

doi: 10.3969/j.issn.0490-6756.2019.05.029

水稻遗传多样性及其农艺性状 与 SSR 标记的关联分析

王复标¹, 石 军², 郑 卓¹, 司二杰¹, 黄廷友², 孙惠敏¹

(1. 井冈山大学生命科学学院, 吉安 343009; 2. 绵阳市农业科学研究院水稻所, 绵阳 621000)

摘要: 分析水稻材料的遗传多样性, 寻找与农艺性状相关联的分子标记, 为水稻杂交组合的配置及分子标记辅助育种提供依据. 利用 60 对分布于水稻 12 条染色体组的 SSR 标记对 190 份水稻材料进行遗传多样性分析与群体遗传结构分析, 并采用 Tassel3.0 的 GLM 和 MLM 进行标记与农艺性状的关联分析. 结果显示, 190 份水稻材料的遗传相似系数(GS)变异范围为 0.62~0.97, 平均值为 0.86. 按群体遗传结构可将供试材料分为 3 个亚群. 以 GLM 分析, 发现 8 个与穗长、一次枝梗数、一次枝梗穗粒数、二次枝梗数、二次枝梗穗粒数、总穗粒数和饱满穗粒数相关联的标记, 各标记对表型变异的解释率为 0.0648; 以 MLM 分析显示, 8 个标记对表型变异的解释率在 0.0378~0.0648. 本研究获得的这 8 个农艺性状相关的分子标记可以作为辅助育种培育高产水稻品种的分子标记.

关键词: SSR; 遗传多样性; 群体遗传结构; 关联分析

中图分类号: Q37 **文献标识码:** A **文章编号:** 0490-6756(2019)05-0976-07

Association analysis among genetic diversity, agronomic characteristics and SSR markers in rice

WANG Fu-Biao¹, SHI Jun², ZHENG Zhuo¹, SI Er-Jie¹, HUANG Ting-You², SUN Hui-Min¹

(1. School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China;

2. Mianyang Agricultural Research Institute, Rice Institute, Mianyang 621000, China)

Abstract: In order to provide a basis for hybridization combination of parent materials and molecular assisted breeding, the genetic diversity of parent materials was analyzed by using SSR markers and their association with some agronomic traits. The genetic diversity analysis and population genetic structure analysis of 190 rice materials were analyzed using 60 pairs of SSR markers distributed in 12 chromosomes of rice. On this basis, the correlation analysis between the marker and agronomic traits was carried out using GLM and MLM of Tassel 3.0. The results showed that the genetic similarity coefficient (GS) variation of 190 rice materials ranged from 0.62 to 0.97 with an average of 0.86. According to the genetic structure of the population, the tested materials could be divided into three subgroups. With GLM analysis, 8 markers associated with spike length, a branch number, primary branch grain number, secondary branch number, secondary branch grain number, the total number of grains/ear and not full grain associated tag were found, and the tag on the interpretation of the phenotypic variation rate was 0.0648.

收稿日期: 2018-12-8

基金项目: 国家自然科学基金(31660382); 江西省自然科学基金(20161BAB214164); 井冈山大学博士科研启动金(jzb1826)

作者简介: 王复标(1988-), 男, 江西兴国人, 博士, 讲师, 研究方向为水稻遗传育种. E-mail: 509371055@qq.com

通讯作者: 孙惠敏. E-mail: huimin729@163.com

In the MLM system analysis, the explanatory rates of phenotypic variation by 8 markers ranged from 0.0378 to 0.0648. The molecular markers related to these eight agronomic traits obtained in this study will provide a theoretical basis for marker-assisted breeding of high-yielding rice varieties.

Keywords: SSR; Genetic diversity; Population structure; Association analysis

1 引言

遗传多样性是指种内基因的变化,包括同种显著不同的群体间或同一群体内的遗传变异,一个物种的遗传多样性水平高低将影响其未来的生存和发展^[1-5].首次提出这个概念的是 Norse 和 McManus^[6],而在 1988 年 Wilson 和 Peters 出版《生物多样性》后,此领域的研究很快得到了科学家们的关注^[7].水稻遗传多样性不仅是水稻种质资源的保存和利用的必备条件,而且是育种家有效选择杂交水稻亲本的依据^[8].因此,有效管理和利用水稻种质资源的先决条件是详细调查种质资源的遗传多样性水平和遗传变异分布情况^[9].对水稻遗传多样性水平的检测方法有形态学水平、细胞学染色体水平、生理生化水平以及分子水平.目前来讲,每一种检测方法,在理论上或者在实际研究中都有一定的缺陷,如在分子水平指出用系谱资料和表型数据得到的遗传多样性精确度不高,不能真正接近分子水平的差异;而基于分子遗传标记得到的遗传多样性结果相关性较低^[10].而从形态学差异上来检测遗传变异是最简便易行也是应用较普遍的方法.通常所利用的表型性状主要有两类:一类是符合孟德尔遗传规律的单基因性状;另一类是根据多基因决定的数量性状.Chang 和 Bardens 在水稻形态学和生物化学基础上制定出了一套用来描述单基因性状和数量性状的标准^[11].Caldo 等用形态标记研究了 78 份水稻品种发现了 74 个形态标记性状变异从而很好的将 78 份改良品种区分开^[12].

DNA 是遗传信息的载体,遗传信息就是 DNA 的碱基排列顺序.因此,直接对 DNA 碱基序列的分析和比较是揭示遗传多样性最理想的方法.目前 DNA 分析技术主要是针对部分 DNA 进行的,利用分子标记来分析遗传多样性要比用形态标记、系谱分类和生物化学等方法具有优势.因为分子标记可以直接的反映 DNA 序列水平上的差异,能够覆盖整个基因组,数目多,种类也多,不受外界环境等因素的影响^[13].其中的 SSR 标记分布于整个基因组,数量极其丰富,已广泛应用于基

于标记的遗传分析和分子标记辅助选择育种^[14].如在辅助育种方面,Huang 等^[15]将 Xa4、Xa5、Xa13、Xa21 基因利用分子标记技术进行聚合,选育出具有广谱抗白叶枯病的新品种.罗彦长等^[16]通过回交将 Xa21 基因成功转入到光敏核不育系中,培育了保持原优良性状同时能稳定的抗白叶枯病的新不育系.朱玉君等^[17]利用分子标记技术,以抗白叶枯病品系为父本,抗稻瘟病品系为母本,选出 4 份同时具有抗稻瘟病和抗白叶枯病、育性恢复力强的新恢复系.聂元元等^[18]利用分子标记辅助技术对恢复系 R255 进行改良,获得低直链淀粉含量的改良材料.目前 SSR 标记已经大量的开发,广泛应用于遗传图谱的构建,物种的起源等诸多方面的研究.因此,利用关联分析寻找与农艺性状显著相关的标记,可以为后期育种工作提供参考.

2 材料与方法

2.1 试验材料

以 190 份水稻栽培品种(系)构成自然群体(表 1),由绵阳市农业科学研究院水稻所提供.

2.2 方法

2.2.1 农艺性状测定方法 2017 年 4 月和 2018 年 4 月,将所有材料种植于绵阳市农业科学研究院水稻所育种试验田中,每份材料种 10 行,每行 8 株.在成熟收获时随机抽样,每份材料取 10 株,分别测定穗长、一次枝梗数、一次枝梗穗粒数、二次枝梗数、二次枝梗穗粒数、总穗粒数和饱满穗粒数,取平均值.

2.2.2 DNA 提取 取新鲜嫩叶顶部 1~2 cm,加液氮研磨,采用 CTAB 法提取基因组 DNA^[19-20],用紫外分光光度计法检测其质量和浓度,稀释至 $50 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$, $-20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存备用.在每 1 条染色体上选取 5 对共 60 对水稻 SSR 引物进行多态性分析.扩增程序为: $94 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 3 min; $94 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, $55 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, $72 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 s, 35 个循环; $72 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 5 min.扩增产物用 8.0% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,银染.

表 1 供试水稻亲本材料

Tab. 1 Rise materials used in this study

编号 Code	名称 Name	编号 Code	名称 Name	编号 Code	名称 Name	编号 Code	名称 Name	编号 Code	名称 Name
1	明恢 63	41	新黄占	81	黑稻	121	R1237	161	台湾 21 号
2	9914R	42	金农丝苗	82	粳稻 1	122	D333	162	富硒米
3	725R	43	红优 8 号	83	粳稻 4	123	R498	163	粳稻 1
4	527R	44	华小黑	84	146R	124	成恢 21	164	粳稻 2
5	838ZR	45	云粳 136R	85	662R	125	R198	165	云粳 1 号
6	838NR	46	云粳优 5 号	86	523R	126	YR-343(愧银)	166	云粳 2 号
7	188R	47	CBB23	87	528R	127	玉珍香	167	云粳 3 号
8	918R	48	913R	88	Tax	128	香优 61	168	越南常规稻
9	919R	49	深恢 9734	89	151511	129	华占	169	紫稻(双流)
10	527RE-14	50	深恢 7116	90	323B	130	绵恢 528	170	紫糯
11	9937R	51	闽恢 3301	91	桂朝 2 号	131	长粒稻(遵义)	171	贵农糯 1 号
12	9938R	52	玉针香	92	中江红米	132	川 106B	172	大粒选
13	9939R	53	9311	93	禾香云	133	邛崃 11	173	汉中紫米
14	WBB1	54	金色稻	94	粳稻-3	134	R932 川农大	174	红玉 1 号
15	明恢 86	55	02428	95	辽星 15	135	紫叶糯	175	黑米湖北
16	1313R	56	热粳 35	96	德粳 1 号	136	绵恢 9939	176	优质稻
17	881R	57	粳稻	97	德粳 2 号	137	恩抗 1 号	177	云糯 1 号
18	9308R	58	常规稻 1	98	德粳 3 号	138	抗飞虱材料	178	吉粳 511
19	C 大粒材料	59	绵恢 203	99	汉中黑糯	139	CDR22	179	黑米贵州
20	泸恢 17	60	绵恢 71	100	香优 61	140	绵恢 93	180	红粳吉林
21	乐恢 116	61	715R	101	黄华占	141	WR6100	181	吉香粳吉林
22	3728R	62	黑香糯	102	五山丝苗	142	文糯 1 号	182	紫香粳吉林
23	727R	63	Valilawa	103	R440	143	云恢 22	183	川 106B 改良系
24	177R	64	宁粳 4 号	104	QR285	144	楚粳 27	184	云紫一号
25	178R	65	宁粳 4 号	105	德恢 2773	145	楚粳 28	185	益阳稻
26	448R	66	辽粳 346	106	成恢 3203	146	楚粳 29	186	黄花占汉中
27	3203R	67	辽粳 396	107	双抗 7701	147	云粳 316	187	云红 6 号
28	贡恢 101	68	K395	108	双抗 7704	148	昌恢 21	188	富硒米甬优 538
29	8006R	69	YR010-1	109	Walirana	149	固广占	189	甬优 12 号
30	中恢 161	70	YR010-2	110	万恢 88	150	金农丝苗	190	优质常规稻
31	KR197	71	YR010-4	111	千粒稻	151	合丰占	184	云紫一号
32	KR198	72	YR010-5	112	南恢 968	152	两优 234	185	益阳稻
33	KR200	73	YR101-6	113	Domsia-2	153	金穗 1	186	黄花占汉中
34	KR201	74	粳稻	114	青紫色糯	154	金穗 2	187	云红 6 号
35	YR343	75	LDC337	115	黑糯	155	越南常规稻	188	富硒米甬优 538
36	2115R	76	万恢 88	116	R8006	156	大粒	189	甬优 12 号
37	远恢 611	77	江苏紫稻	117	R611	157	宁 7421	190	优质常规稻
38	绵恢 616	78	908R	118	R161	158	宁粳 5 号		
39	绵恢 69	79	华占	119	R838	159	宁粳 3 号		
40	358R	80	泰国小香占	120	R151	160	台湾 3 号		

2.2.3 数据统计分析 以二进制和基因型记录 SSR 分析结果:相同迁移率的记为 1, 无带记为 0; 同时记录基因型, 以大写字母 A, B, C 等表示. 以 NTSYS-pc 计算遗传相似系数(geneticsimilarity, GS)并按非加权配对法(UPGMA)和 SHAN 程序聚类分析^[21]. 以 Structure 2.3.1 软件进行群体遗传结构的分析, 估计最佳群体组群数 K, 其取值范围为 10, 将 MCMC (Markov Chain Monte Carlo)开始时的不作数迭代(length of burn-in period)设为 10 000 次, 再将不作数迭代后的 MC-MC 设为 100 000 次, 迭代次数(number of iterations)设置为 6, 计算 Q 参数, 将其作为协变量. 以 SPAGe Di-1.3d 采用 Tassel 3.0 软件处理基因型数据获得个体间亲缘关系 Kinship 矩阵并以其一般线性模型(general linear model, GLM)和混合线性模型(mixed linear model, MLM)两种程序进行关联分析. GLM 分析中以 Q 作为协变量进行回归分析;MLM 采用 Q+K 方法分析, 选择计算每个标记的遗传力(calculate heritability for each marker)的计算方式, 分析方法选择 EM. 利用表型变异数据对标记逐一进行回归分析和关联作图, 并计算标记对表型变异的解释率.

3 结果与分析

3.1 遗传相似系数及聚类分析

通过 60 对 SSR 标记扫描分析, 190 份水稻材料的遗传相似系数(GS)变异范围为 0.6191 ~ 0.9701, 平均值为 0.8620. 按 UPGMA 法进行聚类分析(图 1)表明, 利用 SSR 标记能将 190 份水稻材料相互区分, 在 GS 值 0.7000 水平上聚为两个大类. 第一类有 152 份材料, 第二类有 38 份材料.

3.2 群体遗传结构分析

群体遗传结构分析选取均匀分布且遗传距离适中的 59 个 SSR 标记用于群体遗传结构分析. 基于数学模型的群体结构分析发现样本的等位变异频率特征类型数 K 呈持续增大发现对数似然函数值 $[\text{Ln}P(D)]$ 随亚群数增多而增大(图 2), 因此参照 Evanno 等^[22]通过 ΔK 来确定 K 值. 由图 3 可以看出, ΔK 在 $K=3$ 时出现拐点, 由此判断 190 份水稻亲本群体可被分为 3 个亚群, 并绘制供试材料群体结构图(图 4). 这 3 个亚群分别包含 69、34、84 份材料. 将各个材料的对应 Q 值作为协变量纳入 SSR 标记与表型性状变异的回归分析中.



图 1 190 份水稻材料 SSR 标记遗传相似(GS)聚类图
Fig. 1 Cluster result of 190 materials based on SSR markers

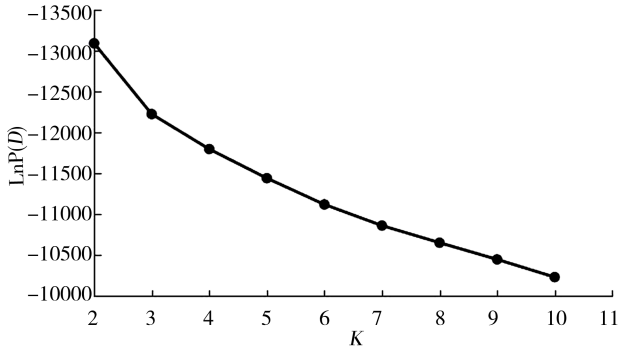


图 2 K 值与 lnP(D) 值折线图
Fig. 3 Line chart of K and lnP(D)

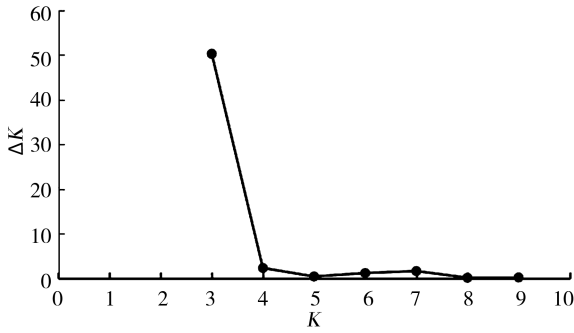


图 3 ΔK 值随 K 值变化折线图
Fig. 3 ΔK with the change of K values

3.3 SSR 标记与部分农艺性状的关联分析

经过 60 个 SSR 标记的群体遗传结构及个体间亲缘关系的分析, 在 GLM 模型中, 以各亲本材料的对应 Q 值作为协变量, 将 SSR 标记与穗长、一次枝梗数、一次枝梗穗粒数、二次枝梗数、二次枝梗穗粒数、总穗粒数和饱满穗粒数等表型变异进行

回归分析, 寻找与之相关联的标记, 并确定其解释率. 对于 MLM 模型, 以 Q+K 方法进行回归分析. GLM 分析结果显示, 在所检测的 59 个标记当

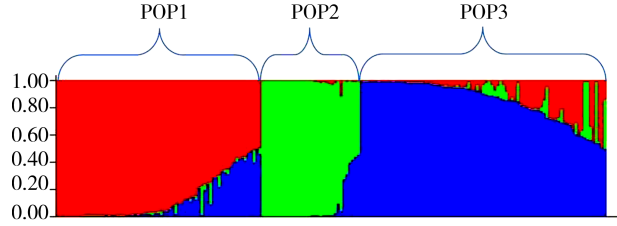


图 4 基于 SSR 标记的 190 份水稻材料群体遗传结构
Fig. 4 Population structure of 190 t materials based on SSR markers

中, 共有 8 个标记与穗长、一次枝梗数、一次枝梗穗粒数、二次枝梗数、二次枝梗穗粒数、总穗粒数和饱满穗粒数这 7 个数量性状在 $P < 0.01$ 水平上相关(表 1), 其中有 2 个与穗长相关, 2 个与一次枝梗数相关, 2 个与一次枝梗穗粒数相关, 2 个与二次枝梗数相关, 1 个与二次枝梗穗粒数相关, 1 个与总穗粒数相关, 1 个与饱满穗粒数相关. 各标记对表型变异的解释率在 0.0378~0.0821, 解释率最大的标记是 RM2(0.0821)与穗长相关; 而解释率最小的是标记 R12M43(0.0378)与二次枝梗数相关. MLM 分析结果显示, 只有与穗长有关的 RM5981 比 GLM 解释率有所提高, 其他与 GLM 分析结果相同. 二者都未检测到与实粒数和百粒数相关的标记.

表 2 与农艺性状相关的 SSR 标记的解释率

Tab. 2 SSR markers associated with agronomic traits and their explained phenotypic variation ($P < 0.01$)

标记	分析模型	穗长	一次枝梗数	一次枝梗穗粒数	二次枝梗数	二次枝梗穗粒	实粒数	总穗粒数	百粒重	饱满穗粒数
RM4	MLM									0.0643
RM2					0.0821	0.0559		0.0635		
R12			0.0456		0.0378					
RM6		0.0								
RM5		0.0								
RM5			0.0648							
RM4				0.0648						
RM5				0.0600						
RM4	GLM									0.0643
RM2					0.0821	0.0559		0.0635		
R12			0.0456		0.0378					

(续表 2)

标记	分析模型	穗长	一次枝梗数	一次枝梗穗粒数	二次枝梗数	二次枝梗穗粒数	实粒数	总穗粒数	百粒重	饱满穗粒数
RM6		0.0								
RM5			0.0648							
RM4				0.0648						
RM5				0.0600						
RM5		0.0								

4 讨论

4.1 遗传多样性分析

亲本材料是进行育种工作的基础, 而遗传基础的狭窄会导致难以培育出突破性品种. 因此分析水稻材料的遗传多样性, 比较材料相互间亲缘关系的远近, 对于育种工作具有重要的指导意义. 本文选取了 60 对分布于水稻 12 条染色体组 SSR 标记, 较全面地分析了 190 份材料的遗传多样性, 为亲本的杂交组合配置在分子水平上提供依据. 庄杰云等^[23]应用 50 个 RFLP 标记, 分析了 25 份籼稻品种和主要亲本的遗传多样性, 认为现有品种遗传基础十分狭窄. 本研究所用的 190 份水稻材料也发现了类似问题, 190 份水稻材料的遗传相似系数 (GS) 变异范围为 0.6191~0.9701, 平均值为 0.8620. 在 GS 值 0.7000 水平上有 152 份材料聚为一类, 说明大部分材料亲缘关系较近, 需要引入一些新的材料, 拓展亲本遗传基础.

4.2 分子标记的关联分析

关联分析是确定不同种质资源中所携带的等位基因及其对目标性状的贡献的方法. 其原理是通过分析种质资源中标记与紧密连锁 QTL 之间的 LD 关系来鉴定 QTL, 从而能够直接对基因型变异和表型变异进行分析. 而对种质资源进行遗传多样性及群体遗传结构分析, 是关联作图的前提^[24]. 本研究中, 通过遗传相似系数将 190 份材料进行聚类, 在 GS 值 0.7200 水平上聚为 2 个大类, 分别包括 38 和 152 份材料. 而基于数学模型的群体结构分析表明, 这些材料可以分为 3 个亚群, 分别包括 69、34、84 份材料, 两者的结果存在差异. 造成这种差异的原因主要是: 聚类分析的依据是材料相互间的遗传相似系数, 主要反映它们的亲缘关系的远近, 而群体遗传结构分析是基于亚群是否达到哈德温伯格平衡的数学模型的聚类划分, 并计算材料相应的 Q 值. 群体结构是影响关联分

析结果的重要因素, 亚群的混合使整个群体的 LD 强度增强, 造成伪关联.

本研究以 GLM 和 MLM 两种模型进行关联分析, 同时找到了 8 个标记与穗长、一次枝梗数、一次枝梗穗粒数、二次枝梗数、二次枝梗穗粒数、总穗粒数和饱满穗粒数这 7 个数量性状相关的标记. 但是与穗长有关的 RM5981, MLM 比 GLM 解释率有所提高, 主要是因为 MLM 分析中考虑的是群体结构 Q 和亲缘关系 K 共同对关联分析的影响. Wang 等^[13]认为 MLM 分析比 GLM 分析更适合于全基因组关联分析, 在 MLM 分析中未检测到与实粒数和百粒数相关的标记, 可能是这些材料提供的遗传变异不够丰富, 可以通过增加群体大小及合适的检测标记数量进行寻找.

5 结论

利用 SSR 标记分析了 190 份水稻亲本材料的遗传多样性及群体遗传结构, 并通过 2 种关联分析模型, 寻找到了 8 个与穗长、一次枝梗数、一次枝梗穗粒数、二次枝梗数、二次枝梗穗粒数、总穗粒数和饱满穗粒数相关联的标记.

参考文献:

- [1] 刘玉良, 郑术芝. 水稻产量相关性状驯化研究进展 [J]. 植物学报, 2017, 52: 113.
- [2] 邓宏中. 基于 SSR 标记的中国水稻地方品种与选育品种遗传多样性研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2015.
- [3] 孙刘臣. 宁夏和东北早粳稻种质资源遗传多样性分析 [D]. 银川: 宁夏大学, 2016.
- [4] 王军, 宫丹妮, 范方军, 等. 不同类型江苏粳稻主推品种的遗传多样性分析 [J]. 中国农学通报, 2016, 32: 24.
- [5] Carmona S, Alvarez J B, Caballero L. Genetic diversity for morphological traits and seed storage proteins in Spanish rivet wheat [J]. Biol Plantarum, 2010, 54: 69.

- [6] 孙晓棠, 卢冬冬, 欧阳林娟, 等. 水稻纹枯病抗性关联分析及抗性等位变异发掘[J]. 作物学报, 2014, 40: 779.
- [7] Rahman M S, Molla M R, Alam M S, *et al.* DNA fingerprinting of (*Oryza sativa* L.) cultivar using microsatellite markers [J]. Aust J Crop Sci, 2009, 3: 122.
- [8] 陈峰, 朱其松, 徐建第, 等. 山东地方水稻品种的农艺性状与品质性状的多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13: 393.
- [9] Huang X, Wei X, Sang T, *et al.* Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. [J]. Nat Genet, 2010, 42: 961.
- [10] Frund J, Dormann C F, Tschamtker T. Linne's floral clock is slow without pollinators-flower closure and plant-pollinator interaction webs [J]. Ecol Lett, 2011, 14: 896.
- [11] Chang T T, Bardens E A. The morphology and varietal characteristics of the rice plant [J]. IRRI Tech Bull, 1965, 4: 40.
- [12] Caldo R A, Sebastian L S, Hernandez J E. Diversity of Philippine improved rice varieties and their progenitors using morphological and molecular markers [J]. Philipp J Crop Sci, 1997, 22: 11.
- [13] Wang Z, Weber J L, Zhong G, *et al.* Survey of plant short tandem DNA repeats[J]. Theor Appl Genet, 1994, 88: 1.
- [14] Nordborg M. Linkage disequilibrium, gene trees and selfing: an ancestral recombination graph with partial self-fertilization [J]. Genetics, 2000, 154: 923.
- [15] Huang N, Angeles E R, Domingo J, *et al.* Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: marker-assisted selection using RFLP and PCR[J]. Theor Appl Genet, 1997, 95: 313.
- [16] 罗彦长, 王守海, 李成荃, 等. 应用分子标记辅助选择培育抗稻白叶枯病光敏核不育系 3418S[J]. 作物学报, 2003, 29: 402.
- [17] 朱玉君, 樊叶杨, 王惠梅, 等. 应用分子标记辅助选择培育兼抗稻瘟病和白叶枯病的水稻恢复系[J]. 分子植物育种, 2014, 12: 17.
- [18] 聂元元, 张珍, 毛凌华, 等. 分子标记辅助选择改良三系杂交稻恢复系 R225 直链淀粉含量[J]. 中国稻米, 2015, 21: 44.
- [19] Song G L, Cui R X, Wang K B. A rapid improved CTAB method for extraction of cotton genomic DNA [J]. Acta Gossypii Sinica, 1998, 1: 88.
- [20] Ivandic V, Hackett C A, Nevo E, *et al.* Analysis of simple sequence repeats (SSRs) in wild barley from the Fertile Crescent: associations with ecology, geography and flowering time [J]. Plant Mol Biol, 2002, 48: 511.
- [21] 胡连清, 王清明, 丁显平, 等. 极危物种—南川木波罗遗传多样性 ISSR 分析[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2018, 55: 865.
- [22] Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study [J]. Mol Ecol, 2005, 14: 2611.
- [23] 庄杰云, 钱惠荣, 陆军, 等. 籼稻品种遗传变异性初探[J]. 中国农业科学, 1996, 29: 17.
- [24] Harris B P, Stokesbury K D E. The spatial structure of local surficial sediment characteristics on Georges Bank, USA [J]. Cont Shelf Res, 2010, 30: 1840.

引用本文格式:

中文: 王复标, 石军, 郑卓, 等. 水稻遗传多样性及其农艺性状与 SSR 标记的关联分析[J]. 四川大学学报: 自然科学版, 2019, 56: 976.

英文: Wang F B, Shi J, Zheng Z, *et al.* Association analysis among genetic diversity, agronomic characteristics and SSR markers in rice [J]. J Sichuan Univ; Nat Sci Ed, 2019, 56: 976.