文章编号：1005-0906(2017)06-0001-07 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20170601

玉米株高和穗位高的全基因组关联分析

李 凯[1],张晓祥[1],管中荣[2],沈亚欧[1],潘光堂[1]
(1.四川农业大学玉米研究所,成都 611130; 2.重庆渝东南农业科学院,重庆 408000)

摘 要：以360份具有广泛遗传变异的玉米自交系为试验材料,分别在四川崇州、洪雅、雅安和云南西双版纳4个地点,利用44 569个SNP标记对玉米株高、穗位高进行全基因组关联分析。结果表明,在不同环境下,株高和穗位高的表型均符合正态分布,且二者呈极显著的正相关关系。采用混合线性模型MLM在全基因组范围内对控制株高和穗位高的SNP进行挖掘,共检测到6个与株高显著关联的SNP位点,解释表型变异的14.26%;检测到18个与穗位高显著关联的SNP位点,解释表型变异的12.62%。在四川洪雅和雅安两个环境中检测到1个与株高相关稳定的SNP,该位点关联到的基因与细胞氨酰生物合成有关,推测其可能参与生长素合成,进而调控茎秆节间长。

关键词：玉米;株高;穗位高;SNP;全基因组关联分析
中图分类号：S513.035.3 **文献标识码**：A

Genome-wide Association Analysis of Plant Height and Ear Height in Maize

LI Kai[1], ZHANG Xiao-xiang[1], GUAN Zhong-rong[2], SHEN Ya-ou[1], PAN Guang-tang[1]
(1. *Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu* 611130;
2. *Chongqing Yudongnan Academy of Agricultural Sciences, Chongqing* 408000, China)

Abstract: A total of 360 maize inbred lines with widely genetic variation were subjected to investigation of plant height and ear height under different environments including Chongzhou, Hongya, Ya'an, and Xishuangbanna. Combined the phenotypes, 44 569 SNP makers were used for genome-wide association analysis. The results showed that, the phenotypic values for both the traits displayed normal distributions, and a significantly positive correlation was observed between plant height and ear height in each of the environments. Under four environments, a total of 6 and 18 SNP loci were detected for plant height and ear height by the model of MLM, respectively, which explained up to 14.26% and 12.62% of phenotypic variation. Among them, a common plant height SNP was detected in both Hongya and Ya'an, which was associated with the candidate gene GRMZM2G101463. The gene participates in biosynthesis of and Auxin, regulating internode length of maize stem.

Key words: Maize; Plant height; Ear height; SNP; Genome-wide association analysis

玉米是重要的粮食作物,不断提高玉米产量是育种工作者面临的重要任务和挑战。美国玉米研究与生产的成功经验表明,增加种植密度是提高产量最现实可行的举措[1,2]。密植、机械化生产是玉米生产发展的总体趋势[3]。穗位过高易造成植株倒伏,过低则不利于光合产物向穗部的有效运转[4]。郑雷[5]等发现,植株过高会造成种植密度下降,不抗倒伏,收获质量降低;过矮则会影响整个群体生物量和生长结构。因此,为适当提高玉米种植密度并保证一定的抗倒伏性以及抗病虫害能力从而在总体上提高玉米产量,有必要研究玉米株高和穗位高的遗传结构。

有研究表明,株高和穗位高是由多基因控制的数量性状,大部分数量性状位点(QTL)效应值较小,只有少数QTL表现为主效但易受环境的影响[6,7]。张志明等[8]利用149对SSR引物检测到了8个株高QTL和3个穗位高QTL,分别位于第2、3、4、5、8染色体上。由于作图群体、分析方法以及自然环境的差异,经常会造成QTL定位区间过大或区间重叠等现象。随着新一代分子标记技术和关联分析方法的发展,对株高、穗位高的研究也深入到了基因水平上。

收稿日期：2017-09-18
基金项目：高产转基因玉米新品种培育项目(216ZX08003003)
作者简介：李 凯(1993-),男,硕士,从事玉米遗传育种研究。
Tel:18224053947 E-mail:1095714923@qq.com
潘光堂为本文通讯作者。E-mail:pangt1956@163.com

Feng等[9]在第3染色体上检测到了一个株高主效QTL，并且关联到了调控赤霉素合成的基因*Zm-GA3ox2*。Xing等[10]用4个F_2群体将一个株高主效QTL qph1定位于第1染色体上的1.6 KB区间内。Li等[11]在5个环境下对RIL群体进行株高QTL分析，定位了14个能稳定遗传的株高QTL。

近年来，利用来源广泛、遗传多样性丰富的自然群体进行全基因组关联分析(Genome-wide association study，GWAS)成为热点。GWAS具有高分辨率、高通量的优势，有利于鉴定现有种质资源中的有利等位基因[12]，该分析方法可直接利用基因本身或基因附近微小区域与性状表型相关联的分子标记来实现基因的精细定位。单核苷多态性(SNP)标记在基因组中具有遗传稳定、多态性丰富等特点，可以满足全基因组关联分析对于大样本、高密度标记的要求[13]，能够在很大程度上提高关联分析的统计效力。

本研究以来源广泛的360份自交系材料为试验材料，选择在中国西南地区进行一年4点种植，对不同环境下自然群体的株高和穗位高进行表型和遗传分析，阐述不同环境下株高和穗位高的遗传规律。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

本研究所选用的基础材料是由来源于美国、墨西哥和我国本土的360份自交系构成的全基因组关联分析群体。将该群体分别于2016年云南西双版纳州与四川崇州、雅安以及洪雅4个环境下种植。自交系采取开放授粉的方式，待完全成熟后，每个家系选取10个植株，测量其株高和穗位高。玉米株高是指从雄穗主轴顶端到地面的距离；穗位高指的是果穗第1着生节至地面的距离。

1.2 表型数据分析

采用Microsoft Excel 2007和IBM SPSS Statistics 20.0软件对表型数据进行数据整理和分析，计算不同环境下各个性状的平均值、标准差、变异范围、偏度和峰度，并进行方差分析。本研究采用Illumina公司开发的MaizeSNP50芯片，去除杂合率大于20%、最小等位基因频率小于5%和缺失大于20%的SNP之后，筛选出44 569个高质量的SNP标记。利用TASSEL 5.0软件中的MLM模型进行全基因组关联分析。

2 结果与分析

2.1 表型分析

表1 不同环境下株高和穗位高的群体特征

Table 1 Population characteristics of plant heights and ear heights in different environments cm

性状 Trait	株高 Plant height				穗位高 Ear height			
	西双版纳	崇州	雅安	洪雅	西双版纳	崇州	雅安	洪雅
平均数	175.295	183.221	200.356	195.951	61.731	59.395	77.154	69.263
方差	476.874	532.472	576.323	676.487	193.578	167.458	346.657	301.322
标准差	21.837	23.075	24.007	26.009	13.913	12.941	18.619	17.359
偏度	0.027	0.038	0.238	−0.154	0.078	0.282	0.236	0.213
峰度	−0.423	0.118	0.335	−0.046	−0.214	0.304	0.056	0.110
最大值	237.383	246.500	280.694	269.000	101.188	102.125	130.313	126.844
最小值	124.333	117.357	143.250	125.450	24.679	25.444	36.786	31.417

表2 不同环境下株高和穗位高的相关性

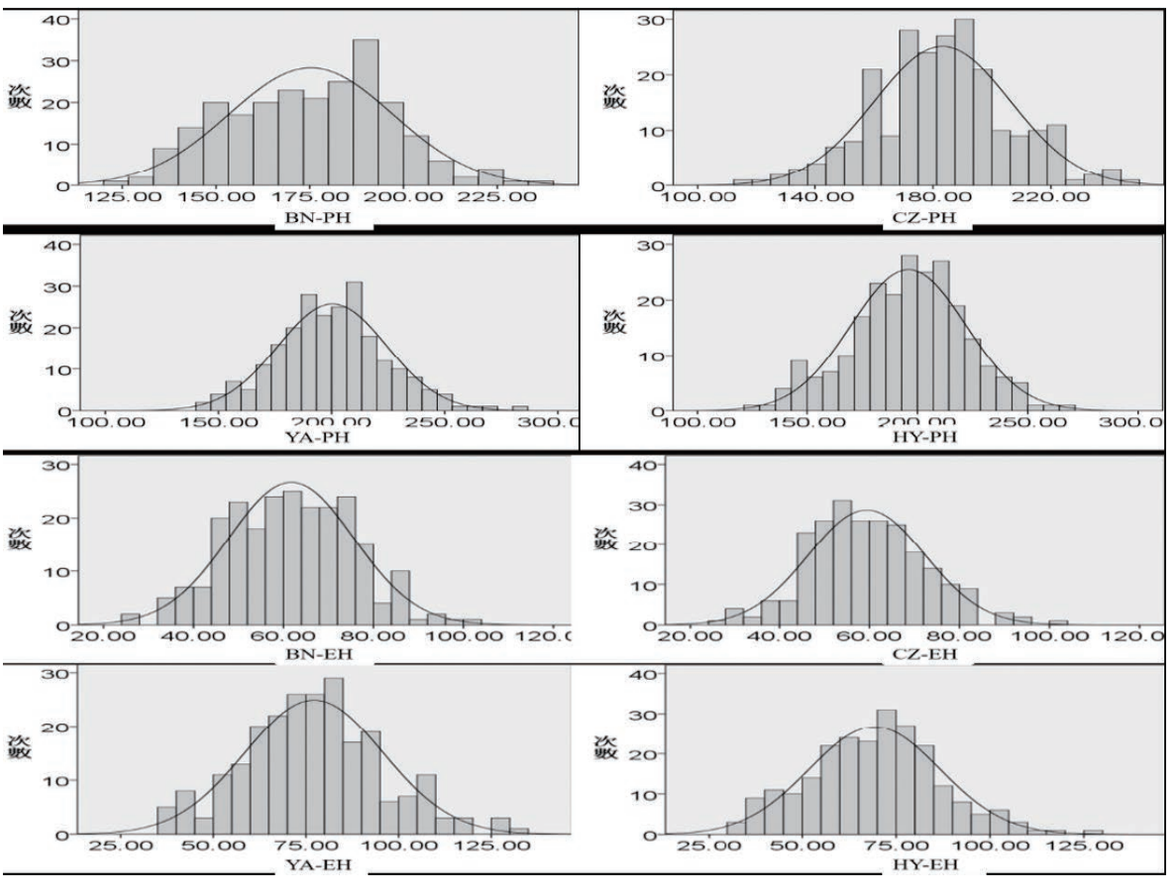
Table 2 Correlation of plant and ear heights in different environments

环境 Environment	相关系数 Correlation coefficient
西双版纳	0.788**
崇州	0.590**
洪雅	0.761**
雅安	0.772**

注：**为0.01水平下差异显著。下表同。

Note: ** indicated significantly different at 0.01 level. The same below.

结果所示,株高和穗位高在群体内家系间差异较大,不同环境下表型差异明显,总体上表现为从西双版纳、崇州、洪雅到雅安逐渐增加的趋势。由表1可知,株高和穗位高在不同环境下的偏度和峰度均在-1～1。从图1来看,性状分布曲线基本符合正态分布,表现为数量性状特征,说明株高、穗位高的遗传受多基因控制。在4个环境下,株高与穗位高均表现出极显著的正相关性,相关系数在0.590～0.788(表2)。



注:BN为西双版纳;CZ为崇州;YA为雅安; HY为洪雅。PH为株高;EH为穗位高。

Note: BN为西双版纳;CZ为崇州;YA为雅安; HY为洪雅。PH为株高;EH为穗位高。

图1　不同环境下各性状频率分布图

Fig.1　The distribution of all traits in different environments

2.2　方差分析

使用SPSS Statistics 20.0对群体株高和穗位高在不同环境下的表型数据进行方差分析,检测环境、基因型、环境与基因型互作对各性状的影响(表3)。该群体的株高和穗位高在环境、基因型、环境与基因型互作效应均表现为极显著差异,说明这两个性状受基因型、环境、环境与基因型互作效应影响比较明显。株高的广义遗传力为70.72%,说明在株高遗传中,基因型所占比例较大;穗位高的广义遗传力仅为57.82%,说明穗位高受环境影响较大,需要在实际育种过程中注意环境条件的变化。

2.3　关联分析

本研究采用Tassel 5.0中的MLM模型,结合44 569个高质量SNP标记,对360份玉米自交系的株高和穗位高进行全基因组关联分析,总共检测到了24个SNP位点,结果见图2和表4。检测到6个株高SNP位点,分别是PZE-105165920、PZE-105108264、PZE-105165920、SYN6007、PZE-105025237、PZE-105120411,均位于第5染色体上,影响效应最大的为PZE-105165920(R^2=0.129 9)。检测到18个影响穗位高的SNP位点,分别位于除第5染色体外其余9条染色体上。以第3染色体最多,共6个SNP位点;其次为第9染色体,有3个SNP位点;其余染色体分别只有1～2个SNP位点,说明穗位高的遗传因素十分复杂,但因为R^2数值较小,因此,可能这些SNP关联到的基因均为微效基因,说明穗位高更易受环境

影响。另外,此次分析并未检测到在第5染色体上有影响穗位高的相关SNP,株高与穗位高的SNP并未重叠,有可能是因为表型数据缺失较大造成的实验误差,也有可能是因为影响株高的基因与影响穗位高的基因出现了互作效应。

表3 株高和穗位高方差分析

Table 3 Analysis of Variance for plant and ear heights

来 源 Source	株 高 Plant height	穗位高 Ear height
校正模型	1 209 704.50**	471 229.50**
基因型	491 123.16**	152 519.03**
环 境	171 181.25**	87 046.59**
基因型环境互作	545 438.75**	230 353.89**
误 差	204 743.81	185 858.36
总 计	1 414 448.25	657 087.88
H^2(%)	70.72	57.82

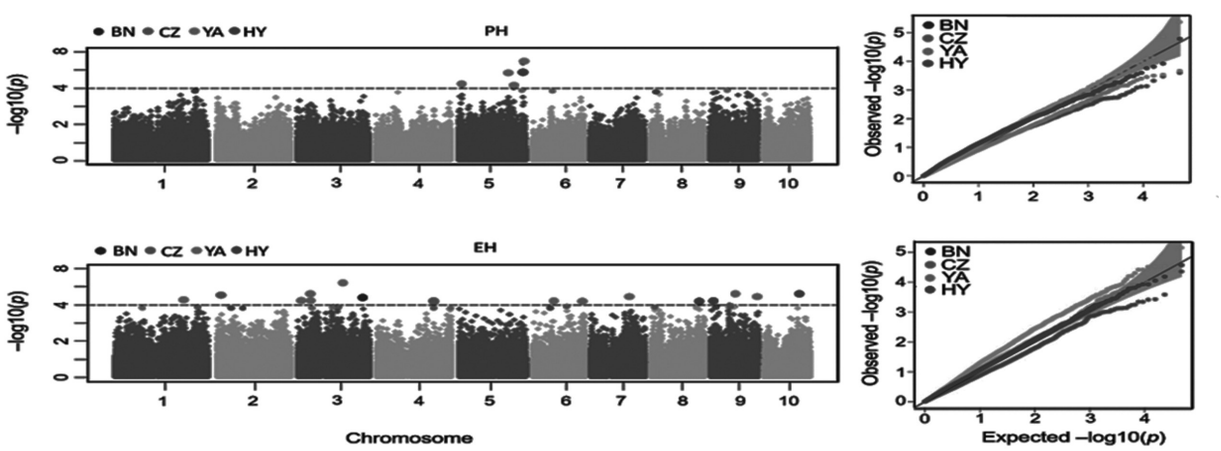


图2 MLM模型下不同环境的GWAS分析结果

Fig.2 The GWAS results of different environment condition under MLM model

表4 不同环境下影响玉米株高和穗位高的SNP

Table 4 SNPs affecting plant height(PH) and ear height(EH) in different environments

环 境 Environment	性 状 Trait	SNP标记 SNP Marker	染色体 Chromosome	位 置 Locus	Bin	*P*值 *P* value	R^2
西双版纳	穗位高	SYN32392	3	212194737	bin3.08	0.000 044 3	0.105 7
崇 州	穗位高	SYN11386	2	9985308	bin2.02	0.000 028 2	0.108 9
	穗位高	PZE-104106315	4	182583576	bin4.08	0.000 083 8	0.095 7
	穗位高	PZE-104106325	4	182594132	bin4.08	0.000 083 8	0.095 7
洪 雅	穗位高	PZE-108104692	8	159792420	bin8.06	0.000 089 8	0.095 1
	穗位高	SYN20003	9	8954555	bin9.01	0.000 065 2	0.099 3
	穗位高	PZE-110059260	10	113356929	bin10.04	0.000 026 5	0.112 7
洪 雅	株 高	PZE-105165920	5	209694832	bin5.07	0.000 016 4	0.115 6
雅 安	穗位高	PZE-101177457	1	222399974	bin1.07	0.000 050 3	0.104 7
	穗位高	SYN31586	3	143004803	bin3.05	0.000 007 01	0.126 2
	穗位高	SYN795	3	42542519	bin3.04	0.000 030 5	0.106 3
	穗位高	PZE-103043451	3	42253486	bin3.04	0.000 030 7	0.106 3
	穗位高	PZE-103043664	3	42906473	bin3.04	0.000 061 6	0.098 8

续表4　Continued 4

环境 Environment	性状 Trait	SNP标记 SNP Marker	染色体 Chromosome	位置 Locus	Bin	*P*值 *P* value	R^2
雅安	穗位高	PZE-103014729	3	7959095	bin3.02	0.000 063 8	0.099 2
	穗位高	PUT-163a-60339740-2390	6	157024972	bin6.06	0.000 079 6	0.104 6
	穗位高	PZE-106026938	6	63239611	bin6.01	0.000 095 9	0.094 2
	穗位高	SYN25079	7	124570321	bin7.02	0.000 038 4	0.105 2
	穗位高	PZE-109046118	9	79119114	bin9.03	0.000 029 9	0.108 1
	穗位高	PZE-109109509	9	150234107	bin9.07	0.000 038 5	0.105 0
雅安	株　高	PZE-105165920	5	209694832	bin5.07	0.000 004 25	0.129 9
	株　高	PZE-105108264	5	164842617	bin5.04	0.000 014	0.142 6
	株　高	SYN6007	5	179010539	bin5.05	0.000 074 6	0.098 5
	株　高	PZE-105025237	5	12648052	bin5.02	0.000 080 2	0.079 0
	株　高	PZE-105120411	5	176984485	bin5.05	0.000 099 5	0.094 3

2.4　候选基因分析

对关联分析得到的显著关联的SNP位点进行整理统计后,将显著相关SNP的60 bp源序列,比对B73的参考序列Ref Gen-v2之后,得到13个候选基因,其中,9个基因具有注释功能,即bZIP转录因子(bZIP transcription factor 1)、光系统Ⅰ积累(Accumulation of photosystem one1)、核孔锚蛋白相关(Nuclear-pore anchor)、BTB/POZ家族成员(BTB/POZ domain-containing protein)、丝氨酸/苏氨酸类受体激酶(Receptor-like serine/threonine-protein kinase SD1-8)、线粒体DNA旋转酶(DNA gyrase subunit B mitochondrial)、亚硫酸还原酶(Sulfite reductase1)、糖肌醇磷脂-锚固蛋白(LysM domain-containing GPI-anchored protein 1)、甘油磷酸二酯酶(Glycerophosphodiester phosphodiesterase GDPDL3)。

3　结论与讨论

玉米的株高和穗位高是影响玉米产量的重要性状,这两个性状表现受基因型、环境以及基因型×环境互作等多种因素的综合影响[14]。因此,深入挖掘影响株高和穗位高的功能性SNP位点可以用于作物群体改良、商业化品种选育等[15]。

国内外学者对株高和穗位高已经有大量研究报道,截止到目前,总共定位了319个株高QTL和43个穗位高QTL。因为不同研究人员使用的群体类型和群体大小不同,所得到的QTL也不尽相同。李浩川等[16]利用161个双单倍体构成的群体定位到了7个株高QTL和11个穗位高QTL。Li等[17]利用RIL群体定位到一个穗位高QTL。本研究利用4环境2重复的性状平均值在GWAS群体内检测到6个株高SNP和18个穗位高SNP。从结果来看,一方面各环境检测到的SNP差异较大,如西双版纳只检测到1个穗位高SNP,而雅安发现了11个穗位高SNP与5个株高SNP,表现出明显的环境特异性,这可能是因为株高和穗位高是受多基因控制的数量性状,易受到环境的影响;另一方面也说明雅安比西双版纳更有利于该群体株高、穗位高表型的展现,这和观察到的表型值从西双版纳、崇州、洪雅到雅安依次递增的趋势是相符的。此外,株高SNP集中位于第5染色体上,穗位高SNP位于除第5染色体之外,这可能是由于穗位高SNP对株高SNP存在一定的抑制作用,这导致对后者的检测可能出现一些假阴性现象[18]。本研究中*P*值负对数的阈值设为4,而有些株高SNP位点的值在3.9附近,与阈值十分接近,可能是由于被位于同一位点的穗位高SNP所抑制而未被测出。

与前人的QTL定位结果相比,本研究鉴定了一些位于QTL区段的SNP位点。Tang等[19]、Weng等[20]在bin5.05定位到了株高QTL,本研究在该区段内也检测到了一个株高SNP(SYN6007);杨晓军[21]在第5染色体上检测到了很多贡献率较大的株高QTL区段,说明这是控制株高的重要区域。贾波[22]、刘晓阳[23]分别在bin3.05、bin10.04定位到了穗位高QTL,本研究也同样发掘了位于这两个区间内的SNP。此外,Pan等[24]分别在bin3.05、bin6.06、bin7.02等区段定位到了株高QTL,本研究也在相同区段内鉴定到了穗位高SNP,这些位点与以上QTL物理位置十分接近,推测这些位置可能存在同时控制株高和穗位高的基因,说明株高和穗位高遗传存在一定的连锁现象。另外,本研究在洪雅和雅安两个环境下检测到了同一个SNP位点(PZE-105165920),贡献率分别

为0.115 6和0.129 9。以上这些控制株高、穗位高的共性SNP将为解析株高、穗位高的遗传基础提供有力的理论依据。

在得到的SNP中，共关联到13个候选基因，其中，2个基因研究比较充分，SYN32392关联的基因为转录因子bZIP1，该基因影响胚发育时期的脱落酸形成和积累，内源ABA可使胚正常发育成熟以及抑制过早萌发，外源ABA能促进某些特殊贮藏蛋白质的形成；如缺乏ABA，这些胚不能合成这些蛋白质，或者形成很少[25]。SYN11386关联的基因为光合系统I，参与叶绿体NAD(P)H脱氢酶复合体积累。该复合体参与了光系统I的循环电子途径和叶绿体的呼吸作用，为二氧化碳同化提供额外ATP[26]。整体来看，这些基因参与了生物大分子代谢、光合作用等生物过程。在雅安和洪雅环境下检测到的同一个SNP位点关联到的基因为GRMZM2G101463，其功能与细胞氨酰生物合成有关，推测该基因可能与生长素合成相关，进而调控茎秆节间长。

穗高系数是把株高和穗位高联系起来的一个重要性状，指果穗在茎秆上着生的相对位置，其数值等于株高与穗位高的比值。恰当的穗高系数对于提高玉米产量、增强耐密性和抗倒伏性具有显著影响。汤国民[27]指出，穗高系数与穗长、行粒数、千粒重、产量呈正相关，与穗行数、穗粗呈负相关，因此，它可作为高产玉米杂交种的选育指标。一般认为，穗位高约为株高的二分之一，即穗高系数约等于2。在本研究中，多个自交系在多个环境中的穗高系数均大于2，如F19；另外，一些自交系的穗高系数小于2，如SCML2031。在之后研究中，应对这些极端材料自交系予以重视，在一年多点或多年多点的基础上，通过关联分析和QTL精细定位等技术手段，进一步发掘影响株高与穗位高的SNP，以关联到目的基因，并分析目的基因的功能与结构。

参考文献：

[1] Duvick D N. Genetic progress in yield of the United States maize (*Zea mays* L.)[J]. Maydica, 2005, 50(3): 193-202.

[2] Mansfield B D, Mumm R H. Survey of plant density tolerance in U.S. maize germplasm[J]. Crop Science, 2014, 54(1): 157-173.

[3] 李少昆，王克如，谢瑞芝，等 . 实施密植高产机械化生产实现玉米高产高效协同[J] . 作物杂志，2016(4)：1-6 .
Li S K, Wang K R, Xie R Z, et al. Implementing higher population and full mechanization technologies to achieve high yield and high efficiency in maize production[J]. Crops, 2016(4): 1-6. (in Chinese)

[4] 胡德升，谢旭东，张向歌，等 . 利用单片段代换系测交群体定位玉米株高和穗位高的杂种优势位点[J] . 河南农业大学学报，2016，50(1)：8-13 .
Hu D S, Xie X D, Zhang X G, et al. Heterotic loci detection for plant height and ear height in maize using CSSLs test population[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2016, 50(1): 8- 13. (in Chinese)

[5] 郑 雷，周 羽，曾 兴，等 . 玉米株高QTL定位研究进展[J] . 作物杂志，2016(2)：8-13 .
Zheng L, Zhou Y, Zeng X, et al. QTL mapping of plant height in maize[J]. Crops, 2016(2): 8-13. (in Chinese)

[6] Robertson D S. A possible technique for isolating genic DNA for quantitative traits in plants[J]. Journal of Theoretical Biology, 1985, 117(1): 1-10.

[7] Jensen J. Estimation of recombination parameters between a quantitative trait locus(QTL) and two marker gene loci[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1989, 78(5): 613-618.

[8] 张志明，赵茂俊，荣廷昭，等 . 玉米SSR连锁图谱构建与株高及穗位高QTL定位[J] . 作物学报，2007，33(2)：341-344 .
Zhang Z M, Zhao M J, Rong T Z, et al. SSR Linkage map construction and QTL identification for plant height and ear height in maize [J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(2): 341-344. (in Chinese)

[9] Teng F, Zhai L H, Liu R X, et al. ZmGA3ox2, a candidate gene for a major QTL, qPH3.1, for plant height in maize[J]. Plant Journal, 2013, 73(3): 405-416.

[10] Xing A Q, Gao Y F, Ye L F, et al. A rare SNP mutation in Brachytic2 moderately reduces plant height and increases yield potential in maize[J]. Journal Of Experimental Botany, 2015, 66(13): 3791-3802.

[11] Li H J, Yang Q S, Fan N 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): 1-14.

[12] 陈广凤，陈建省，田纪春 . 小麦株高相关性状与SNP标记全基因组关联分析[J] . 作物学报，2015，41(10)：1500-1509 .
Chen G F, Chen J S, Tian J C, et al. Genome-Wide association analysis between snp markers and plant height related traits in wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(10): 1500-1509. (in Chinese)

[13] 曲娟娟，于 敏，董 蕾，等 . SNP在动植物遗传育种中的应用[J] . 东北农业大学学报，2011，42(12)：9-13 .
Qu J J, Yu M, Dong L, et al. Applications of SNP in animal and plant genetic breeding[J].Journal of Northeast Agricultural University, 2011, 42(12): 9-13. (in Chinese)

[14] Zhang Y, Li Y X, Wang Y, et al. Stability of QTL across environments and QTL- by- environment interactions for plant and ear height in maize[J]. Agricultural Sciences in China, 2010, 9(10): 1400-1412.

[15] 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)

[16] 李浩川，陈 琼，杨继伟，等 . 基于双单倍体群体的玉米株高和穗位高QTL分析[J] . 河南农业大学学报，2016，50(2)：161-166 .
Li H C, Chen Q, Yang J W, et al. QTL analysis of plant and ear height by using DH population in maize[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2016, 50(2): 161-166. (in Chinese)

[17] Li Z Q, Zhang H M, Wu X P, et al. Quantitative trait locus analysis for ear height in maize based on a recombinant inbred line population[J]. Genet Mol Res, 2014, 13(1): 450-456.

[18] 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)

[19] Tang J H, Teng W T, Yan J B, et al. Genetic dissection of plant height by molecular markers using a population of recombinant inbred lines in maize[J]. Euphytica, 2006, 155(1-2): 117-124.

[20] Weng J F, Xie C X, Hao Z F, et al. Genome-Wide association study identifies candidate genes that affect plant height in Chinese elite maize(*Zea mays* L.) inbred lines[J]. PLoS ONE, 2011, 6(12): 29229.

[21] 杨晓军,路　明,张世煌,等 . 玉米株高和穗位高的QTL定位[J] . 遗传,2008,30(11):1477-1486 .
Yang X J, Lu M, Zhang S H, et al. QTL mapping of plant height and ear position in maize(*Zea mays* L.)[J]. Hereditas, 2008, 30(11): 1477-1486. (in Chinese)

[22] 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)

[23] 刘晓阳,卫晓轶,陈　浩,等 . 玉米主要植株性状的杂种优势位点分析[J] . 中国农业科学,2017,50(7):1179-1188 .
Liu X Y, Wei X Y, Chen H, et al. Identification of heterotic loci for plant traits using chromosomal segment substitution lines test population in maize[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(7): 1179-1188. (in Chinese)

[24] Pan Q, Xu Y, Li K, et al. The genetic basis of plant architecture in 10 maize recombinant inbred line populations[J]. Plant Physiol, 2017, 00709.

[25] Nieva C, Busk P, Domínguez-Puigjaner E, et al. Isolation and functional characterisation of two new bZIP maize regulators of the ABA responsive gene rab28[J]. Plant Molecular Biology, 2005, 58 (6): 899-914.

[26] Watkins Kenneth P, Rojas Margarita, Friso Giulia, et al. APO1 promotes the splicing of chloroplast group II introns and harbors a plant- specific zinc- dependent RNA binding domain[J]. The Plant Cell, 2011, 23(3): 1082-1092.

[27] 汤国民,龙丽萍,夏德君,等 . 玉米穗高系数对产量性状的影响[J] . 莱阳农学院学报,2002,19(2):95-97 .
Tang G M, Long L P, Xia D J, et al. Effect of the spike position height coefficient on yield characteristics in maize[J]. Journal of Laiyang Agricultural College, 2002, 19(2): 95-97. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)