

## 玉米穗高系数的遗传分析与 QTL 定位研究

蒋锋<sup>1</sup> 刘鹏飞<sup>1</sup> 王汉宁<sup>2</sup> 张金凤<sup>1</sup> 王晓明<sup>1</sup>

(1. 仲恺农业工程学院 农学院, 广州 510225; 2. 甘肃农业大学 农学院, 兰州 730070)

**摘要** 选用穗高系数有显著差异的甜玉米自交系 T14 和 T4 为亲本配制杂交组合, 用主基因+多基因混合遗传模型和  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  共 6 个世代联合分析的方法对穗高系数性状进行分析; 以 330 个  $F_2$  单株为分离作图群体, 用复合区间作图法在  $F_2$  和  $F_{2,3}$  家系中检测穗高系数 QTL。通过研究玉米穗高系数的遗传模式和 QTL 定位, 为玉米高产、耐密和抗倒伏育种提供有价值的理论依据。结果表明: 玉米穗高系数受 1 对加性主基因+加性-显性多基因控制, 在各个分离世代都以主基因遗传为主。在  $F_2$  群体和  $F_{2,3}$  家系中分别定位到 4 个和 6 个穗高系数 QTL; 其中有 3 个 QTL 在  $F_2$  群体和  $F_{2,3}$  家系中均可被检测到。检测到的高贡献率的主效 QTL 都集中在第 1 染色体上, 形成 1 个明显的穗高系数 QTL 集中区, 这一结果与 1 对主基因的遗传模型相吻合。试验得出的玉米穗高系数的遗传模式和 QTL, 可为加快高产、耐密和抗倒伏育种进程及实现分子标记辅助选择提供有力的研究基础。

**关键词** 玉米; 穗高系数; 遗传模型; QTL

中图分类号 S 513

文章编号 1007-4333(2011)04-0009-07

文献标志码 A

## Genetic analysis and QTL mapping for ear height coefficient in corn

JIANG Feng<sup>1</sup>, LIU Peng-fei<sup>1</sup>, WANG Han-ning<sup>2</sup>, ZHANG Jin-feng<sup>1</sup>, WANG Xiao-ming<sup>1</sup>

(1. College of Agronomy, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China;

2. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

**Abstract** To obtain the theoretical basis for breeding high yield and lodging-resistant corn under high density cultivation condition, genetic model and mapping for corn ear-height-coefficiency (EHC) was investigated. Cross combination was designed by selecting two sweet corn inbred (T14 and T4) with significantly different EHC. Genetic segregation analysis for EHC was evaluated using major gene-polygene mixed inheritance models and joint analysis of  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $B_1$ ,  $B_2$  and  $F_2$  populations. A genetic mapping population of 330  $F_2$  individuals was used to establish QTL for EHC with the screening method of composite interval mapping (CIM). EHC of T14 was controlled by a major additive gene and some additive-dominant polygenes, and inheritance of the major gene was dominant. Four QTLs were identified in  $F_2$  population and six in  $F_{2,3}$ . Moreover, three QTLs were detected in both  $F_2$  and  $F_{2,3}$ . The genetic model of one major gene is consistent with QTL mapping result that QTL with high contribution rate for EHC was clustered simultaneously on chromosome 1. The genetic mode and major QTL for EHC from this study may improve the efficiency of high yield and lodging resistance breeding and molecular marker-assisted selection (MAS) under high density cultivation condition.

**Key words** corn; ear height coefficient; genetic model; QTL

在玉米育种中, 株高和穗位高是影响玉米产量、耐密性、抗倒伏性及生态适应性的重要农艺性状。近年来, 为增加玉米单位面积的种植密度, 提高产量和抗倒伏性, 玉米株高和穗位高的研究受到育种者的高度关注。对株高和穗位高的遗传及 QTL 定位

已有较多报道<sup>[1-8]</sup>。但株高和穗位高是同一植株的两个性状, 追求单个性状的正面影响往往导致另一性状的限制作用或带来不利影响<sup>[9]</sup>。只有将二者合理搭配才能形成理想株型, 提高产量、耐密性和抗倒伏性。穗高系数是把株高和穗位高联系起来的一个

收稿日期: 2010-12-07

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2007BAD52B08); 广州市科技支撑计划项目(2008Z1-E541)

第一作者: 蒋锋, 讲师, 博士, 主要从事玉米遗传育种研究, E-mail: breakthrough@139.com

通讯作者: 王晓明, 教授, 主要从事玉米遗传育种研究, E-mail: wxm1724@sina.com

重要性状,是指果穗在茎秆上着生的相对位置,其数值等于穗位高与株高的比值<sup>[10]</sup>。研究穗高系数遗传规律及其分子基础,可以有针对性地制定育种方案,对玉米育种具有重要的现实意义。目前国内外学者对玉米穗高系数遗传研究的报道较少,而对于穗高系数的分子标记定位研究尚未见报道。

本研究应用2个穗高系数有显著差异的甜玉米自交系杂交组合的多个世代,采用主基因+多基因混合遗传模型和6个世代( $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$ 和 $F_2$ )联合分析的方法对玉米穗高系数各遗传参数值进行估计并应用复合区间作图法检测控制穗高系数的QTL,旨在为玉米高产、耐密及抗倒伏育种提供理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试材料与田间试验

供试亲本 T14 和 T4 是由仲恺农业工程学院农学院玉米研究组经多年严格自交选育的甜玉米自交系,两亲本穗高系数差异极显著( $P < 0.01$ ) (表 1)。

2008 年上半年,在仲恺农业工程学院钟村教学农场选取土壤肥力均匀一致的田块以 T14( $P_1$ )和 T4( $P_2$ )为亲本作杂交。2008 年下半年,将产生的  $F_1$  自交获得  $F_2$  群体,同时将  $F_1$  与 T14 和 T4 回交获得  $B_1$  和  $B_2$  群体。2009 年上半年,同时种植该组合的  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  代材料,严格控制行长(450 cm)、行距(60 cm)和株距(30 cm),1次重复,四周设置保护行,于成株期调查各株玉米穗高系数;另种1份  $F_2$ ,调查穗高系数,并将  $F_2$  单株自交获得  $F_{2;3}$  家系种子。2009 年下半年,种植  $F_{2;3}$  家系,每家系种植 16 株,于成株期调查各家系材料穗高系数,取平均值用以检测  $F_{2;3}$  家系穗高系数 QTL。

### 1.2 DNA 分子标记试验设计

采用 Paterson 等<sup>[11]</sup>的方法提取所研究杂交组合各亲本、 $F_1$  和  $F_2$  群体植株的 DNA。根据 Wang 等<sup>[12]</sup>的玉米高多态性 SSR 引物及已发表的玉米连锁遗传图谱<sup>[13-16]</sup>设计引物,检测 T14 和 T4 基因组之间的多态性,以  $F_2$  为作图群体构建遗传连锁图谱。SSR 引物由上海 Sangon 公司合成,参照张军的方法进行 PCR 扩增、产物电泳和银染<sup>[17-18]</sup>。

### 1.3 数据分析与 QTL 检测

应用主基因+多基因混合遗传模型结合多世代联合分析的方法对 T14×T4 组合的  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $F_1$ 、 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  成株期穗高系数进行分析。通过比较各

选模型的极大似然值(MLV)、AIC 值和每个世代的 5 个适合性检测统计量( $U_1^2$ 、 $U_2^2$ 、 $U_3^2$ 、 $W^2$  和  $D_n$ )的值,确定最佳遗传模型,应用最小二乘法估算出一阶遗传参数和二阶遗传参数<sup>[19-20]</sup>。

用 JoinMap3.0 软件分析标记间的连锁关系,构建分子遗传图谱<sup>[21]</sup>。采用 Windows QTLs Cartographer 2.5 结合复合区间作图法在  $F_2$  和  $F_{2;3}$  家系中检测穗高系数 QTL<sup>[22-23]</sup>。通过 1 000 次随机抽样确定 LOD 阈值。

## 2 结果与分析

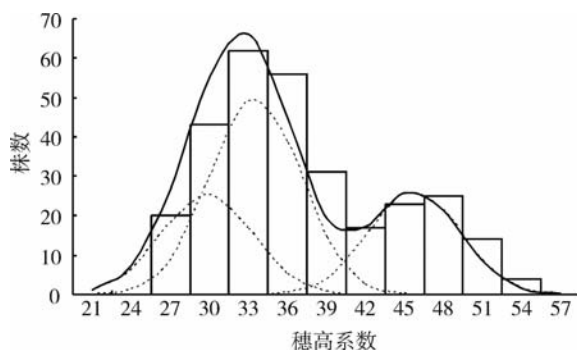
### 2.1 甜玉米穗高系数性状的遗传分析

从表 1 可以看出,T14 成株期平均穗高系数为 29.6,T4 为 47.5,双亲差异极显著, $F_1$  平均穗高系数为 34.6,介于双亲之间,偏向于 T14; $B_1$  平均穗高系数为 31.3, $B_2$  为 40.1; $F_2$  为 35.8,小于双亲平均值 38.6。 $B_1$ 、 $B_2$  和  $F_2$  各单株穗高系数均呈连续分布且显示多峰(图 1)。

表 1 T14×T4 组合的 6 个世代穗高系数的平均值和标准差

Table 1 EHC Mean and standard deviation of six generations derived from T14 and T4

群体	调查株数	系数变幅	均值	标准差
$P_1$	25	27.8~31.3	29.6	0.9
$P_2$	25	45.1~50.1	47.5	1.3
$F_1$	10	33.3~36.7	34.6	0.9
$B_1$	140	23.5~41.7	31.3	4.1
$B_2$	158	25.7~55.4	40.1	6.6
$F_2$	295	24.0~53.9	35.8	7.0



柱形图为总体的实际分布;实线为 D-2 模型下总体的理论分布;虚线为 D-2 模型下各遗传组分的理论分布。

图 1 T14×T4 组合  $F_2$  群体穗高系数的分布

Fig. 1 EHC distribution in  $F_2$  population of the cross T14×T4

利用主基因+多基因混合遗传模型进行穗高系数遗传分析,通过计算 5 类 24 个遗传模型的极大似然值和 AIC 值筛选出 D-2、D-1、D-0 和 E-0 作为备选模型。经适合性检验,D-0 和 E-0 模型分别有 2 个和 5 个适合性检测统计量达到显著水平,D-2 和

D-1 模型的所有适合性检验统计量都不显著(表 2),但 D-2 模型的 AIC 值小于 D-1 模型,因此 T14×T4 组合穗高系数的最佳遗传模型为 D-2,即甜玉米自交系 T14 穗高系数性状表现为 1 对加性主基因+加性-显性多基因混合遗传。

表 2 穗高系数备选遗传模型的适合性检验

Table 2 Tests for suitability of candidate models for EHC

备选模型	世代	适合性参数				
		$U_1^2$	$U_2^2$	$U_3^2$	${}_nW^2$	$D_n$
D-2	P <sub>1</sub>	0.214(0.644)	0.031(0.860)	1.176(0.278)	0.089	0.179(0.284)
	P <sub>2</sub>	0.111(0.739)	0.314(0.575)	0.906(0.341)	0.070	0.114(0.284)
	F <sub>1</sub>	0.487(0.485)	0.109(0.741)	1.901(0.168)	0.142	0.280(0.481)
	B <sub>1</sub>	3.181(0.075)	2.952(0.086)	0.001(0.972)	0.381	0.106(0.116)
	B <sub>2</sub>	0.074(0.786)	0.074(0.785)	0.002(0.968)	0.030	0.037(0.109)
	F <sub>2</sub>	0.008(0.927)	0.069(0.793)	0.477(0.490)	0.042	0.032(0.080)
D-1	P <sub>1</sub>	0.214(0.644)	0.031(0.860)	1.176(0.278)	0.089	0.179(0.284)
	P <sub>2</sub>	0.111(0.739)	0.314(0.575)	0.906(0.341)	0.070	0.114(0.284)
	F <sub>1</sub>	0.487(0.485)	0.109(0.741)	1.901(0.168)	0.142	0.280(0.481)
	B <sub>1</sub>	3.181(0.075)	2.952(0.086)	0.001(0.972)	0.381	0.106(0.116)
	B <sub>2</sub>	0.074(0.786)	0.074(0.785)	0.002(0.968)	0.030	0.037(0.109)
	F <sub>2</sub>	0.008(0.928)	0.068(0.795)	0.476(0.490)	0.042	0.032(0.080)
D-0	P <sub>1</sub>	0.225(0.635)	0.036(0.851)	1.173(0.279)	0.090	0.180(0.284)
	P <sub>2</sub>	0.075(0.785)	0.248(0.619)	0.870(0.351)	0.064	0.109(0.284)
	F <sub>1</sub>	0.356(0.551)	0.052(0.819)	1.943(0.163)	0.130	0.269(0.481)
	B <sub>1</sub>	3.310(0.069)	3.074(0.080)	0.001(0.973)	0.394	0.107(0.116)
	B <sub>2</sub>	0.054(0.816)	0.060(0.806)	3.555(0.0594)	0.259	0.081(0.109)
	F <sub>2</sub>	1.612(0.204)	0.846(0.358)	1.536(0.215)	0.999*	0.113(0.076)*
E-0	P <sub>1</sub>	0.508(0.476)	0.134(0.714)	1.682(0.195)	0.133	0.2045(0.284)
	P <sub>2</sub>	0.763(0.382)	1.141(0.285)	0.793(0.373)	0.145	0.1602(0.284)
	F <sub>1</sub>	4.800(0.029)*	3.990(0.046)*	0.245(0.621)	0.568*	0.4563(0.481)
	B <sub>1</sub>	1.219(0.270)	0.927(0.336)	0.180(0.671)	0.181	0.0807(0.116)
	B <sub>2</sub>	0.825(0.364)	1.984(0.159)	4.478(0.034)*	0.224	0.0877(0.109)
	F <sub>2</sub>	1.690(0.194)	0.439(0.508)	5.694(0.017)*	0.323	0.0634(0.080)

注：\* 表示 0.05 水平上差异显著,括号内数据为概率值。

穗高系数性状的遗传参数估计值见表 3。从表 3 一阶遗传参数可以看出,控制穗高系数的主基因和多基因的加性效应均为负值,可见甜玉米自交系 T14 中含有降低穗高系数的主基因和微效多基因,对应的提高穗高系数的主基因和多基因存在于自交系 T4 中。从二阶遗传参数看,B<sub>1</sub> 群体主基因遗传

率为 52.74%,多基因遗传率为 40.84%;B<sub>2</sub> 群体的主基因遗传率为 69.66%,多基因遗传率为 27.90%;F<sub>2</sub> 群体的主基因遗传率为 75.45%,多基因遗传率为 22.40%,主基因遗传率大于相应分离世代的多基因遗传率。由此可见玉米穗高系数以主基因遗传为主。

表3 T14×T14组合穗高系数的遗传参数估计值

Table 3 Estimates of genetic parameters for EHC of combination T14×T14

一阶		二阶			
参数	估计值	参数	B <sub>1</sub> 估计值	B <sub>2</sub> 估计值	F <sub>2</sub> 估计值
<i>m</i>	38.399 7	$\sigma_p^2$	16.55	43.49	49.48
<i>d</i>	-8.014 9	$\sigma_{mg}^2$	8.73	30.30	37.33
[ <i>d</i> ]	-0.746 2	$\sigma_{pg}^2$	6.76	12.13	11.09
[ <i>h</i> ]	-4.302 7	$h_{mg}^2/\%$	52.74	69.66	75.45
		$h_{pg}^2/\%$	40.84	27.90	22.40

注： $\sigma_p^2$ 、 $\sigma_{mg}^2$ 、 $\sigma_{pg}^2$ 、 $h_{mg}^2$ 和 $h_{pg}^2$ 分别表示总体的表形方差、主基因方差、多基因方差、主基因遗传率和多基因遗传率。

## 2.2 标记连锁图谱构建

从550对SSR引物中筛选出在T14和T4之间有多态性的引物217对,用Joinmap3.0软件对217个多态位点进行连锁关系分析,得到一张含192个位点全长1260 cM的玉米SSR标记遗传连锁图谱,标记间的平均间距为6.56 cM(图2)。

## 2.3 穗高系数QTL检测

### 2.3.1 F<sub>2</sub>群体穗高系数QTL检测

把330个F<sub>2</sub>单株穗高系数数据结合分子标记连锁图信息,1000次抽样确定LOD阈值,应用复合区间作图的方法检测到4个QTL(表4,图2)。其中*qEHC-Ch. 1-1*和*qEHC-Ch. 1-2*定位到玉米第1染色体上,*qEHC-Ch. 1-1*位于umc1222-umc2025区间内,与标记umc2025距离为0.40 cM,加性效应值为-4.72,可解释16.8%的表型变异;*qEHC-Ch. 1-2*介于标记区间bnlg1803-

umc1605,与umc1605的遗传距离为0.10 cM,加性效应值为-6.02,可解释26.4%的表型变异;*qEHC-Ch. 5-1*和*qEHC-Ch. 5-2*位于第5染色体上,分别介于区间umc1692-umc2115和umc1822-umc007,对表型的贡献率为2.6%和4.0%。

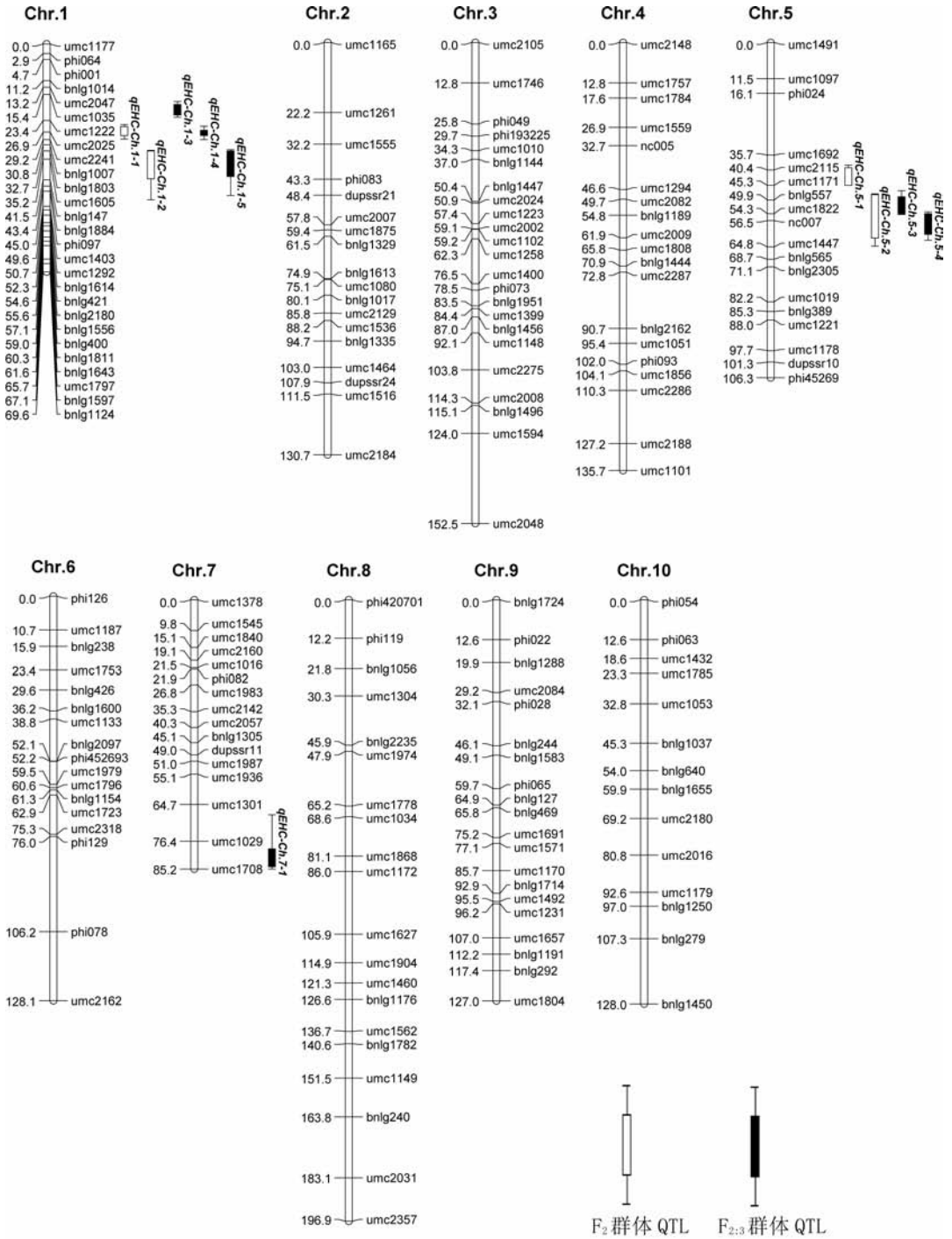
### 2.3.2 F<sub>2,3</sub>家系穗高系数QTL检测

应用复合区间作图法结合F<sub>2,3</sub>家系数据,定位到6个穗高系数QTL(表4,图2)。在第1染色体上定位到3个QTL,其中*qEHC-Ch. 1-3*位于umc1035-umc1222区间内,加性效应值是-5.80,可解释20.4%的表型变异;*qEHC-Ch. 1-4*位于umc1222-umc2025区间内,加性效应值是-4.88,可解释15.0%的表型变异;*qEHC-Ch. 1-5*介于bnlg1803-umc1605区间内,加性效应值为-6.18,可解释23.6%的表型变异。在第5染色体上定位到2个QTL(*qEHC-Ch. 5-3*和*qEHC-Ch. 5-4*),分

表4 复合区间作图分析检测到的穗高系数QTL

Table 4 All QTL detected for EHC with the method of CIM

QTL	群体	染色体	位置	标记区间	加性效应	显性效应	LOD值	解释的表型变异/%
<i>qEHC-Ch. 1-1</i>	F <sub>2</sub>	Chr. 1	26.5	umc1222-umc2025	-4.72	0.18	13.93	16.8
<i>qEHC-Ch. 1-2</i>	F <sub>2</sub>	Chr. 1	35.1	bnlg1803-umc1605	-6.02	0.43	21.30	26.4
<i>qEHC-Ch. 5-1</i>	F <sub>2</sub>	Chr. 5	40.2	umc1692-umc2115	1.89	-0.73	2.61	2.6
<i>qEHC-Ch. 5-2</i>	F <sub>2</sub>	Chr. 5	56.3	umc1822-umc007	1.52	0.22	4.04	4.0
<i>qEHC-Ch. 1-3</i>	F <sub>2,3</sub>	Chr. 1	19.4	umc1035-umc1222	-5.80	-0.13	12.92	20.4
<i>qEHC-Ch. 1-4</i>	F <sub>2,3</sub>	Chr. 1	26.8	umc1222-umc2025	-4.88	0.28	12.68	15.0
<i>qEHC-Ch. 1-5</i>	F <sub>2,3</sub>	Chr. 1	34.9	bnlg1803-umc1605	-6.18	0.00	19.26	23.6
<i>qEHC-Ch. 5-3</i>	F <sub>2,3</sub>	Chr. 5	51.9	bnlg557-umc1822	3.41	0.35	5.44	6.2
<i>qEHC-Ch. 5-4</i>	F <sub>2,3</sub>	Chr. 5	56.1	umc1822-umc007	2.29	0.67	5.71	5.9
<i>qEHC-Ch. 7-1</i>	F <sub>2,3</sub>	Chr. 7	82.5	umc1029-umc1708	2.57	-0.74	2.57	3.4



矩形区域 (■和▭) 为 1-LOD 置信区间; 须状线区域 (┆┆) 为 2-LOD 置信区间。

图 2 连锁遗传图谱及玉米穗高系数 QTL 的染色体定位

Fig. 2 Genetic linkage map and chromosome location of QTL clusters for EHC

别介于区间 *bnlg557-umc1822* 和 *umc1822-nc007*, 对表型的贡献率为 6.2% 和 5.9%。在第 7 染色体上检测到 1 个 QTL (*qEHC-Ch. 7-1*), 位于 *umc1029-umc1708* 区间内, 对表型的贡献率为

3.4%。

在  $F_2$  和  $F_{2,3}$  家系中发现 3 个稳定的控制穗高系数的 QTL: *qEHC-Ch. 1-1* 和 *qEHC-Ch. 1-4* 相距 0.30 cM 且都位于 *umc1222-umc2025* 区间内, 是

同一个 QTL; *qEHC-Ch. 1-2* 和 *qEHC-Ch. 1-5* 相距 0.20 cM 且都位于标记 *bnlg1803* 和 *umc1605* 之间,是同一个 QTL; *qEHC-Ch. 5-2* 和 *qEHC-Ch. 5-4* 相距 0.20 cM 且都位于 *umc1822-nc007* 之间,也是同一个 QTL(表 4,图 2)。

### 3 讨论

玉米株型育种中,植株过高会导致种植密度减少、易倒伏和降低收获指数,过低则影响群体通透性、易患病虫害和降低生物产量;穗位过高会造成植株倒伏,过低则不利于光合产物向穗部的有效运转。穗高系数是把二者联系起来的一个重要性状。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重要的实践意义。汤国民等<sup>[24]</sup>研究了玉米杂交种穗高系数对产量性状的影响,获得穗高系数与穗长、行粒数、千粒重、产量呈正相关,与穗行数、穗粗呈负相关的结论,由此认为穗高系数可作为高产玉米杂交种选育的重要指标。

本研究定位到的所有穗高系数 QTL 中,有 5 个 QTL 集中分布在第 1 染色体的 *umc1035-umc1605* 区间内,4 个 QTL 集中分布在第 5 染色体的 *umc1692-nc007* 区间内,形成 2 个明显的穗高系数 QTL 簇。据报道,基因家族成员成簇分布的现象在植物基因组中普遍存在。水稻基因组中 *Xa21* 基因家族含有 7 个家族成员,分布在 230 kb 的区域内<sup>[25]</sup>;在棉花上,Shen 等<sup>[26]</sup>的研究发现,在染色体 A10、D8 和 D9 上成簇分布着控制陆地棉高强纤维的 QTL;番茄 I2 家族的 7 个成员成簇分布在 90 kb 的基因组范围内<sup>[27]</sup>;拟南芥 *RPW8* 的 5 个成员集中分布在 13 kb 的区域内<sup>[28]</sup>;3 个 *CC/NBS/LRR* 基因成簇分布在大麦基因组的 240 kb 的范围内,组成 *Mla* 基因家族<sup>[29-30]</sup>。笔者推测本研究得出的位于玉米第 1 染色体相互连锁的 5 个穗高系数 QTL 可能是穗高系数基因家族的成员,目前正在进一步的试验以验证这一推测。

试验所检测到的高贡献率的主效穗高系数 QTL 成簇分布在玉米第 1 染色体上,这一特征与用 6 个世代联合分析的方法得出的 1 对主基因十多基因的遗传模型结果相吻合。另外,试验结果得到的 QTL 的 LOD 值和贡献率较大且以加性效应为主,为该基因的精细定位及实现分子标记辅助选择提供研究基础。

致谢 华南农业大学农学院年海教授、佛山科技学院生命科学学院王蕴波教授在本试验的实施过程中给予了指导和帮助,谨致谢忱!

### 参 考 文 献

- [1] Sibov S T, Souza C L J, Garcia A A, et al. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers: Quantitative trait loci for grain yield, plant height, ear height and grain moisture[J]. *Hereditas*, 2003, 139: 107-115
- [2] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize[J]. *Crop Science*, 1995, 35(6): 1542-1549
- [3] Beavis W D, Grant D, Albertsen M, et al. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 83: 141-145
- [4] 杨伟光, 苏颖, 张建华, 等. 玉米株高和穗位遗传模型测验[J]. *吉林农业大学学报*, 2000, 22(4): 28-31
- [5] 陈俊意, 徐莉, 杨治国, 等. 低磷土壤条件下玉米苗期根冠比和株高的混合遗传分析[J]. *玉米科学*, 2009, 17(3): 23-27
- [6] 赵刚, 吴子恺, 王兵伟. 微胚乳超高油玉米株高和穗位高的主基因十多基因遗传模型[J]. *安徽农业科学*, 2007, 35(17): 5096-5098
- [7] 邱正高, 王贵学, 杨华, 等. 航空诱变糯玉米突变体株高穗位高遗传模型[J]. *西南大学学报*, 2008, 30(3): 60-65
- [8] Berke T, Rocheford T. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height and kernel traits in maize [J]. *Crop Science*, 1995, 35: 1542-1549
- [9] 赵延明. 玉米穗高系数遗传主基因及与环境互作效应分析[J]. *中国农学通报*, 2008, 24(3): 130-133
- [10] 陈彦惠. 玉米遗传育种学[M]. 郑州: 河南科技出版社, 1996: 139-140
- [11] Paterson A H, Brubaker C L, Wendel J F. A rapid method for extraction of cotton (*Gossypium* spp.) genomic DNA suitable for RFLP or PCR analysis [J]. *Plant Molecular Biology Reports*, 1993, 11: 122-127
- [12] Wang F G, Zhao J R, Dai J R, et al. Selection and development of representative simple sequence repeat primers and multiplex SSR sets for high throughput automated genotyping in maize [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(2): 215-223
- [13] 于永涛, 宋燕春, 黎裕, 等. 玉米对亚洲玉米螟抗性的 QTL 分析[J]. *玉米科学*, 2007, 15(5): 1-5
- [14] 刘宗华, 谢惠玲, 王春丽, 等. 氮胁迫和非胁迫条件下玉米不同时期叶绿素含量的 QTL 分析[J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(5): 845-851
- [15] 李永祥, 王阳, 石云素, 等. 玉米籽粒构型与产量性状的关系及 QTL 作图[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(2): 408-418
- [16] 赵茂俊, 高世斌, 张志明, 等. 拔节期与抽穗期玉米纹枯病相关 QTL 的初步定位[J]. *分子细胞生物学报*, 2006, 39(2):

- 139-144
- [17] Zhang J, Guo W Z, Zhang T Z. Molecular linkage map of allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L. × *Gossypium barbadense* L.) with a haploid population[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105: 1166-1174
- [18] 张军, 武耀廷, 郭旺珍, 等. 棉花微卫星标记的 PAGE/银染快速检测[J]. 棉花学报, 2000, 12(5): 267-269
- [19] 盖钧镒, 章元明, 王健康. 植物数量性状遗传体系[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 224-265
- [20] Gai J Y, Wang J K. Identification and estimation of a QTL model and its effects[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 97: 1162-1168
- [21] Van O J, Voorrips R E. JoinMap Version 3. 0, Software for the calculation of genetic linkage maps[C] // Wangeningen; Plant Research International, 2001
- [22] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci [J]. Genetics, 1994, 136: 1457-1468
- [23] Basten C J, Weir B S, Zeng Z B. QTL Cartographer, Version 1. 15 [C] // Raleigh (NC); Department of Statistics, North Carolina State University, 2001
- [24] 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
- [25] Song W Y, Pi L Y, Wang G L, et al. Evolution of the rice *Xa21* disease resistance gene family [J]. Plant Cell, 1997, 9: 1279-1287
- [26] Shen X L, Guo W Z, Zhu X F, et al. Molecular mapping of QTL for fiber qualities in three diverse lines in upland cotton using SSR markers[J]. Molecular Breeding, 2005, 15: 169-181
- [27] Simons G, Groenendijk J, Wijbrandi J, et al. Dissection of the *Fusarium I2* gene cluster in tomato reveals six homologs and one active gene copy[J]. Plant Cell, 1998, 10: 1055-1068
- [28] Xiao S Y, Ellwood S, Calis O, et al. Broad-spectrum resistance in *Arabidopsis thaliana* mediated by *RPW8*[J]. Science, 2001, 291: 118-120
- [29] Wei F S, Werner K G, Morroll S M, et al. The *Mla* (powdery mildew) resistance cluster is associated with three NBS-LRR gene families and suppressed recombination within a 240-kb DNA interval on chromosome 5S (1HS) of barley [J]. Genetics, 1999, 153: 1929-1948
- [30] Wei F S, Wing R A, Wise R P. Genome dynamics and evolution of the *Mla* (powdery mildew) resistance locus in barley[J]. Plant Cell, 2002, 14: 1903-1917

(责任编辑: 袁文业)