文章编号：1005-0906(2022)02-0029-06 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20220205

基于SNP芯片玉米抗倒性状的QTL定位

燕树锋[1],范艳萍[1],刘海芳[2]

(1.河南省农业科学院粮食作物研究所,郑州 450002；2.河南农业职业学院,郑州 451450)

摘　要：利用10K SNP芯片和玉米$F_{2:3}$家系,共定位到18个与茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高性状相关的QTL。结果表明,5个茎秆穿刺强度QTL分别位于第1、3、4、6、7染色体,4个茎粗QTL分别位于第1、2、4、8染色体上,9个穗位高QTL分别位于第1、2、3、4、6、7、8、9染色体上。在第4染色体2.2～11.7 Mb区段上检测到同时控制地上第3节茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高3个性状的QTL;在第8染色体C8M179标记(物理位置118 050 940 bp)附近检测到同时控制地上第3节茎粗和穗位高2个性状的QTL。

关键词：玉米;抗倒性;穿刺强度;QTL定位;SNP芯片

中图分类号：S513.035.3 **文献标识码**：A

QTL Identification for Lodging- Resistant Traits Based on SNP Chip in Maize

YAN Shu-feng[1], FAN Yan-ping[1], LIU Hai-fang[2]

(1. *Cereal Crops Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou* 450002;

2. *Henan Vocational College of Agriculture, Zhengzhou* 451450, China)

Abstract: Using the 10K SNP chip and maize $F_{2:3}$ pedigree, a total of 18 QTL for rind penetrometer resistance, stem diameter and ear height were identified. The results showed that, 5 QTL for rind penetrometer resistance distributed on chromosomes 1, 3, 4, 6 and 7; 4 QTL for stem diameter distributed on chromosomes 1, 2, 4 and 8; 9 QTL for ear height distributed on chromosomes 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8 and 9. Furthermore, the QTL controlling 3 traits(rind penetrometer resistance, stem diameter and ear height) were identified on the 2.2-11.7 Mb region of chromosome 4. Meanwhile, the QTL controlling 2 traits(stem diameter and ear height) were identified near the C8M179 marker (physical position 118, 050, 940 bp) on chromosome 8.

Key words: Maize; Lodging resistance; Rind penetrometer resistance; QTL identification; SNP chip

玉米是世界上产量最高、种植最广的农作物之一,除了食用和饲用外,玉米也广泛用作制药和酒精燃料等工业生产的原料[1,2]。我国玉米常年种植面积在3.5×10^7 hm^2以上,已超过水稻和小麦等成为我国第一大粮食作物[3]。逆境是指植物生存生长过程中各种不利环境因素的总称。玉米整个生育期内除受病、虫、草等生物逆境胁迫外,还受到各种非生物逆境胁迫的影响。非生物逆境胁迫也可分为两类,一是由于植物体内或土壤中一种或多种化学元素的过量或缺乏造成的,如盐、碱、酸、重金属、除草剂和农药等化学元素过量或者氮、磷、钾、锌和铁等化学元素缺乏;二是由于灾害性天气因素造成的,如低温、寡照、高温、干旱、淹水和大风等[4～7]。倒伏是造成玉米减产的主要原因之一,可导致玉米减产5%～20%,玉米品种抗倒伏是实现耐密育种和机械化收获的必要条件之一,对进一步提高玉米产量和实现机收子粒等均具有重要意义[8]。评价玉米品种倒伏抗性最直接方法就是收获时根据统计的总株数和倒伏株数去计算倒伏率,玉米品种田间倒伏率极显著地受到自然环境条件影响,遗传力低、重复性和可信度均较差[9]。

在玉米茎秆穿刺强度QTL定位方面,Hu等在除第5染色体外的9条染色体上检测到9个控制玉米茎秆穿刺强度的QTL[10]。Li等在2个玉米重组自交系群体中共检测到7个茎秆穿刺强度相关QTL,其中,位于第3染色体的*qRPR3-1*,两标记间有4个与

录用日期：2021-05-31

基金项目：河南省科技开放合作项目(162106000012)、河南省农业科学院青年国际交流基金项目

作者简介：燕树锋(1982-) ,河南汤阴人,副研究员,博士,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:sf_yan1983@126.com

刘海芳为本文通讯作者。E-mail:756238709@qq.com

细胞壁组分相关的基因[11]。房海悦等在不同种植密度下共检测到13个控制玉米茎秆穿刺强度的QTL，分布于玉米的第1、2、3、4、6、7、8、9染色体上[12]。在玉米茎粗和穗位高QTL定位方面，贾波等以苏玉16两亲本形成的$F_{2:3}$家系为材料分别定位到6、4个与穗位高和茎粗相关的QTL[13]。Yang等利用2个重组自交系群体共定位到30个穗位高相关QTL[14]。何坤辉等利用许178×K12衍生的150个重组自交系群体，共检测到8个穗位高相关QTL，分别位于第1、3、4、5、6染色体上，其中在多环境条件下均检测到位于第3染色体Bin3.05位置的QTL[15]。

多项研究表明，茎秆穿刺强度和茎粗性状与玉米品种抗倒性之间呈显著的正相关关系，穗位高性状与玉米品种抗倒性之间呈显著的负相关关系[16~18]，这些与抗倒性紧密相关的性状，可作为玉米倒伏抗性评价可靠的指标。因此，本研究利用10K SNP芯片和玉米$F_{2:3}$群体，对上述与玉米抗倒性紧密相关的性状(茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高)进行QTL定位，为玉米抗倒伏分子标记辅助选择、全基因组选择和新品种选育等提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

抗倒伏自交系KDF-1和易倒伏自交系DF-1，由河南省农业科学院粮食作物研究所提供。2014年夏，在河南省农业科学院试验基地内将2个亲本自交系杂交；2015年夏将两亲本杂交后形成的F_1自交；2016年夏将F_2群体单株编号取叶片，放置于-80℃冰箱备用，授粉期全部自交，共获得357个F_3群体种子。

便携式茎秆强度测定仪田间型(YYD-1 A)和室内型(YYD-1)均购置于浙江托普云农科技股份有限公司。

1.2 F_2基因型测定和F_3表型鉴定

2017年夏，将种子量充足的276个F_3株系按105 000 株/hm²(行距60 cm，株距16 cm)密度种植在2个地点，每个地点2次重复，重复内每个株系种植1行，完全随机排列。玉米抽雄吐丝期时，使用便携式茎秆强度测定仪测定地上第3节茎秆穿刺强度，使用数显游标卡尺测量地上第3节茎粗(直径)，玉米成熟期时测定穗位高。每行从第3株开始连续测量5株，不同地点和重复共计测量20株，求平均值作为该性状的表型值。

2018年初，将上述276个F_3株系对应的F_2单株和2个亲本自交系(KDF-1和DF-1)，共278个材料的叶片进行取样，用干冰保存并邮寄至中玉金标记(北京)生物技术股份有限公司进行10 K SNP芯片检测。

1.3 遗传图谱构建

使用10K SNP芯片对278个材料进行分析，上机操作后共获得9 433个原始SNP标记，经中玉金标记公司质控后剩余8 105个SNP标记，再去除没有染色体信息的标记后，剩余8 022个SNP标记。

使用R软件对SNP标记和F_2群体基因型进一步的筛选，并将相似度高的SNP标记合并成block标记，用来构建F_2群体遗传图谱。设置最小等位基因频率(MAF)为0.3～0.5，杂合率(Heterozygosity rate)小于0.6和缺失率(Missing rate)小于0.6等参数对SNP标记进行过滤；设置杂合率为0.2～0.7和缺失率小于0.6等参数对F_2群体基因型进行过滤；去除不连锁的SNP，并将相似率大于0.95的SNP并入1个block中；使用QTL IciMapping软件(http://www.isbreeding.net/software/?type=detail&id=18)，将block作为标记进行遗传图谱构建。

1.4 统计分析

使用SPSS软件(IBM SPSS Statistics V21.0)进行F_3群体表型性状的描述统计。使用Meta-R(Multi Environment Trail Analysis with R for Windows) Version 6.03软件，对茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高等玉米倒伏显著相关性状的广义遗传力进行分析。

$$H^2=\frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2+\sigma_{gE}^2/n+\sigma_\varepsilon^2/nr}$$

式中，σ_g^2是基因型方差；σ_{gE}^2是基因型×环境的方差；σ_ε^2是误差方差；n是环境的数量；r是重复数量。

2 结果与分析

2.1 遗传图谱和表型数据的描述统计

使用R软件程序包(相似率大于0.95的SNP并入1个block)，将质控和筛选后剩余的3 368个SNP标记，合并成221个blocks，构建了长度为1 264.41 cM的F_2群体遗传图谱，平均block标记密度为5.72 cM。利用QTL IciMapping软件，采用完备区间作图法(Inclusive Composite Interval Mapping, ICIM)，结合茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高的表型性状，分别进行QTL定位分析。

对F_3群体茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高表型性状进行分析(表1)，可知茎秆穿刺强度的均值、最小值、最大值和极差分别为40.51、32.17、52.86、20.69 N/mm²；茎粗的均值、最小值、最大值和极差分别为16.65、12.67、20.95、8.28 cm；穗位高的均值、最

小值、最大值和极差分别为77.36、57.39、110.75、53.36 cm。茎秆穿刺强度的偏度(Skewness)值为0.494和峰度值(kurtosis)为0.001，经K-S(Kolmogorov-Smirnova)检验P值=0.20>0.05，符合正态分布；茎粗的偏度值为-0.011和峰度值为0.256，经K-S检验P值=0.20>0.05，符合正态分布；穗位高的偏度值为0.111和峰度值为-0.077，经K-S检验P值=0.06>0.05，符合正态分布。

表1　F_3群体茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高性状的描述统计

Table 1　The descriptive statistics of rind penetrometer resistance, stem diameter and ear height in F_3 population

性状 Trait	均值 Mean	最小值 Min.	最大值 Max.	极差 Range	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	K-S检验P值 P value in K-S test
穿刺强度	40.51	32.17	52.86	20.69	4.29	0.494	0.001	0.20
茎粗	16.65	12.67	20.95	8.28	1.45	-0.011	0.256	0.20
穗位高	77.36	57.39	110.75	53.36	9.28	0.111	-0.077	0.06

2.2　表型数据的遗传力分析

使用Meta-R软件对F_3群体茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高性状的遗传力进行分析(表2)，可知茎秆穿刺强度的基因型方差(Genotype Variance)为8.86，基因型×环境方差(Gen×Loc Variance)为13.04，残差(Residual Variance)为12.09，遗传力(Heritability)为0.48；茎粗的基因型方差为1.17，基因型×环境方差为0.92，残差为1.92，遗传力为0.56；穗位高的基因型方差为52.75，基因型×环境方差为49.89，残差为33.97，遗传力为0.61。

表2　F_3群体茎秆穿刺强度、茎粗和穗位高性状的遗传力分析

Table 2　The heritability analysis of rind penetrometer resistance, stem diameter and ear height in F_3 population

性状 Trait	基因型方差 Genotype variance	基因型×环境方差 Gen x Loc variance	残差 Residual variance	遗传力 Heritability
穿刺强度	8.86	13.04	12.09	0.48
茎粗	1.17	0.92	1.92	0.56
穗位高	52.75	49.89	33.97	0.61

2.3　玉米茎秆穿刺强度的QTL分析

由玉米$F_{2:3}$群体茎秆穿刺强度的QTL检测结果可知(表3)，共定位到与地上第3节茎秆穿刺强度相关的QTL位点5个，分别位于第1、3、4、6、7染色体上，表型解释率范围为4.20%～9.43%，合计为29.12%。其中，Bin1.01位置检测到1个QTL，LOD值为3.79，表型解释率5.44%；Bin3.08位置检测到1个QTL，LOD值为3.03，表型解释率4.20%；Bin4.01-4.03位置检测到1个QTL，LOD值为4.60，表型解释率9.43%；Bin6.03位置检测到1个QTL，LOD值为3.24，表型解释率5.04%；Bin7.04-7.05位置检测到1个QTL，LOD值为3.63，表型解释率5.01%。

表3　玉米$F_{2:3}$群体茎秆穿刺强度的QTL检测

Table 3　The QTL detection results of rind penetrometer resistance in maize $F_{2:3}$ population

染色体 Chromosome	左标记(位置) Left marker (Position)	右标记(位置) Right marker (Position)	LOD值 LOD value	表型解释率(%) Phenotypic variation explained	加性效应 Additive effect	Bin位置 Bin location
1	C1M4 (9070373)	C1M5 (11551800)	3.79	5.44	1.21	1.01-1.01
3	C3M82 (207988840)	C3M83 (213551452)	3.03	4.20	-1.13	3.08-3.08
4	C4M86 (2195555)	C4M87 (11697284)	4.60	9.43	1.77	4.01-4.03
6	C6M132 (97684017)	C6M133 (101674444)	3.24	5.04	1.23	6.03-6.03
7	C7M162 (159037552)	C7M163 (173452567)	3.63	5.01	1.23	7.04-7.05

注：根据QTL左标记和右标记在MaizeGBD网站上查询到的bin位置，来估算该QTL的bin位置。下表同。

Note: The bin location of QTL are estimated according to the bin location of left marker and right marker in the MaizeGDB. The same below.

2.4 玉米茎粗的QTL分析

由玉米$F_{2:3}$群体茎粗性状的QTL检测结果可知(表4),共定位到与地上第3节茎粗相关的QTL位点4个,分别位于第1、2、4、8染色体上,表型解释率范围为3.72% ~10.29%,合计为24.78%;其中,Bin1.08-1.09位置检测到1个QTL,LOD值为4.14,表型解释率4.90%;Bin2.02位置检测到1个QTL,LOD值为4.81,表型解释率5.87%;Bin4.01-4.03位置检测到1个QTL,LOD值为5.36,表型解释率10.29%;Bin8.04-8.05位置检测到1个QTL,LOD值为3.14,表型解释率3.72%。

表4 玉米$F_{2:3}$群体茎粗的QTL检测

Table 4 The QTL detection results of stem diameter in maize $F_{2:3}$ population

染色体 Chromosome	左标记(位置) Left marker (Position)	右标记(位置) Right marker (Position)	LOD值 LOD value	表型解释率(%) Phenotypic variation explained	加性效应 Additive effect	Bin位置 Bin location
1	C1M26(240300269)	C1M27 (260774091)	4.14	4.90	-0.54	1.08-1.09
2	C2M39(6953651)	C2M40 (10925143)	4.81	5.87	-0.52	2.02-2.02
4	C4M86(2195555)	C4M87 (11697284)	5.36	10.29	0.72	4.01-4.03
8	C8M179 (118050940)	C8M180 (125365063)	3.14	3.72	-0.43	8.04-8.05

2.5 玉米穗位高的QTL分析

由玉米$F_{2:3}$群体穗位高性状的QTL检测结果可知(表5),共定位到与穗位高性状相关的QTL位点9个,分别位于第1、2、3、4、6、7、8、9染色体上,表型解释率范围为3.61% ~10.28%,合计为50.59%;其中,Bin1.07-1.08位置检测到1个QTL,LOD值为3.52,表型解释率3.61%;Bin1.11位置检测到1个QTL,LOD值为6.04,表型解释率6.94%;Bin2.04位置检测到1个QTL,LOD值为4.70,表型解释率4.92%;Bin3.05位置检测到1个QTL,LOD值为6.35,表型解释率6.64%;Bin4.01-4.03位置检测到1个QTL,LOD值为2.51,表型解释率4.19%;Bin6.07位置检测到1个QTL,LOD值为4.51,表型解释率4.53%;Bin7.00-7.01位置检测到1个QTL,LOD值为2.97,表型解释率5.13%;Bin8.04位置检测到1个QTL,LOD值为9.68,表型解释率10.28%;Bin9.06位置检测到1个QTL,LOD值为4.14,表型解释率4.35%。

表5 玉米$F_{2:3}$群体穗位高的QTL检测结果

Table 5 The QTL detection results of ear height in maize $F_{2:3}$ population

染色体 Chromosome	左标记(位置) Left marker (Position)	右标记(位置) Right marker (Position)	LOD值 LOD value	表型解释率(%) Phenotypic variation explained	加性效应 Additive effect	Bin位置 Bin location
1	C1M25 (216621481)	C1M26 (240300269)	3.52	3.61	2.58	1.07-1.08
1	C1M33 (289698375)	C1M34 (296802601)	6.04	6.94	-3.44	1.11-1.11
2	C2M43 (36033937)	C2M44 (43698919)	4.70	4.92	-3.17	2.04-2.04
3	C3M73 (151779912)	C3M74 (161300832)	6.35	6.64	3.52	3.05-3.05
4	C4M86 (2195555)	C4M87 (11697284)	2.51	4.19	0.55	4.01-4.03
6	C6M144 (161266171)	C6M145 (163271355)	4.51	4.53	-2.24	6.07-6.07
7	C7M148 (1580493)	C7M149 (12641500)	2.97	5.13	-3.17	7.00-7.01
8	C8M178 (110540401)	C8M179 (118050940)	9.68	10.28	4.59	8.04-8.04
9	C9M201 (142663130)	C9M202 (146802278)	4.14	4.35	2.92	9.06-9.06

3 讨 论

本研究利用玉米$F_{2:3}$群体和10 K SNP芯片,共检测到与地上第3节茎秆穿刺强度相关的QTL位点5个,分别位于第1、3、4、6、7染色体上,表型解释率范围为4.20% ~9.43%,合计为29.12%。Hu等在除第5染色体外的9条染色体上检测到9个控制玉米茎秆穿刺强度的QTL,其中,Bin1.01和Bin7.04位置的2个QTL与本研究定位区域一致。Li等在2个玉米重组自交系群体中共检测到7个茎秆穿刺强度

相关QTL,其中bin3.08位置的1个QTL与本研究定位区域一致。房海悦等在不同种植密度下共检测到13个控制玉米茎秆穿刺强度的QTL,其中Bin4.03位置的1个QTL与本研究定位区域一致,Bin6.04位置的1个QTL与本研究定位区域(Bin6.03)相近。

此外,本研究共定位到与地上第3节茎粗相关的QTL位点4个,分别位于第1、2、4、8染色体上,表型解释率范围为3.7% ~ 10.29%,共计为24.78%;共定位到与穗位高性状相关的QTL位点9个,分别位于第1、2、3、4、6、7、8、9染色体上,表型解释率范围为3.61% ~ 10.28%,共为50.59%。在玉米茎粗和穗位高QTL检测方面,贾波等以苏玉16两亲本形成的$F_{2:3}$家系为材料共定位4个与茎粗相关的QTL,其中Bin1.09位置上的1个QTL与本研究定位区域一致。Yang等利用2个重组自交系群体共定位到30个穗位高相关QTL,其中Bin3.05、Bin6.07、Bin7.00、Bin8.04位置上的4个QTL与本研究定位区域一致。何坤辉等利用许178×K12衍生的150个重组自交系群体,共检测到8个穗位高相关QTL,分别位于第1、3、4、5、6染色体上,其中Bin1.07-1.08和Bin6.07位置上的2个QTL与本研究定位区域一致。

利用高密度SNP标记进行遗传连锁图谱构建过程中,由于测序错误导致低比例基因型错误的存在或者大量冗余标记增加了图谱必要的计算条件等原因,会引起构建的遗传连锁图谱过长或者大量SNP在遗传连锁图谱上位置错误等问题。利用R软件,Chen等将100 kb物理距离内的SNP合并成1个block,构建了基于block的F_2群体遗传连锁图谱[19]。Cao等将95%相似度SNP合并成1个block,构建了基于block的DH群体遗传连锁图谱[20]。本研究使用10 K SNP芯片进行遗传连锁图谱构建过程中也同样出现了上面所述问题,因此,按照相似率大于95%进行SNP合并,最终将筛选后剩余的3 368个SNP标记,合并成221个blocks,构建了长度为1 264.41 cM的F_2群体遗传连锁图谱,平均block标记密度为5.72 cM。

王涛以玉米DH群体为材料,分别在第1、8染色体122.03 ~ 128.17和95.61 ~ 103.63 cM区段上,同时检测到控制茎秆拉弯强度和茎粗性状的QTL[21]。Ku等以紧凑型和平展型玉米自交系杂交构建的228个$F_{2:3}$家系为材料,定位到与叶夹角和叶向值相关的QTL共计25个,其中,第1染色体紧邻umc2226标记和第5染色体紧邻bnlg1287标记,均检测到同时与叶夹角和叶向值相关的主效QTL[22]。郑德波等、李清超等和Li等分别在不同群体中进行玉米株高和穗位高的QTL定位,均检测到同时与上述2个性状相关的QTL位点[23~25]。本研究以276个玉米$F_{2:3}$家系为材料,在第4染色体2.2-11.7 Mb区段上检测到同时控制地上第3节茎秆穿刺强度、地上第3节茎粗和穗位高3个性状的QTL,对上述3个性状表型变异解释率分别9.43、10.29和4.19%;在第8染色体C8M179(物理位置118 050 940 bp)标记附近检测到同时控制地上第3节茎粗和穗位高2个性状的QTL,对上述2个性状表型变异解释率分别3.71%和10.28%。上述研究结果从遗传基础上部分解释地上第3节茎秆穿刺强度、地上第3节茎粗和穗位高3个性状表型存在极显著相关关系,可为玉米抗倒相关性状的分子标记辅助选择等提供有用的信息。

参考文献:

[1] Shiferaw B, Prasanna B M, Hellin J, et al. Crops that feed the world 6. Past successes and future challenges to the role played by maize in global food security[J]. Food Security, 2011, 3: 307-327.

[2] Hill J. Environmental costs and benefits of transportation biofuel production from food and lignocellulose-based energy crops. A review [J]. Agronomy for Sustainable Development, 2007, 27: 1-12.

[3] 郭庆海 . 中国玉米主产区的演变与发展[J] . 玉米科学,2010,18(1):139-145 .
Guo Q H. The development and evolution of the major maize producing areas in China[J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(1): 139-145. (in Chinese)

[4] 肖国樱 . 亚热带区域水稻耐逆境生态育种的问题和对策[J] . 农业现代化研究,2008,29(6):692-695 .
Xiao G Y. Challenge and strategy of rice breeding for stress tolerance in subtropical regions of China[J]. Research of Agricultural Modernization, 2008, 29(6): 692-695. (in Chinese)

[5] 郭翠花,高志强,苗果园 . 花后遮阴对小麦旗叶光合特性及籽粒产量和品质的影响[J] . 作物学报,2010,36(4):673-679 .
Guo C H, Gao Z Q, Miao G Y. Effect of shading at post flowering on photosynthetic characteristics of flag leaf and response of grain yield and quality to shading in wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(4): 673-679. (in Chinese)

[6] 李树岩,刘荣花,胡程达 . 河南省夏玉米大风倒伏气候风险分析[J] . 自然灾害学报,2014,23(1):174-182 .
Li S Y, Liu R H, Hu C D. Climate risk analysis of strong wind lodging of summer maize in Henan province[J]. Journal of Natural Disasters, 2014, 23(1): 174-182. (in Chinese)

[7] 崔海岩,靳立斌,李 波,等 . 大田遮阴对夏玉米籽粒形成过程中内源激素作用的影响[J] . 应用生态学报,2014,25(5):1373-1379 .
Cui H Y, Jin L B, Li B, et al. Effects of shading on endogenous hormones regulation in kernel development of summer maize in the field [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(5): 1373-1379. (in Chinese)

[8] Hu H, Liu W, Fu Z, et al. QTL mapping of stalk bending strength in a recombinant inbred line maize population[J]. Theoretical and Ap-

plied Genetics, 2013, 126(9): 2257-2266.

[9] Thompson D L. Stalk strength of corn as measured by crushing strength and rind thickness[J]. Crop Science, 1963, 3(4): 323-329.

[10] Hu H, Meng Y, Wang H, et al. Identifying quantitative trait loci and determining closely related stalk traits for rind penetrometer resistance in a high-oil maize population[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(8): 1439-1447.

[11] Li K, Yan J, Li J, et al. Genetic architecture of rind penetrometer resistance in two maize recombinant inbred line populations[J]. BMC plant biology, 2014, 14(1): 152.

[12] 房海悦,曲文利,李毅丹,等 . 不同种植密度条件下玉米茎秆穿刺强度QTL分析[J] . 玉米科学,2017,25(1):52-56 .
Fang H Y, Qu W L, Li Y D, et al. QTL Analysis for rind penetrometer resistance(RPR) in maize under different plant densities[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(1): 52-56. (in Chinese)

[13] 贾 波,蒋思霞,邓德祥,等 . 玉米农艺性状QTL定位分析[J] . 玉米科学,2011,19(3):31-34 .
Jia B, Jiang S X, Deng D X, et al. Mapping QTL of agronomic traits in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2011, 19(3): 31-34. (in Chinese)

[14] Yang G H, Dong Y B, Li Y L, et al. Integrative detection and verification of QTL for plant traits in two connected RIL populations of high-oil maize[J]. Euphytica, 2015, 206(1): 203-223.

[15] 何坤辉,常立国,崔婷婷,等 . 多环境下玉米株高和穗位高的QTL定位[J] . 中国农业科学,2016,49(8):1443-1452 .
He K H, Chang L G, Cui T T, et al. Mapping QTL for plant height and ear height in maize under multi-environments[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(8): 1443-1452. (in Chinese)

[16] 谷利敏,乔江方,张美微,等 . 种植密度对不同耐密夏玉米品种茎秆性状与抗倒伏能力的影响[J] . 玉米科学,2017,25(5):91-97 .
Gu L M, Qiao J F, Zhang M W, et al. Effect of planting density on stalk characteristics and lodging-resistant capacity of different density-resistant summer maize varieties[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(5): 91-97. (in Chinese)

[17] 伍舒悦 . 密度、氮肥对高肥力土壤下玉米茎秆抗倒伏能力的影响[D] . 吉林大学,2018 .

[18] 徐田军,吕天放,陈传永,等 . 种植密度和植物生长调节剂对玉米茎秆性状的影响及调控[J] . 中国农业科学,2019,52(4):629-638 .
Xu T J, Lü T F, Chen C Y, et al. Effects of plant density and plant growth regulator on stalk traits of maize and their regulation[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(4): 629-638. (in Chinese)

[19] Chen Z, Wang B, Dong X, et al. An ultra-high density bin-map for rapid QTL mapping for tassel and ear architecture in a large F_2 maize population[J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 433.

[20] Cao S, Loladze A, Yuan Y, et al. Genome-wide analysis of tar spot complex resistance in maize using genotyping- by- sequencing SNPs and whole-genome prediction[J]. The Plant Genome, 2017, doi: 10.3835/plantgenome, 2016(10): 99.

[21] 王 涛 . 玉米IBM群体抗倒伏相关性状的QTL分析[D] . 四川农业大学,2015 .

[22] Ku L X, Zhao W M, Zhang J, et al. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize(*Zea mays* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121(5): 951-959.

[23] 郑德波,杨小红,李建生,等 . 基于SNP标记的玉米株高及穗位高QTL定位[J] . 作物学报,2013,39(3):549-556 .
Zheng D B, Yang X H, Li J S, et al. QTL identification for plant height and ear height based on SNP mapping in maize(*Zea mays* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(3): 549-556. (in Chinese)

[24] 李清超,李永祥,杨钊钊,等 . 基于多重相关RIL群体的玉米株高和穗位高QTL定位[J] . 作物学报,2013,39(9):1521-1529 .
Li Q C, Li Y X, Yang Z Z, et al. QTL mapping for plant height and ear height by using multiple related RIL populations in maize[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(9): 1521-1529. (in Chinese)

[25] Li H, Yang Q, Fan N, et al. Quantitative trait locus analysis of heterosis for plant height and ear height in an elite maize hybrid Zhengdan958 by design III[J]. BMC Genetics, 2017, 18(1): 36.

(责任编辑:朴红梅)