

谷子 SSR 标记的开发与应用研究进展

付楠, 刘金荣*, 王素英, 刘海萍, 闫宏山, 宋中强

(安阳市农业科学院, 河南省谷子育种工程技术研究中心, 河南安阳 455000)

摘要 对 SSR 标记技术在谷子遗传多样性、遗传连锁图谱构建、基因定位和分子育种方面的研究进行综述, 以期对 SSR 标记技术在谷子上的应用提供参考。

关键词 谷子; SSR; 遗传多样性; 遗传连锁图; 基因定位; 分子育种

中图分类号 S515 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)25-0026-03

Research Progress on Development and Application of SSR Markers in Foxtail Millet

FU Nan, LIU Jin-rong, WANG Su-ying et al (Anyang Academy of Agricultural Sciences, Henan Province Center of Millet Breeding Engineering and Technology Research, Anyang, Henan 455000)

Abstract The application of SSR markers in genetic diversity, construction of genetic linkage map, gene mapping and molecular breeding on foxtail millet were reviewed in this paper, in order to provide reference for the application of SSR marker technology in foxtail millet.

Key words Foxtail millet; SSR; Genetic diversity; Genetic linkage map; Gene mapping; Molecular breeding

谷子 (*Setaria Italica*) 属禾本科狗尾草属, 是起源于我国的重要粮食作物之一, 是黄河中上游地区主要栽培作物。谷子具有抗旱耐瘠耐盐、多种抗病抗虫性、粮草兼用、营养丰富等优良特质, 加之谷子基因组较小 (约 490 Mb), 使其成为遗传学研究的理想模式植物。

SSR (simple sequence repeats) 又称微卫星, 是指由 1~6 个核苷酸组成的简单重复序列, 它广泛分布于真核生物的整个基因组中, 由于重复次数不同而造成长度多态性。微卫星侧翼序列保守, 由此设计引物进行 PCR 扩增, 并通过凝胶电泳分离产物检测多态性。微卫星标记具有共显性和多态性高、重复性好、操作简单等特点, 目前已被广泛应用于种质资

源遗传多样性分析、遗传图谱构建及基因定位以及分子辅助育种等方面。

1 谷子 SSR 标记开发

利用不同的方法, 大量谷子 SSR 标记已被开发 (表 1)。随着谷子基因组测序的完成, 海量的序列信息结合生物信息学软件, 可以实现 SSR 标记的大规模开发, 且开发的 SSR 质量更高, 覆盖更广。Venkata 等^[17] 构建了一个谷子标记数据库 FmMDB (<http://www.nipgr.res.in/foxtail.html>), 包括基于基因组的 SSR, 基于基因的 SSR 和 ILP (Intron Length Polymorphism) 标记, 这些都为谷子的分子研究提供了条件。

表 1 谷子 SSR 标记的开发

Table 1 Development of SSR marks in foxtail millet

序号 No.	方法 Methods	引物数 Number of primers	可扩增引物 Amplification primers	可扩增率 Ratio of amplification/%	多态性引物 Polymorphic primers	多态率 Ratio of polymorphism	参考文献 Reference
1	微卫星富集文库法	393	393	100	22(39)	56.4	[1]
		269	193	71.7	179	66.5	[2]
		150	-	-	45	30	[3]
		145	-	-	19	13.1	[4]
		172	147	85.5	76	44.2	[5]
		64	64	100	29	45.3	[6]
2	5' 锚定 PCR	222	123	55.4	56	25.2	[7]
3	SAM 法	60	-	-	-	-	[8]
		26	15	57.7	4	15.4	[9]
4	EST-SSR	50	-	-	12	12.5	[10]
		447	327	73.2	106	23.7	[11]
		474	331	69.83	96	20.25	[12]
		74	64	86.5	27(40)	67.5	[13]
5	基因组 SSR	21 294	15 573	73.1	107(159)	67.3	[14]
		788	733	93	733	93	[15]
		10 598	-	-	1013	9.6	[16]

基金项目 农业部/财政部“现代农业产业技术体系建设专项资金”(CARS-07-12.5-A18); 河南省科技攻关计划项目 (162102110020); 河南省科技开放合作项目。

作者简介 付楠(1990—), 女, 河南安阳人, 研究实习员, 硕士研究生, 主要从事作物遗传育种研究。* 通讯作者, 研究员, 主要从事谷子遗传育种研究。

收稿日期 2018-05-24

不同的研究中开发出的 SSR 标记, 成功扩增率都能达到较高水平, 但多态率差异较大, 这与不同方法开发出的 SSR 标记本身的多态性有关, 也与试验所用植物材料的亲缘关系和材料数量有关, 有研究表明^[12] 谷子近缘野生种比栽培种表现出更高的多态性, 栽培种中农家品种比育成品种多态性高。

2 遗传多样性分析

对品种的遗传多样性进行分析,能够有效地揭示品种间的亲缘关系,追溯品种的起源,了解品种的遗传多样性,可为遗传研究或育种亲本选择提供参考,育种亲本选择遗传相似度越低的材料,得到的后代材料遗传多样性越丰富。

关于谷子的起源, Kim 等^[18]利用 28 个 SSR 引物对 37 个来自中国、韩国和巴基斯坦的谷子品种进行分析,结果表明来自中国的谷子品种遗传多态性最高,认为谷子的起源地为中国; Wang 等^[19]利用 77 个 SSR 标记,将 250 份品种分为与其生态型完全一致的 3 个亚群,黄河流域及其下游地区的遗传多样性最高,暗示谷子是从黄河流域起源的。

朱学海等^[20]用 21 对 SSR 标记,将涉及 6 个生态区的 120 份核心谷子材料划分为 4 个类群,所分类群与其地理来源及生态类型之间存在明显的一致性。沈琰等^[21]对 10 个黑龙江省和 10 个吉林省谷子品种进行遗传多样性分析,发现吉林省谷子品种基因多样性略比黑龙江省丰富,但亲缘关系较黑龙江省更近,遗传多样性不高且多源于本省内,应加强两省间种质资源的交流。

农家品种与育成品种间存在较大的遗传差异。贾小平等^[22]用 37 对 SSR 标记对 40 个谷子品种进行遗传多样性分析,聚类结果显示,代表不同生态区域的农家品种聚类群与生态类型比较一致,而几乎所有来自不同地区的谷子育成品种都被聚成一组,反映不出区域性。王姗姗等^[23]、杨天育等^[24]、孙加梅等^[25]对谷子种质资源遗传多样性的研究均表明农家品种与育成品种间存在较大的遗传差异,而育成品种间多态性不高,这可能与当前谷子育种手段单一,特别是与重点骨干亲本的集中利用有关,造成区域性谷子育成品种遗传背景较相似,遗传多样性降低,而农家品种因对不同生态区的长期适应与进化,具有丰富的遗传多样性。

不同生态区的种质遗传差异大小不一。李国营^[26]利用 20 对 SSR 引物对 400 份谷子初级核心种质进行遗传多样性分析,结果表明西北内陆、黄土高原、内蒙高原的种质遗传差异较大,东北平原和华北平原次之,淮河以南的种质遗传差异最小。朱学海^[27]利用 21 对 SSR 引物对来自不同生态区的 100 份较抗旱的种质和 20 份不抗旱的种质进行 SSR 遗传多样性分析,得到类似结论。

3 遗传图谱构建

遗传图谱的构建在遗传学研究中占有重要地位,是基因定位克隆、分子标记辅助选择育种等研究的基础工具。应用 DNA 多态性标记构建的遗传图谱具有标记数量大、遗传稳定、饱和度大等优点,具有较高的应用价值。

Jia 等^[2]以 (B100×A10)F₂ 作图群体构建了一张包含 9 个连锁群 81 个 SSR 标记的遗传图谱,这是世界上第 1 张谷子 SSR 标记遗传连锁图谱。该图谱与 Wang 等^[28]利用 RFLP 标记构建的图谱进行整合,共有 101 个标记定位到图谱上,整合后的图谱长 1654 cM,标记间平均距离为 16.4 cM。

杨坤^[29]以 (N10×大青桔)F₂ 作图群体,构建了一张包含 10 个连锁群 46 个 SSR 标记的谷子遗传图谱,总长度为

916 cM,标记间的平均距离为 19.91 cM。

王智兰等^[30]利用 (高 146A×K103) 的 F₂ 群体,采用来自谷子、水稻、珍珠粟和高羊茅的多种分子标记,构建了一张谷子遗传连锁图谱,该遗传图谱包含 9 个连锁群 192 个标记,覆盖基因组长度 2082.5 cM,标记间的平均间隔 10.85 cM。

王晓宇等^[31]以表型差异较大的“沈 3”和“晋谷 20”构建的 F₂ 作图群体为材料,构建了一张包含 10 个连锁群 54 个 SSR 标记的遗传连锁图,覆盖总长度 421.6 cM。

王小勤^[16]利用 (豫谷 1 号×陇谷 7 号) 的 F₂ 群体,构建了一张包含 9 个连锁群 1035 个多态性标记位点的谷子遗传图谱,覆盖 1318.8 cM,相邻标记间平均间隔 1.27 cM。

4 基因定位

4.1 质量性状基因定位 张浩等^[32]利用 EMS 诱变豫谷 1 号,获得一个可以稳定遗传的窄颖花突变体 *sins1*。突变体 *sins1* 与正常野生型 SSR41 杂交构建 F₂ 群体,遗传分析表明,该突变性状由隐性单基因控制。利用 F₂ 群体隐性单株,最终将突变基因定位在 3 号染色体上 SSR 标记 3-2658 与 CAAS3031 间约 7.709 Mb 的距离内,并在定位区间发现 8 个在穗部高表达的基因,为谷子颖花相关基因的鉴定和功能分析提供基础。李雯等^[33]同样用 EMS 诱变豫谷 1 号,获得谷子小穗突变体 *si-sp1*,并利用突变体与“辽谷 1 号”构建的 F₂ 群体中的隐性单株,将突变基因定位在 8 号染色体上标记 CAAS8003 与 SSR1038 间约 11.02 M 的距离内。

Sato 等^[34]对 2 个 F₂ 群体的遗传分析表明,谷子小穗顶刺毛是由单隐性基因控制的,利用 TD (Transposon display) 标记和 Jia 等^[2]开发的 SSR 标记,将该基因 *stb1* 定位到 2 号染色体上,之后又根据基因组序列信息在 *stb1* 的 SSR 位点附近开发 35 个新的 SSR 标记,利用其中 1 个群体构建了包含 9 个连锁群的遗传图谱,覆盖长度 1287.5 cM,并将该基因进一步定位到 2 号染色体 5.7 cM 的区间内 (Si SSRII-26~p80),对应谷子物理图谱 800 kb。

4.2 数量性状基因定位 王晓宇等^[31]利用 (沈 3×晋谷 20) F₂ 群体对谷子株高等主要农艺性状进行数量性状位点 QTL 分析,检测到与株高相关的主效 QTL 2 个和穗长主效 QTL 1 个,与穗重、粒重相关的主效 QTL 为同一位点,不同连锁群 QTL 间互作明显。杨坤^[29]利用 (N10×大青桔)F₂ 作图群体和 SSR 标记,鉴定出与株高、穗颈长、主茎节数、穗长和落粒性 5 个性状相关的 12 个 QTL。

王小勤^[16]利用 SSR 标记构建的高密度谷子遗传图谱,结合 2 年 11 个主要农艺性状表型数据,检测到 29 个与谷子产量及农艺性状相关的 QTL,解释变异率为 7.0%~14.3%。其中 22 个 QTL 增加性状表型值的等位基因来源于“豫谷 1 号”,6 个来源于“陇谷 7 号”,另外一个千粒重 QTL (qTGW5.1) 增加性状表型值的等位基因在单环境和联合分析检测中分别来源于不同的亲本。

Gupta 等^[35]利用覆盖谷子 9 条染色体的 50 个 SSR 标记对 184 个来自不同生态区的谷子品种基因分型,首次应用关联分析法,对谷子 20 个产量及其相关农艺性状进行 QTL 定

位分析,共检测到8个显著QTL。

5 分子标记辅助育种

5.1 连锁标记辅助选择 传统育种是通过表型间接对基因型进行选择,所需时间长,表型差异不明显也会造成选择的困难。分子标记辅助选择将分子生物学与常规育种有机结合起来,通过检测与目标基因紧密连锁的分子标记,就能获得目的基因的基因型,可大大缩短育种年限,提高育种效率。

郝晓芬等^[36]利用166对SSR引物在谷子光敏不育系GM与恢复系“恢东1号”两亲本间筛选出61对具有多态性,经F₂群体单株验证,发现位于6号染色体的引物b159与雄性不育基因连锁,相距13.5 cM,为谷子光敏雄性不育系及谷子杂种优势的研究提供参考。

Wang等^[37]通过遗传分析表明谷子不育材料“高146A”的不育性是由一个单隐性基因控制,利用SSR标记和(高146A×K103)构建的F₂群体,将该不育基因ms1定位在6号染色体上,与SSR标记b234紧密连锁,遗传距离16.7 cM。李志江等^[38]利用抗“拿捕净”基因的已知序列与谷子基因组进行比对,发现第7和9条染色体上均存在同源序列,开发SSR标记在谷子F₂群体中进行共分离分析,结果表明位于第7染色体上的标记SIMS13569和SIMS13512与谷子抗“拿捕净”基因连锁,该标记可用于分子标记辅助选择。

5.2 品种鉴定和区分 利用形态学性状区分鉴定品种比较耗时,且亲本表型相似的类型很难通过观察进行分辨,利用分子标记技术,可准确快速地区分鉴定品种、进行品种纯度和真实性鉴定。

王永芳等^[39]利用193个谷子SSR标记对谷子生产中常用的6个育种亲本所组配的15个杂交组合进行检测,筛选出一批可用于各组合后代材料鉴定的分子标记,为育种材料的应用提供指导,也为分子标记辅助选择育种奠定基础。

王姗姗等^[23]构建了一张包含4对SSR引物的谷子指纹图谱,利用这4对引物可将8份地方谷子品种成功区分开,这也是首次利用SSR指纹图谱对谷子进行品种鉴定的实践。

秦冰清等^[40]从EMS诱变的“晋谷21号”突变体库中筛选获得叶色突变体,其中突变体28和29从苗期开始叶片就明显比对照“晋谷21号”宽,为排除其他品种混杂的可能性,利用SSR标记进行验证,结果表明突变体28和29的条带与对照品种条带在凝胶上的位置相同,片段大小也相同,而其余3个狗尾草品种的条带与对照和突变体28、29的条带在凝胶上的相对位置均不一致,DNA片段大小也不同,说明突变体28和29的品种是“晋谷21号”,而不是其他品种混杂。

李涛等^[41]利用形态学和SSR分子标记对谷子F₁代当选单株的真实性进行鉴定,SSR标记共同具有父母本条带的为真杂种,为F_{2,3}代群体种植及其单株选择提供试验依据。

6 展望

谷子分子研究起步较晚,但随着谷子基因组测序的完成,海量数据可用于分子标记的开发,除了SSR标记,还可以开发丰度更高、覆盖更全面、多态性更好的SNP标记,为谷子分子研究的开展提供条件。同时,谷子基因组较小,且与小

稻、玉米等禾本科作物有很高的共线性,标记间通用性强,利于比较基因组学研究。谷子有许多优良基因,随着功能基因研究的深入,必将有助于加快谷子种质资源的保护、品种改良创新和新品种选育进程。

参考文献

- [1] 李琳. 富集文库法开发谷子的微卫星分子标记[D]. 石家庄:河北师范大学,2008.
- [2] JIA X P,ZHANG Z B,LIU Y H,et al. Development and genetic mapping of SSR markers in foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) [J]. Theoretical and applied genetics,2009,118(4):821-829.
- [3] LIN H S,CHIANG C Y,CHANG S B,et al. Development of simple sequence repeats (SSR) markers in *Setaria italica* (Poaceae) and cross-amplification in related species[J]. International journal of molecular sciences,2011,12(11):7835-7845.
- [4] ZHAO W G,LEE G A,KWON S W,et al. Development and use of novel SSR markers for molecular genetic diversity in Italian millet (*Setaria italica* L.) [J]. Genes & genomics,2012,34(1):51-57.
- [5] GUPTA S,KUMARI K,SAHU P P,et al. Sequence-based novel genomic microsatellite markers for robust genotyping purposes in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.] [J]. Plant cell reports,2012,31(2):323-337.
- [6] GUPTA S,KUMARI K,MUTHAMILARASAN M,et al. Development and utilization of novel SSRs in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.] [J]. Plant breeding,2013,132(4):367-374.
- [7] 马丽华. 应用锚定PCR开发谷子微卫星标记[D]. 石家庄:河北师范大学,2008.
- [8] 贾小平,王天宇,黎裕,等. 用SAM法分离谷子SSR位点的研究[J]. 河南农业科学,2009(8):17-21.
- [9] JIA X P,SHI Y S,SONG Y C,et al. Development of EST-SSR in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. Genetic resources and crop evolution,2007,54:233-236.
- [10] OBIDIEGWU O N,OBIDIEGWU J E,PARZIES H. Development of SSR for foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv.) and its utility in genetic discrimination of a core set [J]. Genes & genomics,2013,35(5):609-615.
- [11] KUMARI K,MUTHAMILARASAN M,MISRA G,et al. Development of eSSR-markers in *Setaria italica* and their applicability in studying genetic diversity,cross-transferability and comparative mapping in millet and non-millet species [J]. PLoS One,2013,8(6):e67742.
- [12] 王永芳,李伟,智慧,等. 基于谷子测序开发的SSR标记多态性检测[J]. 河北农业科学,2010,14(11):73-76.
- [13] 张晗,王雪梅,王东建,等. 谷子基因组SSR信息分析和标记开发[J]. 分子植物育种,2013,11(1):30-36.
- [14] PANDEY G,MISRA G,KUMARI K,et al. Genome-wide development and use of microsatellite markers for large-scale genotyping applications in foxtail millet [*Setaria italica* (L.)] [J]. DNA research,2013,20(2):197-207.
- [15] ZHANG S,TANG C J,ZHAO Q,et al. Development of highly polymorphic simple sequence repeat markers using genome-wide microsatellite variant analysis in Foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.] [J]. BMC Genomics,2014,15(1):78.
- [16] 王小勤. 谷子高密度遗传图谱构建及产量和农艺性状QTL分析[D]. 重庆:西南大学,2017.
- [17] VENKATA SURESH B,MUTHAMILARASAN M,MISRA G,et al. FmM-DB:A versatile database of foxtail millet markers for millets and bioenergy grasses research[J]. PLoS One,2013,8(8):e71418.
- [18] KIM E J,SA K J,PARK K C,et al. Study of genetic diversity and relationships among accessions of foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.] in Korea,China,and Pakistan using SSR markers[J]. Genes & genomics,2012,34(5):529-538.
- [19] WANG C F,JIA G Q,ZHI H,et al. Genetic diversity and population structure of Chinese foxtail millet [*Setaria italica* (L.) Beauv.] landraces [J]. G3(Genes Genomes Genetics),2012,2(7):769-777.
- [20] 朱学海,张艳红,宋燕春,等. 基于SSR标记的谷子遗传多样性研究[J]. 植物遗传资源学报,2010,11(6):698-702.
- [21] 沈琰,王颖,张东杰,等. 黑龙江省和吉林省谷子品种遗传多样性分析[J]. 东北农业科学,2016,41(3):8-13.

- [9] PYLE G, WOOD C. Radiotracer studies on waterborne copper uptake, distribution, and toxicity in rainbow trout and yellow perch: A comparative analysis[J]. Human and ecological risk assessment, 2008, 14(2): 243-265.
- [10] DE BOECK G, MEEUS W, DE COEN W, et al. Tissue-specific Cu bioaccumulation patterns and differences in sensitivity to waterborne Cu in three freshwater fish: Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), common carp (*Cyprinus carpio*), and gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) [J]. Aquatic toxicology, 2004, 70(3): 179-188.
- [11] LIVINGSTONE D R. Contaminant-stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in aquatic organisms[J]. Marine pollution bulletin, 2001, 42(8): 656-666.
- [12] RUAS C B G, DOS SANTOS CARVALHO C, DE ARAÚJO H S S, et al. Oxidative stress biomarkers of exposure in the blood of cichlid species from a metal-contaminated river [J]. Ecotoxicology and environmental safety, 2008, 71(1): 86-93.
- [13] ERCAL N, GURER-ORHAN H, AYKIN-BURNS N. Toxic metals and oxidative stress part I: Mechanisms involved in metal-induced oxidative damage[J]. Current topics in medicinal chemistry, 2001, 1(6): 529-539.
- [14] DOWLING D K, SIMMONS L W. Reactive oxygen species as universal constraints in life-history evolution [J]. Proceedings biological sciences, 2009, 276(1663): 1737-1745.
- [15] ROTILIO G, ROSSI L, DE MARTINO A, et al. Free radicals, metal ions and oxidative stress: Chemical mechanisms of damage and protection in living systems[J]. J Braz Chem Soc, 1995, 6(3): 221-227.
- [16] STOHS S J, BAGCHI D. Oxidative mechanisms in the toxicity of metal ions[J]. Free radical biology and medicine, 1995, 18(2): 321-336.
- [17] SEVCIKOVA M, MODRA H, SLANINOVA A, et al. Metals as a cause of oxidative stress in fish: A review[J]. Vet Med, 2011, 56(11): 537-546.
- [18] HALLIWELL B, GUTTERIDGE J M C. Oxidative stress and antioxidant protection: Some special cases [M]// HALLIWELL B, GUTTERIDGE J M C. Free radicals in biology and medicine. Oxford, UK: Clarendon Press, 1999: 485-543.
- [19] 方展强, 王春风. 硒对汞致剑尾鱼鳃和肝组织总抗氧化能力变化的拮抗作用[J]. 实验动物与比较医学, 2005, 25(3): 136-139.
- [20] DAI W, LIU S X, FU L L, et al. Lead (Pb) accumulation, oxidative stress and DNA damage induced by dietary Pb in tilapia (*Oreochromis niloticus*) [J]. Aquaculture research, 2012, 43(2): 208-214.
- [21] SRIKANTH K, PEREIRA E, DUARTE A C, et al. Glutathione and its dependent enzymes' modulatory responses to toxic metals and metalloids in fish: A review[J]. Environmental science and pollution research, 2013, 20(4): 2133-2149.
- [22] CAO L, HUANG W, LIU J H, et al. Accumulation and oxidative stress biomarkers in Japanese flounder larvae and juveniles under chronic cadmium exposure[J]. Comparative biochemistry and physiology part C: Toxicology & pharmacology, 2010, 151(3): 386-392.
- [23] EROGLU A, DOGAN Z, KANAK E G, et al. Effects of heavy metals (Cd, Cu, Cr, Pb, Zn) on fish glutathione metabolism[J]. Environmental science and pollution research, 2015, 22(5): 3229-3237.
- [24] FLORA S J S, MITTAL M, MEHTA A. Heavy metal induced oxidative stress & its possible reversal by chelation therapy[J]. Indian journal of medical research, 2008, 128(4): 501-523.
- [25] VERLECAR X N, JENA K B, CHAINY G B N. Biochemical markers of oxidative stress in *Perna viridis* exposed to mercury and temperature[J]. Chemo-biological interactions, 2007, 167(3): 219-226.
- [26] LIU X J, LUO Z, LI C H, et al. Antioxidant responses, hepatic intermediary metabolism, histology and ultrastructure in *Synechogobius hasta* exposed to waterborne cadmium[J]. Ecotoxicology and environmental safety, 2011, 74(5): 1156-1163.
- [27] DABAS A, NAGPURE N S, KUMAR R, et al. Assessment of tissue-specific effect of cadmium on antioxidant defense system and lipid peroxidation in freshwater murrel, *Channa punctatus* [J]. Fish physiology and biochemistry, 2012, 38(2): 469-482.
- [28] HUANG W, CAO L, LIU J H, et al. Short-term mercury exposure affecting the development and antioxidant biomarkers of Japanese flounder embryos and larvae [J]. Ecotoxicology and environmental safety, 2010, 73(8): 1875-1883.
- [29] PRETTO A, LORO V L, BALDISSEROTTO B, et al. Effects of water cadmium concentrations on bioaccumulation and various oxidative stress parameters in *Rhamdia quelen* [J]. Archives of environmental contamination and toxicology, 2011, 60(2): 309-318.
- [30] KONG X H, JIANG H X, WANG S P, et al. Effects of copper exposure on the hatching status and antioxidant defense at different developmental stages of embryos and larvae of goldfish *Carassius auratus* [J]. Chemosphere, 2013, 92(11): 1458-1464.
- [31] DI GIULIO R T, WASHBURN P C, WENNING R J, et al. Biochemical responses in aquatic animals: A review of determinants of oxidative stress [J]. Environmental toxicology and chemistry, 1989, 8(12): 1103-1123.
- [32] EYCKMANS M, CELIS N, HOREMANS N, et al. Exposure to waterborne copper reveals differences in oxidative stress response in three freshwater fish species [J]. Aquatic toxicology, 2011, 103(1): 112-120.
- [33] GRAVATO C, TELES M, OLIVEIRA M, et al. Oxidative stress, liver biotransformation and genotoxic effects induced by copper in *Anguilla Anguilla* the influence of pre-exposure to b-naphthoflavone [J]. Chemosphere, 2006, 65(10): 1821-1830.
- [34] SOUID G, SOUAYED N, YAKTITI F, et al. Lead accumulation pattern and molecular biomarkers of oxidative stress in seabream (*Sparus aurata*) under short-term metal treatment [J]. Drug and chemical toxicology, 2015, 38(1): 98-105.

(上接第 28 页)

- [22] 贾小平, 谭贤杰, 李永祥, 等. 用 SSR 标记研究谷子品种的遗传多样性 [J]. 江西农业大学学报, 2009, 31(4): 633-638.
- [23] 王姗姗, 张宁, 王凯玺, 等. 中国辽西地区谷子品种遗传多样性的 SSR 分析 [J]. 分子植物育种, 2015, 13(5): 1091-1097.
- [24] 杨天育, 牟平, 孙万仓, 等. 中国北部高原地区谷子品种遗传差异的 SSR 分析 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(9): 1786-1791.
- [25] 孙加梅, 王雪梅, 王东建, 等. 谷子 SSR 标记研究进展 [J]. 生物技术, 2012, 22(5): 86-89.
- [26] 李国营. 谷子初级核心种质的品质性状及其遗传多样性研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.
- [27] 朱学海. 谷子耐旱资源筛选及其遗传多样性分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.
- [28] WANG Z M, DEVOS K M, LIU C J, et al. Construction of RFLP-based maps of foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. Beauv. [J]. Theoretical and applied genetics, 1998, 96(1): 31-36.
- [29] 杨坤. 谷子 SSR 标记连锁图谱构建及几个主要性状 QTL 分析 [D]. 石家庄: 河北师范大学, 2008.
- [30] 王智兰, 王军, 袁峰, 等. 基于 PCR 技术的谷子分子标记遗传图谱构建 [J]. 中国农业科学, 2014, 47(17): 3492-3500.
- [31] 王晓宇, 刁现民, 王节之, 等. 谷子 SSR 分子图谱构建及主要农艺性状 QTL 定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(5): 871-878.
- [32] 张浩, 汤沙, 李迎涛, 等. 谷子窄颖花突变体 *sins1* 的表型分析和突变基因定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2017, 18(3): 538-545.
- [33] 李雯, 智慧, 张硕, 等. 谷子 *Si-SP1* 小穗突变基因的遗传分析和定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(3): 581-587.
- [34] SATO K, MUKAINARI Y, NAITO K, et al. Construction of a foxtail millet linkage map and mapping of *spikelet-tipped bristles 1 (stb1)* by using transposon display markers and simple sequence repeat markers with genome sequence information [J]. Molecular breeding, 2013, 31(3): 675-684.
- [35] GUPTA S, KUMARI K, MUTHAMILARASAN M, et al. Population structure and association mapping of yield contributing agronomic traits in foxtail millet [J]. Plant cell reports, 2014, 33(6): 881-893.
- [36] 郝晓芬, 王志民, 王根全, 等. SSR 方法标记谷子光敏雄性不育基因 [J]. 华北农学报, 2011, 26(5): 112-116.
- [37] WANG J, WANG Z L, YANG H Q, et al. Genetic analysis and preliminary mapping of a highly male-sterile gene in foxtail millet (*Setaria italica* L. Beauv.) using SSR markers [J]. Journal of integrative agriculture, 2013, 12(12): 2143-2148.
- [38] 李志江, 李延东, 马金丰, 等. 谷子抗“拿捕净”基因的 SSR 标记 [J]. 黑龙江农业科学, 2013(7): 5-7.
- [39] 王永芳, 李海权, 李伟, 等. 用于谷子分子标记辅助选择的 SSR 标记筛选 [J]. 河北农业科学, 2012, 16(3): 1-4.
- [40] 秦冰清. EMS 诱变“晋谷 21 号”叶色突变体生理特征的研究 [D]. 太谷: 山西农业大学, 2015.
- [41] 李涛, 任芹勇, 李强, 等. 谷子 $F_{1,2}$ 代植株真实性的 SSR 分子标记鉴定 [J]. 分子植物育种, 2018(10): 3213-3218.