

1991—2001 年中国主要玉米杂交种遗传基础的变化趋势及三大种质类群在育种中的应用

孟义江^{1,2}, 严建兵¹, 滕文涛¹, 李建生¹

(¹ 中国农业大学国家玉米改良中心, 北京 100094; ² 河北农业大学生命科学学院, 河北保定 071001)

摘要: 【目的】研究十年来中国主要玉米杂交种遗传基础的变化趋势及分析四平头、Reid 和 Lancaster 三大种质类群等位基因的变异, 为中国玉米育种提供一些理论依据。【方法】利用 111 个 SSR 标记对 1991—2001 年间大面积推广的 66 个杂交种的 84 份亲本自交系进行分析。【结果】①在 66 个杂交种中共检测到 659 个 SSR 等位基因, 平均每个位点检测到 5.95 个等位基因。在过去的 10 年间, 大面积推广的杂交种 Nei 遗传多样性指数由 0.67 增加到 0.69, 可检测到的等位基因的数量逐年增加, 由 603 增加到 653 个等位基因, 2001 年大面积推广的杂交种与 1991 年的杂交种相比, 缺失的等位基因仅有 0.9%, 而新增加了 8.5% 的等位基因; ②对其中的四平头类群自交系 16 份, Reid 类群 15 份自交系和 Lancaster 类群 8 份自交系进一步分析发现, 在 39 个玉米自交系中共检测到 583 个等位基因, 占检测到的 SSR 位点等位基因总数的 88.3%。其中四平头类群检测到的等位基因位点最多, 占检测到的等位基因总数的 77.4%, Reid 类群和 Lancaster 类群差别不大, 分别为 61.5% 和 60%。Reid 与四平头及 Lancaster 与四平头的等位基因差异均在 32% 左右, 而 Reid 与 Lancaster 间等位基因的差异仅为 25%。而且 Reid 与 Lancaster 类群提供的特有等位基因比率分别为 7.9% 和 7.3%, 大部分的特有等位基因存在于四平头类群, 约为 24%。【结论】随着新的种质资源的引入和对原有资源的改造, 与 20 世纪 90 年代初相比, 中国的玉米资源遗传多样性有了一定的增加; 地方种质含有大量的特有等位基因, 这是其与国外种质组配优异杂交种的重要基础, 应当加强地方种质的改良和利用。

关键词: 玉米; 遗传多样性; 种质类群

Trends in Genetic Diversity Among Widely used Inbreds from 1991 to 2001 in China and Application of Three Major Germplasm Groups in Maize Breeding

MENG Yi-jiang^{1,2}, YAN Jian-bing¹, TENG Wen-tao¹, LI Jian-sheng¹

(¹China Agricultural University/Center of Chinese National Maize Improvement, Beijing 100094; ²College of Life Science, Agricultural University of Hebei, Baoding 071001, Hebei)

Abstract: 【Objective】 To investigate the trends in genetic diversity among widely used inbreds from 1991 to 2001 in China and to compare genetic variation among three major germplasm groups. 【Method】 In this paper, 88 inbreds of 66 maize hybrids which widely used commercially in 1991 through 2001 were used to analyze the changing trends of the genetic base with 111 SSR markers. 【Result】 Firstly, 659 SSR alleles were detected in 66 hybrids with the average of 5.95 per locus. Nei's genetic diversity index of the widely extended hybrids during the past decade was increased from 0.67 to 0.69 and the allele number increased from 603 to 653. Only 0.9% absent alleles but 8.5% new alleles were detected by comparing the hybrids in 2001 with those released in 1991. Secondly, there were 583 alleles detected with 111 SSR markers in 39 inbreds including 16 from SPT group, 15 from Reid and 8 from Lancaster. Of which the alleles detected in SPT group were the most and took the percentage of 77.4%, Reid and Lancaster groups were 61.5% and 60%, respectively. The alleles frequency difference between Reid and SPT, Lancaster and SPT was both at

收稿日期: 2009-07-22; 接受日期: 2009-11-24

基金项目: 国家重大基础研究项目(2001CB108801)资助

作者简介: 孟义江, 副研究员, 硕士。Tel: 0312-7528253; E-mail: meyejiang@163.com。通信作者李建生, 教授, 博士。E-mail: lijiansheng@cau.edu.cn

about 32%, but the frequency difference between Reid and Lancaster was only 25%. Most of the special alleles existed in SPT group (24%), and Reid and Lancaster groups provided fewer (7.9% and 7.3%, respectively). 【Conclusion】 With the introduction of new germplasm and improvement of the old germplasm, the genetic diversity of maize hybrids was not decreased but increased to some extent. There are many unique alleles in local germplasms which maybe become the genetic base to produce elite hybrids when crosses with those abroad. So it is necessary to pay attention to the improvement and utilization of domestic germplasm.

Key words: maize; genetic diversity; germplasm group

0 引言

【研究意义】玉米种质遗传基础趋于狭窄是玉米育种获得重大突破的重限制素之一,通过研究 1991—2001 年中国主要玉米杂交种遗传基础的变化以及三大种质类群在育种中的应用,可为中国玉米育种提供一些理论依据。【前人研究进展】美国是世界上最主要的玉米栽培国家,也拥有最丰富的遗传资源,但随着育种进程的逐渐推进,生产中推广应用的种质呈现了日趋狭窄的趋势。最近,Smith 等^[1]利用系谱数据对先锋公司 1930—1999 年共 90 年间推广杂交种的遗传基础进行分析表明,总体上其遗传变异呈下降趋势。Reif 等^[2]利用 SSR 标记分析了欧洲过去 50 年主要推广玉米品种的遗传基础的变化规律,也发现欧洲玉米的遗传多样性也呈显著的下降趋势。中国不是玉米的起源地,硬粒型的玉米种质大约在 16 世纪从美洲引入,并逐渐形成适应当地环境的地方品种,20 世纪初从美国引入马齿型玉米种质^[3]。新中国成立以来,中国的玉米杂种优势利用经历了 3 个主要的阶段,1954—1959 年以推广品种间杂交种为主,1960—1970 年以双交种为主,1971 年以后则以单交种为主。中国完成由地方品种到单交种的转变仅用了大约 15 年的时间^[3]。在 1978—1987 年间以自 330、获白、Mo17 和黄早四这四大骨干自交系为核心,组配杂交种的推广面积由 24.36% 增加到 55.63%,其中 1986 年更达到了 61.39%,用同一个自交系组配多个大面积推广的杂交种,是中国玉米种质遗传基础日趋狭窄的主要原因之一^[4]。此后,除获白的利用面积逐渐萎缩外,自 330、Mo17 和黄早四及其改造系一直是中国大面积应用的玉米种质,再加上 20 世纪 90 年代推出的美国杂交种选系 (Reid) 和温热改良种质构成了现在玉米育种的种质基础。除获白和黄早四是由中国的地方品种选育外,其它玉米种质大部分来源于国外的杂交种或群体。

玉米杂种优势群划分及其杂种优势模式的研究一直受到育种家的重视。20 世纪 40 年代之前,育种家一般依据个人经验和系谱的信息来划分杂种优势群。

随着生物技术的发展,RFLP、RAPD、SSR 和 AFLP 等分子标记技术为杂种优势划分提供了强有力的工具。Mumm 等^[5]利用 46 对 RFLP 酶和探针的组合将 148 个美国玉米自交系聚类分析划分 2 个杂种优势群 (BSSS 和 Lancaster),然后在这 2 个群内又分为 11 个杂种优势亚群,结果表明,分子标记划分的结果与系谱数据能较好的吻合。此后,Messmer 等^[6],Dubreuil 等^[7],Smith 等^[8]和 Warburton 等^[9]的研究也得到了类似的结论。中国的玉米育种工作者根据育种实践经验总结出硬粒型×马齿型的组配模式,成为自交系选育和杂交种组配的基础^[4,10-11],王懿波等^[12]根据配合力、杂种优势、系谱关系、生理和遗传特点及形态特征等,结合育种实践,将中国玉米种质分为改良 Reid、Lancaster (Mo17 和自 330 2 个亚群)、四平头、旅大红骨和其它 (外杂选、综合品种选、Suwan 和低纬度种质 4 个亚群) 5 个杂种优势群 9 个亚群,刘新芝等^[13]利用 RAPD 分子标记,对中国目前推广杂交种的 15 个主要亲本自交系进行了类群划分,供试的 15 个自交系共划分为 6 个类群: I 类为 Lancaster 血缘; II 类为四平头血缘; III 类为 Reid 血缘; IV 类为旅大红骨系统; V 类为 5003、478; VI 类为自 330。试验结果进一步表明,用 RAPD 标记进行玉米自交系类群划分与系谱法一致,RAPD 在玉米自交系类群划分的应用是可行的。袁力行等^[14]利用 RFLP、SSR、AFLP 和 PAPP 分子标记把 15 个供试材料划分为唐四平头、旅大红骨、Lancaster、Reid 和 PN 共 5 个类群,与系谱分析基本一致。滕文涛等^[15]以中国大面积推广的 71 个优良玉米杂交种的 84 份自交系为材料,利用 111 个 SSR 分子标记将中国的玉米种质划分为 Reid、温热 I、自 330、唐四平头和 Lancaster 5 大类群;主要杂种优势模式是 Reid×温热 I、Reid×自 330、Reid×唐四平头、自 330×温热 I 和 Lancaster×唐四平头。其他研究人员也得到了类似的结果^[16-18]。在中国玉米育种中,四平头类群、Reid 群和 Lancaster 类群是应用最广泛的三大类群。其中四平头类群是中国地方种质资源中最具代表性的类群,由黄早四及其改造系衍生而成。黄早四是这个类

群中最著名的代表,由它组配出的一系列优良杂交种在中国玉米育种中占有重要地位。它具有适应性好、生育期短、籽粒脱水快、株高适中、配合力高和籽粒商品性好等优良特性,但其抗倒性和抗病性较差。针对这些弱点,育种工作者利用多种优良种质对其进行改造,又选育出以昌 7-2 为代表的一批优良自交系,这些自交系基本上保持了黄早四的优良特性,抗倒性和抗病性得到了很大改进。四平头类群的利用面积一直保持在 14.07%—18.58%,20 世纪 90 年代后期,有一个明显下降的趋势,到 2001 年占 8.72%^[16]。但随着郑单 958 等杂交种(Reid×四平头杂优模式)的大面积推广,四平头类群的利用面积又迅速回升。Reid 类群以 B73 为代表,包括大量从美国杂交种选育的二环系及其改造系,1990 年以后,一直是中国利用面积最大的优势类群。Reid 类群在 1992 年为 15.85%,1997 年增加到 25.87%,达到最高峰,尔后开始缓慢下降,到 2001 年,仍保持 18.97%的水平^[16]。Lancaster 类群

以 Mo17 为代表,近年来利用面积有持续下滑的趋势,由 1992 年 25.19%降到 2001 年的 6.46%。【本研究切入点】1991—2001 年,随着新的种质不断引入和旧的种质的改造,中国推广玉米品种遗传多样性有什么变化尚不得而知。【拟解决的关键问题】本研究利用 SSR 标记研究 1991—2001 年中国主要推广杂交种遗传基础的变化情况,比较分析四平头、Reid 和 Lancaster 三大杂种优势群等位基因的变异,讨论这三大种质类群在玉米育种中的利用潜力,以期对玉米种质资源利用和创新提供指导信息。

1 材料与方法

1.1 供试材料

依据全国农业技术推广中心发布的《全国农作物主要品种推广情况》的数据,选用 1991—2001 年大面积推广(100 万亩/年以上)的 66 个杂交种(表 1)的 84 份亲本自交系为材料^[18]用于分析中国过去 10 年

表 1 供试玉米杂交种的名称及应用年份

Table 1 Name and distribution year of selected maize hybrids

年份* Year	杂交种 Hybrid
1991—1993	丹玉 13Danyu13, 中单 2 号 Zhongdan2, 掖单 13Yedan13, 掖单 4Yedan4, 掖单 2 号 Yedan2, 烟单 14Yandan14, 沈单 7 号 Shendan7, 掖单 12Yedan12, 本玉 9 号 Benyu9, 东农 248Dongnong248, 四单 16Sidan16, 四单 19Sidan19, 丹玉 15Danyu15, 农大 60Nongda60, 鲁玉 10 号 Luyu10, 烟单 17Yandan17, 郟单 1Xundan1, 龙单 8Longdan8, 川单 9Chuanan9, SC-704, 掖单 51Yedan51, 陕单 9 号 Shandan9, 四早 6 号 Sizao6, 掖单 11Yedan11, 冀单 27Jidan27, 唐抗 5 号 Tangkang5, 豫玉 2Yuyu2, 成单 13Chengdan13, 丹玉 16Danyu16
1994—1996	掖单 13Yedan13, 中单 2 号 Zhongdan2, 丹玉 13Danyu13, 掖单 2 号 Yedan2, 掖单 19Yedan19, 掖单 12Yedan12, 本玉 9 号 Benyu9, 四单 19Sidan19, 烟单 14Yandan14, 西玉 3 号 Xiyu3, 掖单 4Yedan4, 沈单 7 号 Shendan7, 川单 9Chuanan9, 农大 60Nongda60, 郟单 1Xundan1, 东农 248 Dongnong248, 丹玉 15 Danyu15, 唐抗 5 号 Tangkang5, 成单 14Chengdan14, SC-704, 掖单 51Yedan 51, 吉单 180 Jidan180, 龙单 8 Longdan8, 铁单 10 Tiedan10, 雅玉 2Yayu2, 铁单 9Tiedan9, 四单 16Sidan16, 龙单 13Longdan13, 豫玉 2Yuyu2, 吉单 159 Jidan159, 丹玉 16Danyu16, 户单 4Hudan4, 鲁玉 10 号 Luyu10, 掖单 20Yedan20, 成单 13Chengdan13, 陕单 9 号 Shandan9, 四早 6 号 Sizao6, 单玉 23Danyu23, 冀单 29Jidan29, 海玉 4 号 Haiyu4, 掖单 11Yedan11, 烟单 17Yandan17, 豫玉 18Yuyu18, 宜单 2 号 Yidan2, 冀单 27Jidan27
1997—1999	掖单 13 Yedan13, 中单 2 号 Zhongdan2, 掖单 2 号 Yedan2, 掖单 19 Yedan19, 四单 19Sidan19, 豫玉 18Yuyu18, 西玉 3 号 Xiyu3, 烟单 14 Yandan14, 丹玉 13Danyu13, 本玉 9 号 Benyu9, 户单 4Hudan4, 掖单 12Yedan12, 唐抗 5 号 Tangkang5, 吉单 159Jidan159, 成单 14 Chengdan14, 鲁单 50Ludan50, 冀单 29Jidan29, 龙单 13Longdan13, 沈单 7 号 Shendan7, 农大 60Nongda60, 掖单 20 Yedan20, 鲁原单 14 Luyuanan14, 吉单 180Jidan180, 雅玉 2Yayu2, 掖单 4 Yedan4, 东农 248Dongnong248, 铁单 10Tiedan10, 郟单 1 Xundan1, SC-704, 丹玉 15 Danyu15, 龙单 8Longdan8, 吉单 156Jidan156, 四单 16Sidan16, 川单 9Chuanan9, 交三单交 Jiaosandanjiao, 豫玉 2 Yuyu2, 豫玉 22 Yuyu22, 会单 4Huidan4, 苏玉 9Suyu9, 铁单 9Tiedan9, 陕单 9 号 Shandan9, 兴黄单 89-2Xinghuangdan89-2, 四密 21 Simi21, 农大 108Nongda108, 成单 13Chengdan13, 冀单 27Jidan27, 农大 3138Nongda3138, 掖单 11 Yedan11, 绵单 1Miandan1, 鲁玉 10 号 Luyu10, 四早 6 号 Sizao6, 陕单 911Shandan911, 掖单 51 Yedan51, 烟单 17Yandan17, 宜单 2 号 Yidan2, 海玉 4 号 Haiyu4, 单玉 23 Danyu23, 丹玉 16Danyu16
2000—2001	农大 108Nongda108, 掖单 13 Yedan11, 鲁单 50Ludan50, 中单 2 号 Zhongdan2, 四单 19Sidan19, 农大 3138Nongda 3138, 豫玉 22Yuyu22, 掖单 19 Yedan19, 豫玉 18Yuyu18, 龙单 13Longdan13, 西玉 3 号 Xiyu3, 掖单 2 号 Yedan2, 铁单 10Tiedan10, 吉单 180Jidan180, 本玉 9 号 Benyu9, 丹玉 13Danyu13, 四密 21Simi21, 雅玉 2Yayu2, 户单 4Hudan4, 冀单 29Jidan29, 成单 14Chengdan14, 苏玉 9Suyu9, 鲁原单 14Luyuanan14, 掖单 12 Yedan12, 会单 4Huidan4, 成单 18Chengdan18, 豫玉 2Yuyu2, 沈单 10Shendan10, 东农 248Dongnong248, 龙单 8Longdan8, 掖单 4 Yedan4, 唐抗 5 号 Tangkang5, 烟单 14Yandan14, 陕单 911Shandan911, 丹玉 15Danyu15, 兴黄单 89-2Xinghuangdan89-2, 掖单 20 Yedan20, SC-704, 吉单 156Jidan156, 鲁玉 16Luyu16, 四单 16Sidan16, 农大 60Nongda60, 改良 902Gailiang902, 宜单 2 号 Yidan2, 绵单 1Miandan1, 郟单 1Xundan1, 掖单 51 Yedan51, 海玉 4 号 Haiyu4, 鲁玉 10 号 Luyu10, 烟单 17Yandan17, 沈单 7 号 Shendan7, 陕单 9 号 Shandan9, 川单 9Chuanan9, 四早 6 号 Sizao6, 交三单交 Jiaosandanjiao

*不同年份间,在生产上应用的杂交种有少量增减,此处没有一一列出,后面的计算将按年份计算

*As the quantities of hybrids extended in the production were different in years which were not listed here, the calculation was conducted based on the years

种质遗传基础的变化趋势。根据藤文涛等^[15]杂种优势群的划分结果, 选择分属 Reid、Lancaster 和四平头的

自交系共 39 份(表 2), 分析这些种质资源在玉米育种中的利用潜力。

表 2 39 份玉米自交系名称、系谱及种质类群

Table 2 Name, pedigree and heterotic group of 39 maize inbreds

编号 No.	自交系 Inbred	系谱 Pedigree	优势类群 Group
1	掖 478Ye478	8112×5003	Reid
2	掖 8001Ye8001	488×3189	Reid
3	掖 488 Ye488	8112×5003	Reid
4	U8112	国外杂交种 3382 Abroad hybrid 3382	Reid
5	812	8112 改良系 Improved line 8112	Reid
6	832	国外杂交种 Abroad hybrid	Reid
7	郑 32 Zheng32	国外杂交种 3382 Abroad hybrid 3382	Reid
8	铁 7922Tie7922	国外杂交种 3382 Abroad hybrid 3382	Reid
9	B73	BSSS	Reid
10	掖 107 Ye107	国外杂交种 XL80 Abroad hybrid XL80	Reid
11	J4112	A619×8112	Reid
12	沈 5003Shen5003	国外杂交种 3147 Abroad hybrid 3147	Reid
13	郑 653Zheng653	(5003×综 31Zong31)×5003	Reid
14	C8605	7922×5003	Reid
15	K14	5005×6917	Reid
16	Mo17	187-2×C103	Lancaster
17	吉 842 Ji842	吉 63 Ji63×Mo17	Lancaster
18	4F1	Mo17 辐射改良 Radiated improved Mo17	Lancaster
19	获唐黄-17 Huotanghuang-17	获唐白 42Huaotangbai42×海 1917Hai1917×Mo17Ht	Lancaster
20	杂 C546 ZaC546	C103 杂株 Impure plant from C103	Lancaster
21	豫 374Yu374	Mo17 辐射改良 Radiated improved Mo17	Lancaster
22	东 237Dong237	M14、维尔 44Weier44 等	Lancaster
23	吉 846Ji846	吉 63Ji63×Mo17	Lancaster
24	四 444Si444	A619×黄早四 Huangzaosi	四平头 Sipingto
25	黄早四 Huangzaosi	塘四平头 Tangsipingto	四平头 Sipingto
26	黄野四 3Huangyesi3	(黄早四 Huangzaosi×野鸡红 Yejihong)×黄早四 Huangzaosi	四平头 Sipingto
27	西 502Xi502	340×黄早四 Huangzaosi	四平头 Sipingto
28	5237	340×黄早四 Huangzaosi	四平头 Sipingto
29	文黄 413 Wenhuaung413	黄早四 Huangzaosi×汶青 1331Wenqing1331	四平头 Sipingto
30	H21	黄早四 Huangzaosi×H84	四平头 Sipingto
31	吉 853Ji853	黄早四 Huangzaosi×330	四平头 Sipingto
32	K12	黄早四 Huangzaosi×维春 Weichun	四平头 Sipingto
33	Q1261	K12 改良系 Improved K12	四平头 Sipingto
34	双 741Shuang741	[(团-11 Tuan-11×华风 100Huafeng100)×黄早四 Huangzaosi]×矮金 525 Aijin225	四平头 Sipingto
35	天涯四 Tianya4	武 109Wu109×黄早四 Huangzaosi	四平头 Sipingto
36	掖 52106 Ye52106	(掖 1075Ye1075×掖 106Ye106)×矮金 525Aijin225	四平头 Sipingto
37	长 72 Chang72	长阳大粒黄 Changyangdalihuang	四平头 Sipingto
38	天 77 Tian77	(黄小 162Huangxiao162×美 1865Mei1865)×(187-2×南 55Nan55)	四平头 Sipingto
39	昌 72 Chang72	黄早四 Huangzaosi×淮 95Huai95	四平头 Sipingto

1.2 SSR 分析

DNA 的提取、SSR 标记的选择和分析均采用滕文涛等^[15]的方法。根据 MAIZE-GDB (<http://www.maizegdb.org>) 提供的 SSR 数据库, 选择均匀覆盖玉米全基因组的 290 对 SSR 引物, 再从其中筛选多态性好、带型稳定清晰的共 111 对, 按照 MAIZE-DB 提供的 SSR 分析程序, 对 84 份自交系进行分子标记的多态性分析。每条染色体大约 10 个 SSR 位点, 相邻位点遗传距离平均 10 cM。PCR 反应体系为: 20 μL 反应体积, 模板 DNA ($10 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$) 5 μL , dNTP/Mix ($2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}/\text{each}$) 2.0 μL , $10 \times$ 缓冲液 2.0 μL , MgCl_2 ($25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 2.0 μL , Taq E ($5 \text{ U} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ Sangon) 0.2 μL , Primer ($2 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 各 3.0 μL , 重蒸水 2.8 μL 。反应程序为: 94°C 预变性 2.0 min; 94°C 1.0 min, 58°C 1.5 min, 72°C 2.0 min, 30 个循环; 72°C 延伸 5.0 min。扩增产物进行 6% 聚丙烯酰胺凝胶电泳, 恒定功率 80 w, 时间 1.5—2 h, 银染法染色^[19]。

1.3 数据分析

根据 PCR 扩增结果, 在相同迁移位置有带记为“1”, 无带记为“0”, 建立 84 份自交系的分子标记数据库。统计 1991—2001 年各自交系的 SSR 位点等位基因数, 与上一年相比新增加的等位基因数及减少的等位基因数, Nei 基因多样性指数 ($H_e = 1 - \sum P_i^2$, i

为等位基因的数目, P_i 表示 i 位点的基因频率^[20])。

对四平头类群自交系 16 份, Reid 类群 15 份自交系和 Lancaster 类群 8 份自交系 (表 2), 统计在三大类群中检测到的 SSR 位点等位基因数目, 计算三大类群两两之间相比差异的等位基因数和各自所具有的特有等位基因数目。

2 结果

2.1 中国主要推广杂交种遗传多样性的变化

本研究提到的 66 个杂交种的种植面积约占当年全国玉米种植面积的 65% 以上, 基本代表了当前中国推广玉米杂交种的遗传多样性。利用 111 个 SSR 标记在 66 个玉米杂交种中共检测到 659 个 SSR 等位基因, 平均每个位点检测到 5.95 个等位基因。从表 3 中可以看出, 在过去的 10 年间, 大面积推广的杂交种 Nei 遗传多样性指数由 0.67 增加到 0.69, 可检测到的等位基因的数量逐年增加, 由 603 个增加到 653 个, 2001 年大面积推广的杂交种与 1991 年的杂交种相比, 缺失的等位基因仅有 0.9%, 而新增加了 8.5% 的等位基因。如以种植面积占中国玉米总种植面积的 50% 为临界值, 从表 3 中可以看出, 要达到这个临界值 1991 年只需要 7 个杂交种涉及 9 个不同的亲本, 而到 2001 年却需要 20 个杂交种涉及 34 个亲本。也就是说, 单个杂

表 3 1991—2001 年大面积应用的杂交种检测到的 SSR 位点等位基因情况

Table 3 Detected alleles sites with SSR of maize hybrids distributed in 1991-2001

年份 Year	P (%)	NH	NI	Nei	Na	Nn	NI	P (%)*	NH*	NI*	Nei*	Na*	Nn*	NI*
1991	73.0	26	29	0.67	603			52.3	7	9	0.61	466		
1992	73.9	29	34	0.67	609	6	0	52.5	7	9	0.61	466	0	0
1993	69.2	29	34	0.67	612	3	0	51.2	8	10	0.62	474	8	0
1994	74.2	38	45	0.67	621	9	0	52.0	7	9	0.61	466	0	8
1995	80.1	38	46	0.67	618	0	3	52.4	8	10	0.62	476	19	9
1996	83.3	45	52	0.68	634	16	0	53.2	9	11	0.63	492	16	0
1997	82.3	57	70	0.69	653	19	0	51.6	11	13	0.63	502	10	0
1998	79.3	58	72	0.69	654	1	0	51.8	15	20	0.64	534	36	4
1999	76.4	65	81	0.69	656	2	0	52.2	20	30	0.67	593	63	4
2000	68.7	55	73	0.69	654	0	2	51.4	20	32	0.67	602	16	7
2001	64.4	52	69	0.69	653	0	1	51.7	20	34	0.67	596	2	8
总计 Total		66	84		659				29	41				

P: 占当年种植面积的百分率; NH: 杂交种数量; NI: 亲本的数量; Nei: Nei 基因多样性指数; Na: SSR 位点等位基因数, Nn 和 NI: 分别为与上一年相比增加的等位基因数及减少的等位基因数。*: 超过当年种植面积 50% 时所需的杂交种及其亲本的情况

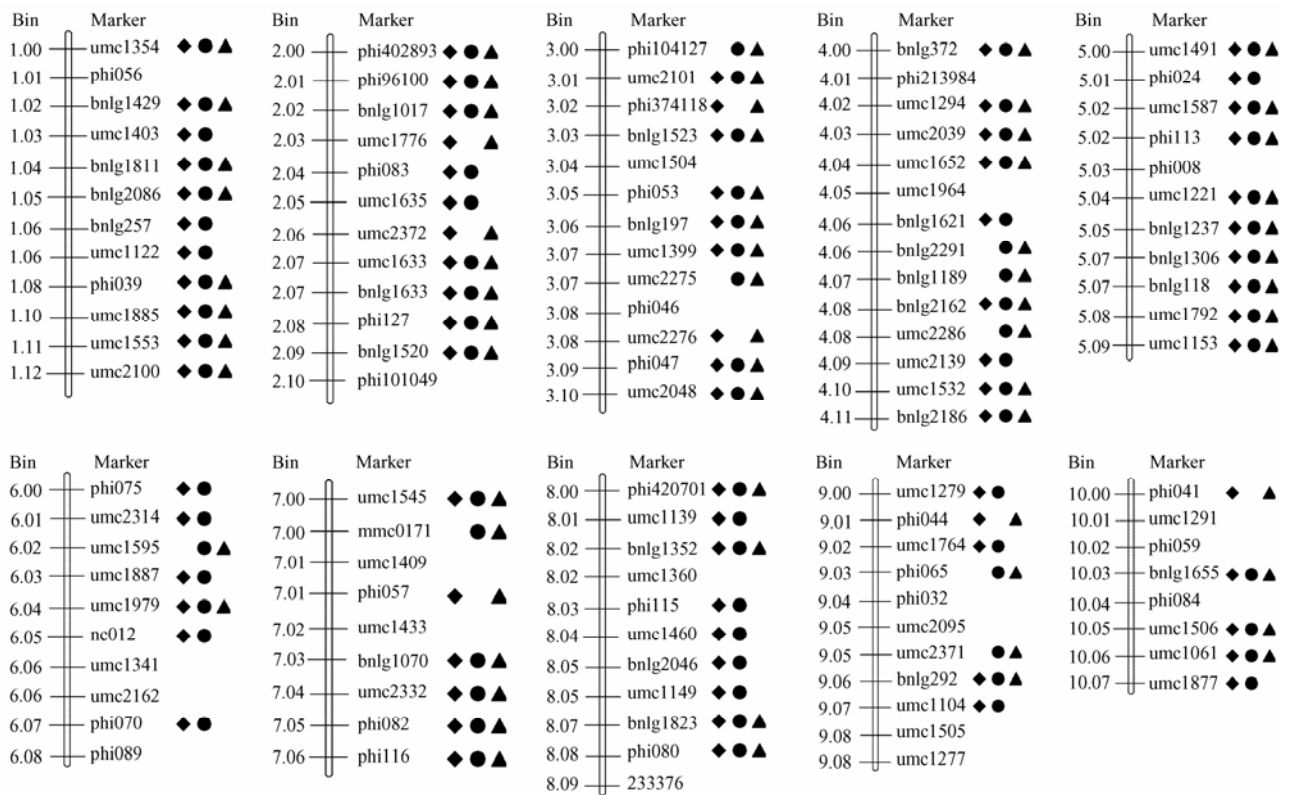
P: The percentage of selected hybrids planted area; NH: Quantities of hybrids; Nei: Nei's gene diversity index; Na: Alleles number of SSR loci; Nn and NI: Compared with the previous year, the alleles increased and decreased. *: The hybrids and their parents necessary for outnumbering 50% planted areas in the same year

交种的平均种植面积逐年降低, 而种植杂交种的数量逐年增多, 新的等位基因被不断引入, 遗传多样性逐渐增加。另一方面, 在 1991 年平均每个亲本(指本研究用到的亲本材料, 下同)大约可以组配 1.8 个大面积推广的杂交种, 而到 2001 年这个数字下降为 1.5, 亲本材料使用数量的增加也造成了杂交种遗传多样性水平的上升。

2.2 三个玉米杂种优势群间 SSR 等位基因位点的差异

在分属 Reid、Lancaster 类群和四平头类群进行三类优势类群的 39 份玉米自交系中, 利用 111 个 SSR 标记共检测到 583 个等位基因, 占检测到的 SSR 位点等位基因总数的 88.3%。其中四平头类群检测到的等位基因位点最多, 占检测到的等位基因总数的 77.4%, Reid 类群和 Lancaster 类群差别不大, 分别为 61.5%和 60% (表 4)。从表 4 还可以看出, Reid 与四平头及

Lancaster 与四平头的等位基因差异均在 32%左右, 而 Reid 与 Lancaster 间等位基因的差异为 25%。而且 Reid 与 Lancaster 类群提供的特有等位基因比率分别为 7.9%和 7.3%, 大部分的特有等位基因存在于四平头类群(24%)。按有差异的 SSR 位点分析, 可以发现 Reid 与四平头及 Lancaster 与四平头有差异的 SSR 标记分别为 73%和 75%, 而 Reid 与 Lancaster 间 SSR 位点之间差异仅为 61%。从图可以看出这些有差异的 SSR 位点并非均匀分布于 10 条染色体的所有区段。Reid 与四平头及 Lancaster 与四平头在大部分区段均有较大的差异, 而 Reid 与 Lancaster 类群在很多区段没有差异, 尤其是第 6 和 8 染色体差异很小。这进一步说明中国地方种质四平头类群具有相当广泛的种质基础, 含有大量的特有等位基因。而中国的 Lancaster 种质主要来源于 Mo17 及其改造系, Reid 种质主要来源于美国杂交种选育的二环系及其改造系, 遗传基础相对比



◆ Reid 和四平头类群相比有差异的 SSR 位点; ● Lancaster 和四平头类群相比有差异的 SSR 位点; ▲ Reid 和 Lancaster 类群相比有差异的 SSR 位点
◆ The diversity SSR loci between Reid and Tangspt group; ● The diversity SSR loci between Lancaster and Tangspt group; ▲ The diversity SSR loci between Reid and Lancaster group

图 三个种质类群间有差异的 SSR 位点在染色体上的分布

Fig. Distribution of different SSR sites among heterosis groups in chromosomes

表 4 三大类群自交系检测到的 SSR 位点等位基因位点的比较

Table 4 Comparison of detected allele with SSR among maize inbred from three heterotic groups

	总计 Total	百分率 Percentage(%)
等位位点数 Number of allelic loci	583	88.3
NT	511	77.4
NR	406	61.5
NL	396	60.0
Na(R/T)	209	31.7
Nr(R/T)	52	7.9
Nt(R/T)	157	23.8
Na(L/T)	211	32.0
Nl(L/T)	48	7.3
Nt(L/T)	163	24.7
Na(R/L)	166	25.2
Nr(R/L)	88	13.3
Nl(R/L)	78	11.8

NT、NR、NL：分别为四平头类群、Reid 类群和 Lancaster 类群的等位基因数目；Na (R/T)、Nr (R/T)、Nt (R/T)：Reid 类群与四平头类群相比差异的等位基因数，Reid 类群特有的等位基因数，四平头类群特有的等位基因数；Na (L/T)、Nl (L/T)、Nt (L/T)：Lancaster 类群与四平头类群相比差异的等位基因数，Lancaster 类群特有的等位基因数，四平头类群特有的等位基因数；Na (R/L)、Nr (R/L)、Nl (R/L)：Reid 类群与 Lancaster 类群相比差异的等位基因数，Reid 类群特有的等位基因数，Lancaster 类群特有的等位基因数

NT, NR, NL: The alleles of Spt group, Reid group and Lancaster group; Na(R/T), Nr(R/T), Nt(R/T): The diversity alleles of Reid group and Spt group, the unique alleles of Reid group, and the unique alleles of Spt group; Na(L/T), Nl(L/T), Nt(L/T): The diversity alleles of Lancaster group and Spt group, the unique alleles of Lancaster group, and the unique alleles of Spt group; Na(R/L), Nr(R/L), Nl(R/L): The diversity alleles of Reid group and Lancaster group, the unique alleles of Reid group, and the unique alleles of Lancaster group

较狭窄。这部分解释了为什么美国广泛应用的 Reid×Lancaster 杂种优势模式在中国却并没有得到大面积推广，同时也为 Reid×四平头和 Lancaster×四平头在中国广泛应用的杂种优势模式提供了理论佐证。

2.3 黄早四和四平头类群的比较

黄早四是四平头类群中最具有代表性的自交系，利用 111 个 SSR 标记检测出黄早四和四平头类群（不包括黄早四）的 SSR 等位基因位点分别为 157 和 510，仅在 *bnlg118* 位点有一个黄早四等位基因没有纳入四平头类群内，但同时四平头类群内却含有大量的其它等位基因，这表明四平头类群包含了绝大部分黄早四的基因信息，而且由于掺入了大量的其它种质的基因信息，使得四平头类群拥有更为广泛的种质基础。

3 讨论

3.1 中国玉米种质的遗传多样性

在玉米杂交种大面积利用前，由于地方品种个体间的遗传异质性，在抵御大规模自然灾害方面可发挥重要作用；单交种个体间基因型是相同的，但不同杂交种的基因型存在着一定的差异。从一个大的范围来看，这种杂交种间的基因异质性可以在一定范围内弥补由于单交种内基因同质性造成的遗传多样性的降低。一般来说，在一定的种植范围内，种植有差异的杂交种数量越多，遗传多样性越丰富。如果在该范围内，少数几个杂交种占据了绝对地位，而其它大部分杂交种只占有很小的面积，导致遗传多样性的降低，在抵御大规模病虫害方面发挥的作用将受到一定的限制。在 1997 年以前，仅仅 10 个左右的杂交种就达到了全国玉米种植面积的一半，涉及的亲本也在 10 个左右，而 1999 年以后要达到相似的面积需要 20 个杂交种，涉及的亲本在 30 多个，新增加了 17.8% 的等位基因，而只有不到 3.5% 的等位基因丢失。如果考虑更大的面积，如达到全国玉米种植面积 70% 以上的杂交种时，这些新增加的等位基因绝大部分存在于 1997 年以前的杂交种中，只是在当时存在于种植面积较小的杂交种中。20 世纪 90 年代后期，随着农作物新品种保护条例的实施，杂交种品种数量不断增多，客观上增大了推广玉米杂交种的遗传多样性。在 1991—2001 年，中国玉米推广品种遗传多样性基本保持稳定并略有上升的主要原因。对原有种质资源进行改造和利用，充分富集优异基因，可以使遗传多样性保持在相近的水平，并略有提高，这与 Reif 等^[2]和 Duvick 等^[21]的研究结果不同。产生这种差异的原因主要有以下 2 个方面：1) 美国和欧洲由几家种子垄断玉米种子的培育和生产，对种质资源的选择和目标性状的选择具有相似性，只针对少量的优异基因进行选择，从而造成遗传多样性的不断降低；而中国玉米种子经营放开的时间尚短，有大量的国有和私营单位开展玉米育种研究，虽然大的育种方向相似，但在具体的种质资源选择和目标性状上根据当地特点有适当的调整，从而保证了一定的遗传多样性丰度。新的种质资源的大量引入将提供一些新的优良基因，增加玉米种质的遗传多样性。2) 由于材料的限制，本文仅研究了 1991—2001 年大面积推广的单交种遗传基础的变化，并没有涉及 20 世纪 90 年代之前的地方品种和双交种等的遗传基础变化，而 Reif 等^[2]和 Duvick 等^[21]则是针对欧洲及美

国前后近 50 年的玉米品种的遗传基础的变化趋势。

对 1991—2001 年增加和减少的等位基因位点进行分析发现, 主要集中于玉米染色体的 Bin1.02、Bin1.11、Bin2.02、Bin5.05、Bin5.07、Bin7.06、Bin8.04 和 Bin8.07。根据 Gramene (www.gramene.org) 公布的已定位的 QTL 信息, 发现在这些位点附近有株高^[22]、每株穗数^[23]、轴粗^[24]、开花期^[25]和蛋白质含量^[26]等 QTL。与中国农业大学国家玉米改良中心发表的豫玉 22 重组自交系群体 QTL 定位结果比较发现, 这些位点与株高、穗位高、地上节数、穗行数、行粒数、穗重和粒重的 QTL 相关。这可能是近几年对株型的选育及产量的选择造成了这些位点等位基因的变化。

3.2 地方种质资源的利用潜力

地方种质是引入中国较早的一批玉米种质资源, 经过长期的自然选择和人工选择, 对中国的自然环境有较强的适应性, 具有许多潜在的对将来玉米育种有益的优良基因。中国对地方种质的应用集中于 3 个种质, 即获白、旅大红骨和四平头。获白来自于中国的获嘉白马牙地方品种, 在 20 世纪 70 年代是利用相当广泛的玉米种质, 在 1980 年 11.55% 的组合中有获白的参与^[4], 之后迅速下滑, 目前应用的种质中仅在获唐黄中含有获白的血缘。旅大红骨在 20 世纪 90 年代应用相当广泛, 选育出丹玉 13, 沈单 7 号等优良杂交种, 丹玉 13 是目前中国除中单 2 号外推广时间最长的大面积应用的杂交种 (1 000 万亩/年), 目前旅大红骨种质在大面积推广的杂交种中比率不足 5%^[18]。黄早四来源于中国的地方种质塘四平头, 具有很高的一般配合力和特殊配合力, 培育出了大量的优良杂交种, 之后利用多种种质对其进行改造, 选育出一批优良自交系和杂交种。黄早四及其改造系构成了中国应用相当广泛的一个种质类群——四平头类群, 它含有大量的国外种质不具有的优良基因, 这也是 Reid×四平头和 Lancaster×四平头具有强优势的物质基础。但是, 四平头类群自交系抗病性普遍较差, 自身产量较低, 制种成本较高。这就要求进一步拓宽四平头类群的种质基础, 将其它优异抗病基因导入四平头类群内。旅大红骨改造系自从 E28 渐渐淡出市场后鲜有表现, 而丹 340 的归属亦颇多争议, 但不可否认旅大红骨是一个优良的中国地方种质, 它具有一些四平头类群不具有的优良性状, 而且两者之间杂种优势并不明显, 可用于对四平头类群的改造, 如优良自交系西 502 和 5237 就来源于两者间的相互渗透。自 330 类群含有多种种质, 与四平头类群的杂种优势一般, 至少两者间

目前尚未选育出突破性的品种, 而两者间这部分优势对于提高四平头类群的自身产量具有一定的作用。通过四平头和自 330 类群两者间的相互渗透, 可以达到富集产量相关基因的目的。而且四平头和自 330 类群均与 Reid 和 Lancaster 类群有强的杂种优势, 两者之间的改造不但不会降低与 Reid 和 Lancaster 类群的杂种优势, 使其更具有竞争力。

3.3 国外种质资源的利用

国外种质的引进和改造一直是中国玉米育种工作的重点, 逐渐形成适应中国环境的 Reid 种质类群和 Lancaster 种质类群, 近几年, 随着 78599 选系的出现和大规模应用, 以及一批热带和亚热带种质资源的引入和改造, 进一步丰富了中国的玉米种质资源基础。但是也应该看到从国外种质选育出的优良自交系仍然局限于少数几个国外杂交种这个事实。由于中国不是玉米的原产地, 因此需要从国外引进优良种质资源, 并加以改造利用。

玉米是异花授粉植物, 其基因组中大约每 100 bp 就存在一个 SNP^[27], 其任意 2 个来源不同的自交系之间的差异可能大于人和大猩猩之间的差异^[28], 最近的研究表明, Mo17 和 B73 这 2 个著名自交系之间在染色体基因位置上可能存在 20% 的差异^[29]。在注重短期育种目标的同时, 也要关注长期目标, 充分利用客观存在的遗传变异, 用轮回选择的办法针对目标性状进行改良。是高油玉米的群体改良是最成功的例子之一, 美国 Illinois 大学三代育种家坚持 100 多年, 创造出世界上根本不存在的高油玉米, 油份含量从 4% 提高 20% 左右^[30-31]。而中国农业大学宋同明教授在引进高油玉米群体的基础上, 潜心 20 余年创造性地进行改良并培育出北京高油群体^[32], 在此基础上选育了一批高油玉米自交系和杂交种, 产生了良好的经济和社会效益。

近年来, 随着品种保护力度和品种保护意识的增强, 特别是国家和企业对育种投入的增加, 选育出一批优良自交系和杂交种, 丰富了中国玉米遗传基础, 但是中国玉米遗传基础趋于狭窄的局面仍然有待改变。因此需要加强 2 方面的研究: 1) 需要下大力气整理中国的各种玉米种质资源, 通过轮回选择的方法分类改造, 逐渐形成具有中国特色的 Reid 和四平头等轮回群体; 2) 加大国外种质资源的引入和改造, 包括美国马齿型玉米种质和热带种质资源。只有这样才能使优异基因充分富集, 源源不断地提供优良的育种基础材料, 在日益激烈的市场竞争中立于不败之地。

4 结论

随着新的种质资源的引入和对旧的资源的改造,与 20 世纪 90 年代初相比,中国的玉米杂交种 Nei 遗传多样性指数由 0.67 增加到 0.69,可检测到的等位基因的数量逐年增加,由 603 个增加到 653 个,2001 年大面积推广的杂交种与 1991 年的杂交种相比,缺失的等位基因仅有 0.9%,而新增加了 8.5%的等位基因,遗传多样性有了一定的增加;地方种质与引入的国外种质相比含有大量的特有等位基因,这是其与国外种质组配优异杂交种的重要基础,应当加强地方种质的改良和利用。

References

- [1] Smith J S C, Duvick D N, Smith O S, Cooper M, Feng L Z. Changes in pedigree backgrounds of pioneer brand maize hybrids widely grown from 1930-1999. *Crop Science*, 2004, 44(6): 1935-1946.
- [2] Reif J C, Hamrit S, Heckenberger M, Schipprack W, Maurer H P, Bohn M, Melchinger A E. Trends in genetic diversity among European maize cultivars and their parental components during the past 50years. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111(5): 838-845.
- [3] 刘纪麟. 玉米育种学(第二版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- Liu J L. *Maize Breeding (the 2nd version)*. Beijing: China Agriculture Press, 2000. (in Chinese)
- [4] 曾三省. 中国玉米杂交种的种质基础. 中国农业科学, 1990, 23(4): 1-9.
- Zeng S S. The germplasm base of maize hybrid in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 1990, 23(4): 1-9. (in Chinese)
- [5] Mumm M M, Dudley J W. A classification of 148 U. S. maize inbreds: I. Cluster analysis based on RFLPs. *Crop Science*, 1994, 34: 842-851.
- [6] Messmer M M, Melchinger A E, Hermann R, Bonppenmaier J. Relationships among early European maize inbreds: II. Comparison of pedigree and RFLP data. *Crop Science*, 1993, 33: 944-950.
- [7] Dubreuil P, Dufour P, Krejci E, Causse M, Vienne D, Gallais A, Charcosset A. Organization of RFLP diversity among inbred lines of maize representing the most significant heterotic groups. *Crop Science*, 1996, 36(3): 790-799.
- [8] Smith J S C, Chin E C L, Shu H, Smith O Wall S J, Senior M L. An evaluation of the utility of SSR loci as molecular markers in maize (*Zea mays* L.): Comparison with data from RFLPs and pedigree. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, 95: 163-173.
- [9] Warburton M L, Xia X C, Crossa J, Franco J, Melchinger A E, Frisch M, Bohn M, Hoisington D. Genetic characterization of CIMMYT inbred maize lines and open pollinated populations using large scale fingerprinting methods. *Crop Science*, 2002, 42: 1832-1840.
- [10] 戴景瑞. 我国玉米遗传育种的回顾和展望//玉米遗传育种国际学术讨论会文集. 长春, 2000, 9: 1-7.
- Dai J R. The development retrospect and prospect on the maize genetics and breeding in China//*International Conference Proceedings of Maize Genetics and breeding*. Changchun, 2000, 9: 1-7. (in Chinese)
- [11] 吴景锋. 我国主要玉米杂交种种质基础评述. 中国农业科学, 1983(2): 1-8.
- Wu J F. Review of germplasm basis for maize hybrids in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 1983(2): 1-8. (in Chinese)
- [12] 王懿波, 王振华, 王永普, 张新, 陆利行. 中国玉米主要种质杂种优势利用模式的研究. 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. (in Chinese)
- [13] 刘新芝, 彭泽斌, 傅骏骅, 李连城, 黄长玲. RAPD 在玉米类群划分研究中的应用. 中国农业科学, 1997, 3: 44-51.
- Liu X Z, Peng Z B, Fu J H, Li L C, Huang C L. Heterotic grouping of 15 maize inbreds with RAPD markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997, 3: 44-51. (in Chinese)
- [14] 袁力行, 傅骏骅, 刘新芝, 彭泽斌, 张世煌, 李新海, 李连城. 利用分子标记预测玉米杂种优势的研究. 中国农业科学, 2000, 33(6): 6-12.
- Yuan L X, Fu J H, Liu X Z, Peng Z B, Zhang S H, Li X H, Li L C. Study on prediction of heterosis in maize (*Zea mays* L.) using the molecular markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 2000, 33 (6): 6-12. (in Chinese)
- [15] 滕文涛, 曹靖生, 陈彦惠, 刘向辉, 景希强, 张发军, 李建生. 十年来中国玉米杂种优势群及其模式变化的分析. 中国农业科学, 2004, 37(12): 1804-1811.
- Teng W T, Cao J S, Chen Y H, Liu X H, Jing X Q, Zhang F J, Li J S. Analysis of maize heterotic groups and patterns during past decade in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37 (12): 1804-1811. (in Chinese)
- [16] 黄益勤, 李建生. 利用 RFLP 标记划分 45 份玉米自交系杂种优势群的研究. 中国农业科学, 2001, 34(3): 244-250.
- Huang Y Q, Li J S. Classification of heterotic groups with RFLPs among 45 maize inbred lines. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34 (3): 244-250. (in Chinese)
- [17] Li Y, Du J, Wang T, Shi Y, Song Y, Jia J J. Genetic diversity and

- relationships among Chinese maize inbred lines revealed by SSR markers. *Maydica*, 2002, 47: 93-101.
- [18] 曹永国, 向道权, 黄烈健, 王守才, 吴敏生, 戴景瑞. SSR 分子标记与玉米杂种优势关系的研究. *农业生物技术学报*, 2002, 10(2): 120-123.
- Cao Y G, Xiang D Q, Huang L J, Wang S C, Wu M S, Dai J R. Studies on relations of SSR markers and heterosis in maize. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2002, 10(2): 120-123. (in Chinese)
- [19] Panaud O, Chen X L, McCouch S R. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLP) in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Genetics and Genomics*, 1996, 252: 597-607.
- [20] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1987, 70(12): 3321-3323.
- [21] Duvick D N, Smith J S C, Cooper M. Changes in performance, parentage, and genetic diversity of successful corn hybrids, 1930-2000 // Smith C W, Betran J, Runge E C A. *Corn: Origin, History, Technology, and Production*. Wiley, New York, 2004: 65-97.
- [22] Khairallah M M, Bohn M, Jiang C, Deutsch J A, Jewell D C, Mihm J A, Melchinger A E, Gonzalez de Leon D, Hoisington D A. Molecular mapping of QTL for southwestern corn borer resistance, plant height and flowering in tropical maize. *Plant Breeding*, 1998, 117(4): 309-318.
- [23] Austin D F, Lee M. Comparative mapping in F_{2:3} and F_{6:7} generations of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 817-826.
- [24] Ribaut J M, Hoisington D A, Deutsch J A, Jiang C, Gonzalez de Leon D. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92: 905-914.
- [25] Goldman I L, Rocheford T R, Dudley J W. Molecular markers associated with maize kernel oil concentration in an Illinois high protein X Illinois low protein cross. *Crop Science*, 1994, 34: 908-915.
- [26] Tenaillon M I, Sawkins M C, Long A D, Gaut R L, Doebley J F, Gaut B S. Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays* ssp. *Mays* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98: 9161-9166.
- [27] Buckler E S, Gaut B S, McMullen M D. Molecular and functional diversity of maize. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, 9(2): 172-176.
- [28] Morgante M, Brunner S, Pea G, Fengler K, Zuccolo A, Rafalski A. Gene duplication and exon shuffling by helitron-like transposons generate intraspecies diversity in maize. *Nature Genetics*, 2005, 37: 997-1002.
- [29] Hill W G. A century of corn selection. *Science*, 2005, 307(5710): 683-684.
- [30] Keightley P D. Mutational variation and long-term selection response. *Plant Breed Review*, 2004, 24: 227-247.
- [31] Song T M, Chen S J. Long term selection for oil concentration in five maize populations. *Maydica*, 2004, 49: 9-14.

(责任编辑 李 莉)