评估，既有核心育种资源和创新材料共同构成可适应不同生态区、杂种优势类群明确、所含优异等位基因清晰的玉米应用核心种质。玉米应用核心种质可直接进行杂交种组配，也可作为基础种质进行利用，推动新一轮骨干亲本的改良，从而形成对玉米育种的长效支撑。

4 玉米应用核心种质的特征

在当前生产条件和科技水平下，玉米应用核心种质应该至少需要具备三方面的特征：首先，具有鲜明“实用性”特征，玉米应用核心种质应该来自一定生态环境下核心育种资源和育种目标性状应用核心种质的有机融合，拥有解决特定生态区玉米育种目标相关基因资源的最优集合，当地核心育种资源能够保证其具有历史继承性，从而减少种质资源在育种利用中的试错成本，而育种目标性状应用核心种质则拥有解决育种问题的优异等位基因集合，可实现对核心育种资源的持续改良；其次，拥有“信息化”特征，玉米应用核心种质是核心育种资源和育种目标性状应用核心种质融合后的信息载体，是对种质资源鉴定评价信息和育种利用历史信息的继承与发展，借助分子生物学和基因组等技术手段，推动玉米应用核心种质从实物资源向信息资源的转变，从而保证其具有更高的育种利用价值；最后，具备“动态性”

特征，玉米应用核心种质是一个开放的、动态的资源集合，一方面占有的种质资源总量处于动态变化之中，新的优异种质可被不断的纳入，另一方面，随着生态环境和耕作制度的变革，生产中不断出现新的问题，需要从更大的种质资源群体中寻找答案，实现应用核心种质的不断优化，保证玉米育种材料的不断进步。

5 问题与展望

应用核心种质作为种质资源集合的一部分，是以解决育种问题为目的优化种质资源集合，在种质改良和新品种培育中具有重要利用价值。但需要看到的是，在“商业化”育种巨大经济利益驱使，及种业公司“尽量少犯错或不能犯错”行业规则的驱动下，未来的玉米杂交品种更迭速度将越来越快，这将对核心育种资源的利用强度提升至极高水平，从而导致原有核心育种资源所具有的利用潜力被迅速挖掘殆尽，利用分子生物学和基因组学等技术进步红利，持续的引入新的遗传变异，构建应用核心种质将是玉米种业“源头创新”的根本需求。

5.1 加强玉米育种重要性状遗传基础研究

基因序列蕴含的遗传信息是决定生物外在表型的内在原因。按照农作物演化形成的基本遗传规律，在其驯化和改良过程中的相关基因，将按照与被选择关键基因调控关系的远近被逐级选择^[24-25]。目前，在高强度的育种选择压下，能够被育种利用的大效应优异等位变异将很容易被固定下来，但基因组中大量存在的微效基因位点对育种目标同样具有重要作用，并且在相关基因被固定下来以后，有可能成为下一步的关键调控基因，从而成为新的选择目标。重要育种目标性状遗传基础的深度解析，尤其是重要基因调控网络的构建，将为从基因调控模块（网络）层面上的关键基因及其优异等位变异的挖掘提供极大的便利，从而对玉米应用核心种质构建和育种利用提供有力支撑。

5.2 强化优异种质和基因资源挖掘

种质资源是作物育种的物质基础，应用核心种质是种质资源中为解决育种问题而构建的种质集合，具有相对较高的育种利用价值。然而，随着气候条件的变化、绿色高效农业发展理念的贯彻落实，玉米育种不断对种质资源工作提出新的要求，因此从源头抓起，强化新时期优异种质挖掘，并借助分子生物学和基因组学等技术手段，将种质资源中所蕴含的优异等位基因快速融入核心育种资源，形成新的应用核心种质，将是未来玉米种质资源工作的重点。

5.3 推动实物资源向信息资源的转变

有效的信息可显著提高育种效率，在育种中具有重要价值。在一定程度上，即使主观性很强的“育种经验”也可算作是在长期育种实践活动中对大量的客观信息去伪存真，从而保留下来的有价值信息资源。在分子生物学和基因组学等相关学科快速发展的时代，影响作物大田表现的基因、环境和表型之间的关联将被逐渐破解，种质资源作为遗传信息的载体，其中所蕴含有价值基因资源的认知程度，将在很大程度上影响其在育种中的利用价值。同样，玉米应用核心种质相关信息资源的挖掘和积累，将是决定其育种利用效率的关键。

参考文献

- [1] Tanksley S D, McCouch S R. Seed bank and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. *Science*, 1997, 277:1063-1066
- [2] Frankel O H. Genetic perspectives of germplasm conservation. In: Arber W, Limensee K, Peacock W J, et al, eds. *Genetic Manipulation: Impact on Man and Society*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1984. 161-170
- [3] Frankel O H, Brown A H D. Plant genetic resources today: A critical appraisal. In: Holden J H W, Williams J T, eds. *Crop Genetic Resources: Conservation & Evaluation*. London: George Allen & Urwin Ltd, 1984. 249-257
- [4] Brown A H D. Core collections: A practical approach to genetic resources management. *Genome*, 1989, 31:818-824
- [5] 陈雨, 潘大建, 杨庆文, 刘斌, 范芝兰, 陈建酉, 李晨. 广东高州野生稻应用核心种质取样策略. *作物学报*, 2009, 35(3):459-466
Chen Y, Pan D J, Yang Q W, Liu B, Fan L Z, Chen J X, Li C. Sampling strategy for an applied core collection of Gaozhou wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in Guangdong, China. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(3):459-466
- [6] 郝晨阳, 董玉琛, 王兰芬, 游光霞, 张洪娜, 盖红梅, 贾继增, 张学勇. 我国普通小麦核心种质的构建及遗传多样性分析. *科学通报*, 2008, 53(8):908-915
Hao C Y, Dong Y S, Wang L F, You G X, Zhang H N, Gai H M, Jia J Z, Zhang X Y. Genetic diversity and construction of core collection in Chinese wheat genetic resources. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(8):908-915
- [7] 邱丽娟, 李英慧, 关荣霞, 刘章雄, 王丽侠, 常汝镇. 大豆核心种质和微核心种质的构建、验证与研究进展. *作物学报*, 2009, 35(4):571-579
Qiu L J, Li Y H, Guan R X, Liu Z X, Wang L X, Chang R Z. Establishment, representative testing and research progress of soybean core collection and mini core collection. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(4):571-579
- [8] 崔艳华, 邱丽娟, 常汝镇, 吕文河. 植物核心种质研究进展. *植物遗传资源学报*, 2003, 4(3):279-284
Cui Y H, Qiu L J, Chang R Z, Lv W H. Advances in research on core collection of plant germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2003, 4(3):279-284
- [9] 王丽侠, 程须珍, 王素华, 罗高玲, 刘振兴, 蔡庆生. 我国小豆应用核心种质的生态适应性及评价利用. *植物遗传资源学报*, 2013, 14(5):794-799
Wang L X, Cheng X Z, Wang S H, Luo G L, Liu Z X, Cai Q S. Adaptability and variation of an applied core collection of Adzuki Bean (*Vigna angularis*) in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14(5):794-799
- [10] 杨文娟, 张艳欣, 王林海, 魏鑫, 黎冬华, 高媛, 刘盼, 张秀荣. 一个芝麻应用核心种质的 DNA 分子身份证构建. *作物学报*, 2018, 44(7):1010-1020
Yang W J, Zhang Y H, Wang L H, Wei X, Li D H, Gao Y, Liu P, Zhang X R. Establishment of DNA molecular identification for a sesame (*Sesamum indicum* L.) applied core collection. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(7):1010-1020
- [11] 赵静, 付家兵, 廖红, 何勇, 年海, 胡月明, 邱丽娟. 大豆磷效率应用核心种质的根构型性状评价. *科学通报*, 2004, 49(13):1249-1257
Zhao J, Fu J B, Liao H, He Y, Nian H, Hu M Y, Qiu L J. Application of phosphorus efficiency of soybean core collection of root

- architecture traits evaluation. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(13):1249-1257
- [12] 周少川, 李宏, 黄道强, 卢德城. 水稻核心种质育种. *科技导报*, 2005, 11(23):23-26
Zhou S C, Li H, Huang D Q, Lu D C. Rice core germplasm breeding. *Science & Technology Review*, 2005, 11(23):23-26
- [13] 周少川, 柯苇, 缪若维, 李宏, 黄道强, 王重荣. 水稻核心种质育种理论体系的创建与应用. *中国水稻科学*, 2021, 35(6):529-534
Zhou S C, Ke W, Liao R W, Li H, Huang D Q, Wang C R. Creation and application of the breeding theory based on rice core germplasm. *Chinese Journal of Rice Science*, 2021, 35(6):529-534
- [14] Taba S, Díaz J, Franco J. A core subset of LAMP, from the Latin American Maize Project [EB/OL]. [2009-10-07] <http://apps.cimmyt.org/english/wps/pubs/Catalogdb/index.cfm>
- [15] Gouesnard B, Dallard J, Bertin P, Boyat A, Charcosset A. European maize landraces: genetic diversity, core collection definition and methodology of use. *Maydica*, 2005, 50:225-234
- [16] Li Y, Shi Y S, Cao Y S, Wang T Y. Establishment of a core collection for maize germplasm preserved in Chinese National Genebank using geographic distribution and characterization data. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2004, 51:845-852
- [17] 刘志斋, 吴迅, 刘海利, 李永祥, 李清超, 王风格, 石云素, 宋燕春, 宋伟彬, 赵久然, 赖锦盛, 黎裕, 王天宇. 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. *中国农业科学*, 2012, 45(11):2107-2138
Liu Z Z, Wu X, Liu H L, Li Y X, Li Q C, Wang F G, Shi Y S, Song Y C, Song W B, Zhao J R, Lai J S, Li Y, Wang T Y. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize inbred lines revealed by 40 core simple sequence repeats (SSRs). *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(11):2107-2138
- [18] Wu X, Li Y X, Li X, Li C H, Shi Y S, Song Y C, Zheng Z P, Li Y, Wang T Y. Analysis of genetic differentiation and genomic variation to reveal potential regions of importance during maize improvement. *BMC Plant Biology*, 2015, 15:256
- [19] 石运强, 南元涛, 魏国才, 金振国, 高利, 孙艳杰, 邵勇. 玉米早熟核心种质谱系的选育与创新思考. *黑龙江农业科学*, 2017, 9:6-8
Shi Y Q, Nan Y T, Wei G C, Jin Z G, Gao L, Sun Y J, Shao Y. Breeding and creative integration of early core germplasm maize inbred line Suixi709. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2017, 9:6-8
- [20] Wei X, Qiu J, Yong K, Fan J, Zhang Q, Hua H, Liu J, Wang Q, Olsen K M, Han B, Huang X. A quantitative genomics map of rice provides genetic insights and guides breeding. *Nature Genetics*, 2021, 53(2):243-253
- [21] 王懿波, 王振华, 王永普, 张新, 陆利行. 中国玉米主要种质杂交优势利用模式研究. *中国农业科学*, 1997, 30(4):16-24
Wang Y B, Wang Z H, Wang Y P, Zhang X, Lu L X. Studies on the heterosis utilizing models of main maize germplasms in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 30(4): 16-24
- [22] 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
- [23] Wu X, Li Y, Li X, Li C, Shi Y, Song Y, Zheng Z, Li Y, Wang T Y. Analysis of genetic differentiation and genomic variation to reveal potential regions of importance during maize improvement. *BMC Plant Biology*, 2015, 15:256
- [24] Doust A N, Lukens L, Olsen K M, Mauro-Herrera M, Meyer A, Rogers K. Beyond the single gene: how epistasis and gene-by-environment effects influence crop domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(17):6178-6183
- [25] Studer A J, Wang H, Doebley J F. Selection during maize domestication targeted a gene network controlling plant and inflorescence architecture. *Genetics*, 2017, 207(2):755-765