

基于掖 478 导入系的玉米百粒重 QTL 鉴定

詹晶晶, 邢文慧, 田玉焕, 范子洋, 陶勇生

(河北农业大学农学院/华北作物种质资源教育部重点实验室/国家玉米改良中心河北分中心, 保定 071001)

摘要:玉米百粒重是产量性状的主要组成因子, 对其控制位点进行 QTL 鉴定或基因克隆, 将有益于其遗传控制的研究和分子育种的实施。本研究以导入系 SL19-41 为材料, 该导入系是以我国玉米育种中广泛应用的骨干自交系掖 478 (Ye478) 为遗传背景导入 QB80 染色体片段的纯合系。使用该导入系与 Ye478 杂交构建分离群体 (F_2 、 $F_{2,3}$ 家系和 BC_1F_1), 通过 3 个环境下的田间试验, 利用 IciMapping 的逐步回归区间作图法进行百粒重 QTL 定位, 以及进行 QTL 位点连锁标记的表型效应分析。结果表明: 鉴定了 2 个百粒重 QTL 位点, 其中位于第 4 染色体 bnlgl784 ~ umcl194 区间 QTL 位点 qKW4-1 在 3 个环境下均被检测到, 可解释的表型变异为 6.74% ~ 17.81%, 阐明了导入系 SL19-41 百粒重性状的遗传机制, 同时也获得了改良版的 Ye478 (Ye478^{QB80}), 为玉米百粒重的遗传改良提供有益的分子标记, 也为克隆百粒重基因提供材料来源。

关键词: 玉米; 百粒重; QTL 定位; 导入系; 掖 478

Identification of QTL for 100-kernel Weight Based on Introgression Line in Maize

ZHAN Jing-jing, XING Wen-hui, TIAN Yu-huan, FAN Zi-yang, TAO Yong-sheng

(College of Agronomy, Agricultural University of Hebei/North China Key Laboratory for Crop Germplasm Resources of Education Ministry/Hebei Sub-center of Chinese National Maize Improvement Center, Baoding 071001)

Abstract: The 100-kernel weight of maize is a main component of yield traits. The research of genetic controlling sites by identifying QTL or cloning genes is helpful for the implementation of molecular breeding. In this study, we used introgressed homozygous line SL19-41, containing two chromosome fragments of QB80 introgressed into the genetic backgrounds of Ye478, because Ye478 was a main maize inbred line which widely used in maize breeding. We constructed the segregated population families by hybridizing with Ye478 (F_2 , $F_{2,3}$ and BC_1F_1). After the field experiment of three environments, we located the 100-kernel weight QTL and analyzed the phenotypic effects of QTL loci linked markers through the stepwise regression interval mapping by IciMapping software. The results showed that two QTLs of 100-kernel weight were identified, of which qKW4-1 located in bnlgl784-umcl194 interval on the 4 chromosome which were repeatedly detected in three environments, interpreting 6.74% - 17.81% phenotypic variations and illustrated genetic mechanisms of 100-kernel weight of introgression line SL19-41. At the same time, we obtained the modified version of the Ye478 (Ye478^{QB80}), it provided useful molecular markers for genetic improvement of 100-kernel weight of maize and also provided material resources for cloning genes of 100-kernel weight.

Key words: maize (*Zea mays* L.); 100-kernel weight; QTL mapping; introgression line; Ye478

玉米是我国主要的粮食、饲料和工业原料作物, 在我国粮食生产和粮食安全中占有举足轻重的地

位。玉米杂交种与其亲本自交系间产量呈正相关^[1]。因而自交系产量性状的遗传改良是育种学

收稿日期: 2015-01-11 修回日期: 2015-03-25 网络出版日期: 2015-08-04

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150804.1124.020.html>

基金项目: 国家自然科学基金 (30971790)

第一作者研究方向为玉米遗传育种。E-mail: 18713297550@163.com

通信作者: 陶勇生, 研究方向为玉米遗传育种。E-mail: yshiao@163.com

家们的永恒主题。百粒重是玉米单穗产量的主要构成因子,定位与百粒重紧密连锁的分子标记,是开展玉米自交系遗传改良的基础和前提。研究表明,玉米百粒重是遗传率较高的性状^[2],适合于进行遗传研究和 QTL 定位。

玉米粒重性状的 QTL 定位主要采用区间作图、复合区间作图和基于混合线性模型的复合区间作图^[3-5],前期主要应用 F_2 、DH 和重组自交系群体对玉米粒重性状进行 QTL 定位,发掘了大量与粒重连锁的 QTL^[6-8],为玉米粒重的遗传和育种研究积累了宝贵资料和实用的分子标记。QTL 定位是基于控制数量性状位点两侧连锁标记的基因型与表现型的连锁关系及效应值估算。但连锁标记区间以外的遗传背景的复杂性,使得 QTL 定位及效应的估算准确性下降^[9]。导入系具有遗传背景同质性,仅在导入染色体片段上具有差异,增强了 QTL 效应分析的可靠性和定位的灵敏度^[10-14],所以导入系被广泛应用于作物数量性状的遗传分析和分子育种实践。与此同时,利用玉米导入系也开展了一系列的 QTL/基因的定位和克隆^[15-17],以及分子育种的研究工作^[18],这些为玉米导入系的应用奠定了重要的理论和实践基础。

掖 478 (Ye478) 是我国玉米育种中广泛应用的骨干自交系,本课题组前期利用具有不同杂种优势类群的自交系为供体构建了导入系群体,开展了多环境下植株性状、产量及产量相关性状的 QTL 研究工作^[19-20],为 Ye478 的遗传改良和育种实践提供了重要的材料来源。但是由于已定位 QTL 的连锁标记区间较大,使其在玉米分子育种中应用效率大大降低。本研究选择一般配合力高、百粒重与 Ye478 差异显著的导入系 SL19-41 作为材料,构建分离群体进一步精细定位百粒重 QTL 位点,为玉米百粒重的分子育种提供更有效的分子标记,也为进一步分离和克隆控制玉米百粒重的基因提供材料来源。

1 材料与方法

1.1 植物材料及田间种植

Ye478 是我国玉米育种中广泛应用的骨干自交系,属于 Ried 群,自交系 QB80 由中国农业科学院选育,属于旅大红骨类群^[21]。导入系 SL19-41 是以 Ye478 为遗传背景,含有 QB80 染色体片段的纯合系^[19];以 SL19-41 与 Ye478 杂交构建 F_2 群体,将 F_2 群体田间种植,每个单株套袋自交获得 $F_{2,3}$ 家系。

SL19-41 与 Ye478 杂交,以 Ye478 作为轮回亲本构建 BC_1F_1 群体。将 $F_{2,3}$ 家系和 BC_1F_1 群体作为百粒重 QTL 定位的群体。与此同时,将 BC_1F_1 群体作为 QTL 位点表型效应分析群体。

田间试验于 4 个环境下进行。 F_2 群体、亲本和 F_1 于武汉 (2012 年) 田间种植。 $F_{2,3}$ 家系、亲本和 F_1 分别于保定 SC (2013 年) 和保定 QY (2013 年) 田间种植。 BC_1F_1 群体、亲本和 F_1 于保定 SC (2014 年) 田间种植;每个群体种植区采用完全随机设计,均设 2 个重复,行长 3 m、行距 60 cm、株距 20 cm,水肥及田间管理与普通玉米材料相同; F_2 和 BC_1F_1 群体单株均取苗期叶片用于基因组总 DNA 提取。 $F_{2,3}$ 家系和 BC_1F_1 群体花期均开放授粉。

1.2 百粒重表型性状鉴定及群体基因型检测

对成熟期的果穗收获后自然风干,测定子粒含水量,使每个果穗的子粒含水量保持一致,随机选取每个果穗中部 100 个子粒,进行称重。

基因组总 DNA 提取采用 CTAB 法^[22]进行,经 DNA 浓度和质量检测用于 SSR 标记的 PCR 反应 DNA 模板;使用均匀分布于玉米 B73 基因组的 SSR 标记进行 SL19-41 导入片段的评价;基于导入染色体片段区域的 B73 基因组已有的 SSR 标记 (MaizeGDB),进行 Ye478 和 QB80 间 SSR 标记的多态性筛选,用于 F_2 群体和 BC_1F_1 群体的基因型检测。

1.3 表型数据统计分析及 QTL 定位

对 4 个环境下的分离群体分别使用 SPSS 19.0 软件进行正态分布检验和基本统计分析。

遗传率统计分析使用公式: $h_b^2(\%) = g^2 / (g^2 + r^2 + e^2/r) \times 100\%$,其中 g^2 基因型变异, r^2 重复间变异, e^2 是环境变异。

基于 F_2 单株基因型和 $F_{2,3}$ 家系百粒重表型,以及 BC_1F_1 单株基因型和百粒重表型利用 IciMapping _V3.0 的逐步回归分析法^[23-24]进行百粒重 QTL 分析,LOD 显著性标准采用 1000 次排列测验 ($P < 0.05$) 确定;依据 M. Edwards 等^[25]标准确定 QTL 作用方式;QTL 命名为 qKWx-y,q 是 QTL,KW 是百粒重,x 是染色体,y 是同一个染色体上 QTL 序号。

2 结果与分析

2.1 导入系 SL19-41 的基因组检测

根据玉米 B73 基因组的 IBM 2005 Neighbors 分子标记图谱,使用了 892 个覆盖玉米全基因组的 SSR 标记,即 1 个 SSR 标记/5 cM,获得了 173 个

Ye478 和 QB80 间多态性的 SSR 标记;使用这些多态性标记进行导入系 SL19-41 和 Ye478 的 SSR 标记检测,结果显示:导入系 SL19-41 含有 QB80 的 2 个导入染色体片段,分别位于第 4 染色体的 bn-

lg1784 ~ umc1194 和 umc1667 ~ umc2135 的 2 个区段(图 1),其染色体片段长度分别为 14.44 cM 和 22.16 cM。导入系 SL19-41 与轮回亲本 Ye478 相比,其染色体背景回复率为 96.20%。

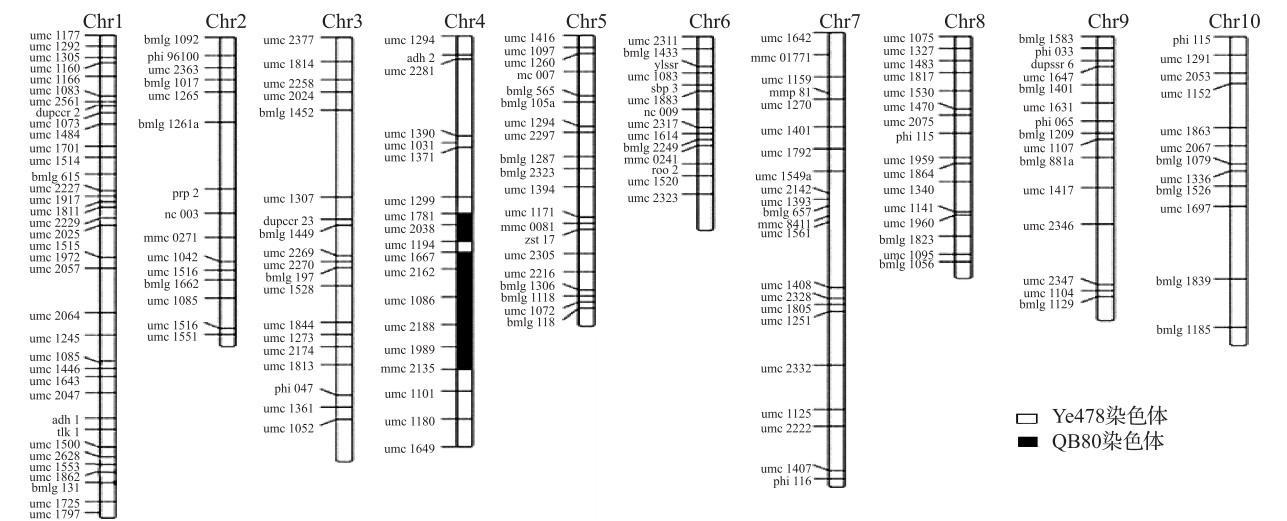


图 1 基于 SSR 标记的 SL19-41 基因组分析

Fig.1 The genome analysis of SL19-41 based on SSR markers

2.2 百粒重表型的统计分析

通过对 SL19-41 和 Ye478 的百粒重性状的统计分析,结果显示(表 1):2012-2014 年 4 个环境下 SL19-41 百粒重均显著高于 Ye478($P < 0.05$),说明 SL19-41 含有 QB80 染色体片段能有效提高 Ye478 的百粒重。与此同时,本研究对 SL19-41 和 Ye478 的植株性状(如株高、穗位、株型、雄穗分支数等)进行了统计分析,结果显示:SL19-41 与 Ye478 差异无统计学意义($P > 0.05$),说明 SL19-41 中导入 QB80 的染色体片段能改良 Ye478 的百粒重性状,但对植株重要的农艺性状没有影响。

由 Ye478 与 SL19-41 构建的 $F_{2,3}$ 家系在 2 个环境中百粒重性状的鉴定结果表明:百粒重性状呈连续变异,变异范围分别是 23.56 ~ 35.59 g 和 20.77 ~ 33.98 g,偏度和峰度的绝对值小于 1(表 1),因而百粒重性状符合正态分布,适合于 QTL 定位分析。由 Ye478 与 SL19-41 构建的 BC_1F_1 群体,其百粒重性状变异范围是 18.95 ~ 38.05 g(表 1),仍适合于使用 IciMapping_V3.0 进行 QTL 定位分析^[26];百粒重在不同群体中的遗传率介于 82.79 % ~ 93.80 % (表 1),说明百粒重性状是受遗传因素控制的。

表 1 两个亲本及后代群体百粒重的统计分析

Table 1 Statistical analysis of the 100-kernel weight for parents and their progeny population		(g)								
年份 Years	环境 Environment	SL19-41		Ye478		后代群体 Progeny population				
		均值 ± 标准误	CV	均值 ± 标准误	CV	均值 ± 标准误	范围	偏度	峰度	遗传率(%)
		Mean ± SD	(%)	Mean ± SD	(%)	Mean ± SD	Range	Skewness	Kurtosis	Heritability
2012	武汉	31.80 ± 0.56 *	0.017	30.80 ± 0.34	0.011	29.03 ± 2.10	22.44 ~ 34.49	-0.15	0.08	83.14
2013	保定-SC	36.64 ± 0.30 *	0.008	35.00 ± 0.87	0.024	29.37 ± 2.14	23.56 ~ 35.59	-0.04	0.06	83.40
	保定-QY	31.35 ± 0.49 *	0.016	30.80 ± 0.20	0.006	28.67 ± 2.10	20.77 ~ 33.98	-0.37	0.54	82.79
2014	保定-SC	30.62 ± 0.04 *	0.001	29.38 ± 1.25	0.043	31.89 ± 3.57	18.95 ~ 38.05	-	-	93.80

* 表示与对应环境的 Ye478 百粒重的差异显著($P < 0.05$)

* is significant at 0.05 level(compared with the Ye478 under the same environment)

2.3 导入系 SL19-41 的百粒重 QTL 定位

为了定位导入系 SL19-41 位于第 4 染色体 bnlgl784 ~ umc1194 和 umc1667 ~ umc2135 的 2 个区段百粒重性状的 QTL 位点,本研究应用 B73 基因组 (MaizeGDB) 这 2 个区段已有的 SSR 标记对 Ye478 和 SL19-41 间进行了标记筛选,获得了 6 对亲本间多态性 SSR 标记,并且用于 F_2 群体和 BC_1F_1 群体的单株基因型检测。应用 2 个环境下的 $F_{2,3}$ 家系群体 (保定 SC 和保定 QY, 2013 年) 百粒重表型, 以及 BC_1F_1 群体 (保定 SC, 2014 年) 百粒重表型结合 F_2 和 BC_1F_1 的单株基因型进行了 3 个环境的 QTL 定位,

共检测到 2 个与百粒重相关的 QTL, 分别是 qKW4-1 和 qKW4-2 (表 2, 图 2a ~ c), 其中位于 bnlgl784 ~ umc1194 的 qKW4-1 位点在 3 个环境下均能被检测到 (表 2), 其 LOD 值分别为 3.02、5.85、5.50 (图 2d), 能解释表型变异分别为 6.74%、9.74% 和 17.81%, 而且它们分别以部分显性效应、加性效应和显性效应为主 (表 2)。由此可见, 导入系 SL19-41 位于第 4 染色体 bnlgl784 ~ umc1194 (15.30 cM) 具有稳定表达的百粒重 QTL 位点, 而且 QTL/基因作用方式是以显性或加性为主, 是改良 Ye478 百粒重的重要靶位点。

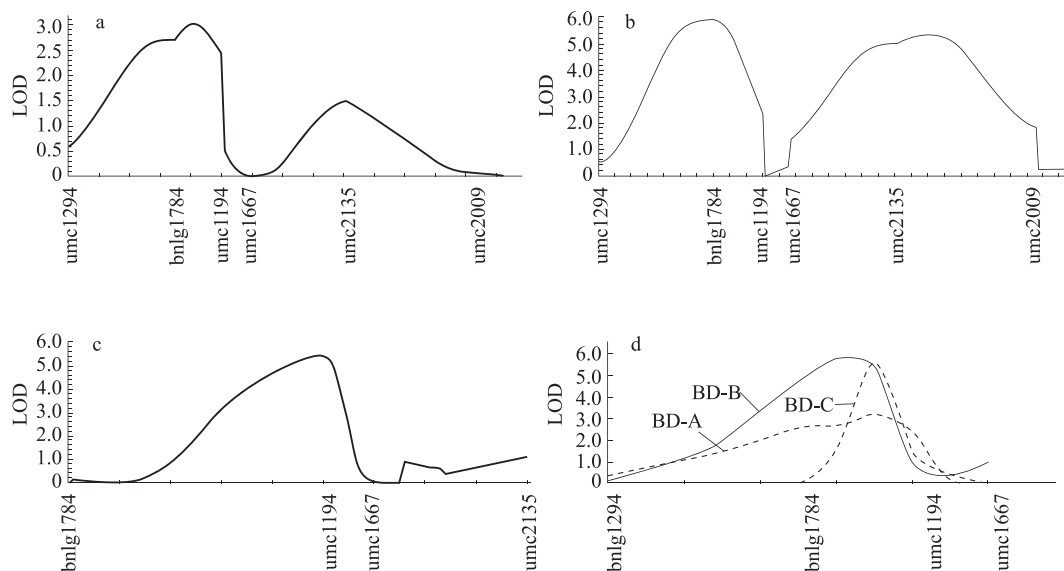
表 2 3 个环境下百粒重性状 QTL 定位

Table 2 QTL mapping for 100-kernel weight under the three environments

QTL	环境 Environment	染色体 Chromosome	左标记 Left marker	右标记 Right marker	LOD	贡献率 (%) PVE	加性效应 A	显性效应 D	显性度 D/A	基因 作用方式 GAM
qKW4-1	保定-SC	4.07	bnlg1784	umc1194	3.02	6.74	-0.80	0.28	-0.35	PD
	保定-QY	4.07	bnlg1784	umc1194	5.85	9.74	-0.96	-0.08	0.08	A
qKW4-2	保定-SC	4.07	umc1784	umc1194	5.50	17.81	1.46	1.54	0.94	D
	保定-QY	4.08	umc1667	umc2135	5.27	9.60	-0.99	-0.19	0.19	A

A 表示加性效应; PD 表示部分显性效应; D 表示显性效应

A, PD and D are additive, partially dominant and dominant effects, respectively



a、b 和 c 分别是保定 SC (2013 年)、保定 QY (2013 年) 和保定 SC (2014 年) 环境下百粒重 QTL 作图;

d 是相同染色体区段在 3 个环境下均检测到的百粒重 QTL 作图

a, b and c are QTL mapping for the 100-kernel weight under the Baoding SC (2013), Baoding QY (2013), Baoding SC (2014), respectively, d is QTL mapping for the 100-kernel weight with the same genome region under the three environments

图 2 不同环境下百粒重的 QTL 定位

Fig. 2 QTL mapping for the 100-kernel weight under the different environments

2.4 QTL 位点连锁标记的表型效应分析

在 3 个环境下所鉴定导入系 SL19-41 的百粒重性状 qKW4-1 位点是位于第 4 染色体的 bnlgl784 ~ umc1194 区段。虽然在保定 SC (2013 年) 和保定 QY (2013 年) 环境下 SL19-41 比 Ye478 的百粒重增加显著 (表 1), 但是 qKW4-1 的加性和显性效应对 SL19-41 的百粒重无增效作用 (表 2), 可解释为 SL19-41 百粒重增加源于 qKW4-1 与背景 Ye478 的百粒重位点互作。保定 SC (2014 年) 环境下 SL19-41 比 Ye478 的百粒重增加显著 (表 1), 而 qKW4-1 的加性和显性效应对 SL19-41 的百粒重均起到增效作用 (表 2)。这些结果说明导入的 qKW4-1 位点能引起 Ye478 百粒重的增加, 起到了对 Ye478 的百粒重性状遗传改良的效果。与此同时, 本研究对保定 SC (2014 年) 环境下 BC₁F₁ 群体单株百粒重与连锁标记进行了统计分析, 结果显示 (表 3): 含有 bnlgl784 和 umc1194 标记的单株百粒重均显著高于不含标记的单株群体百粒重 ($P < 0.05$), 这进一步说明了 qKW4-1 位点对 Ye478 百粒重的改良效应, 而且 qKW4-1 位点的连锁标记 (bnlgl784 和 umc1194) 可作为分子标记辅助选择育种的百粒重分子标记。

表 3 百粒重 QTL 连锁标记与表型的统计分析

Table 3 Statistics analysis of phenotypes and linkage markers with the QTL for 100-kernel weight

类型 Type	连锁标记 Linkage markers				百粒重 100-kernel weight	群体数 Number of population
	bnlg 1784	umc 1194	umc 1667	umc 2135		
1	0	0	0	0	30.87 ^c ± 3.05	8
2	0	0	1	0	30.36 ^c ± 2.65	6
3	0	0	0	1	31.01 ^c ± 2.42	8
4	0	1	0	0	34.07 ^b ± 2.75	10
5	1	1	0	1	33.20 ^b ± 1.71	10
6	1	1	0	0	32.37 ^b ± 3.88	6
7	1	1	1	0	32.76 ^b ± 3.16	8
8	1	1	1	1	35.25 ^a ± 0.36	3

“0”和“1”分别表示 Ye478 和 SL19-41 的基因型; a、b 和 c 来自多重比较, 且 $P < 0.05$

“0” and “1” are the genotypes of the Ye478 and SL19-41, respectively, a, b and c are from results of multiple comparison at 0.05 level

3 讨论

3.1 百粒重 QTL 定位的可靠性

利用导入系 SL19-41 构建分离群体进行了 3 个环境下百粒重性状的 QTL 定位, 均检测到位于第 4 染色体的 bnlgl784 ~ umc1194 区段内百粒重 QTL 的

qKW4-1 位点的存在, 说明 qKW4-1 位点的真实性, 也为 Ye478 的遗传改良提供了百粒重的遗传位点。

百粒重 QTL 位点 qKW4-1 是基于导入系的玉米全基因组 SSR 标记检测实现的, 首先, 使用覆盖玉米基因组 SSR 标记, 确认了 SL19-41 与 Ye478 之间基因组的差异 (图 1); 其次, 进一步利用已有的尽可能密集覆盖导入染色体片段区域的 SSR 标记进行多态性标记开发, 利用多态性标记进行群体单株基因型检测, 使定位群体内个体基因组间完全排除了背景“噪音”, 使 QTL 定位结果将更具可靠性。

本研究定位的玉米百粒重 QTL 位点 qKW4-1 与前人研究结果相比, 具有较高的一致性。如: 利用 Co159 × Tx303 构建的 F₂ 群体检测到的与穗粒重显著相关的位于基因组的 4.08 bin 的 QTL 位点^[25], 以及利用导入系 Ye478 群体检测到位于第 4 染色体的与百粒重相关的 qKWa1 位点^[19]。虽然玉米基因组具有较高的遗传多样性^[27-28], 但是本研究及前人研究结果均能说明位于玉米基因组该区段存在控制百粒重的遗传位点。本研究对位于 bnlgl784 ~ umc1194 区段进行了 B73 基因组分析 (MaizeGDB), 该区段标记间物理图距是 14.44 Mb, 含有超过 158 个玉米基因, 其中含有多个与百粒重发育相关基因。因而 qKW4-1 位点的定位将为玉米百粒重的遗传改良提供有益的分子标记, 也为 qKW4-1 位点克隆提供材料来源。

3.2 自交系 Ye478 的遗传改良

就百粒重性状而言, 导入系 SL19-41 是优良版的 Ye478, 是源于多环境下 SL19-41 和 Ye478 的百粒重表型的评价 (表 1), 其遗传基础在于导入了含有 bnlgl784 和 umc1194 连锁标记的 QB80 的染色体片段 (图 1 和表 3)。QB80 和 Ye478 分别是旅大红骨群和 P 群的杂种优势类群, 属于遗传差异较大的杂种优势类群^[28], 因而由 QB80 和 Ye478 构建目标性状的分离群体将会产生更广泛的表型变异, 那么将有可能筛选到更优异的目标性状材料。通常玉米自交系改良是选用相同杂种优势群自交系进行优异目标性状筛选, 将不会导致改良自交系的杂种优势群混杂和改良自交系配合力降低现象。本研究 SL19-41 仅是导入 QB80 的 2 个染色体片段, 而且导入系 SL19-41 的遗传背景 96.20% 与 Ye478 一致, 因而改变 SL19-41 杂种优势类群类型的几率将很低。本课题组以 Mo17、黄早四和丹 340 作为测验种进行了 SL19-4 一般配合力的测定, 结果显示 SL19-41 百粒重的一般配合力的平均相对效应值增加了

9.61%^[20],说明导入系群体进行自交系改良目标性状的有效性和可行性,将不会出现杂种优势类群混杂现象,也更有利于育种理论创新和育种实践。

致谢:导入系 SL19-41 和 F_{2,3} 家系材料由华中农业大学张祖新教授和郑用璉教授惠赠,同时感谢试验过程给予的无私帮助;感谢华中农业大学刘磊博士在实验数据分析过程中给予的建议。

参考文献

- [1] Duvick D N. Heterosis: Feeding people and protecting natural resources [C]// Coors C J, Pandey S. Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. Madison, WI, USA: CSSA, ASA. 1999: 19-29
- [2] Alvarez Prado S, López C G, Gambín B L, et al. Dissecting the genetic basis of physiological processes determining maize kernel weight using the IBM (B73 × Mo17) Syn4 population [J]. Field Crops Res, 2013, 145: 33-43
- [3] Lander E S, Botstein D. Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps [J]. Genetics, 1989, 121(1): 185-199
- [4] Zeng Z B. Theoretical basis of separation of multiple linked gene effects on mapping quantitative trait loci [J]. PNAS, 1993, 90(23): 10972-10976
- [5] 朱军. 运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法 [J]. 浙江大学学报: 自然科学版, 1999, 33(3): 327-335
- [6] Veldboom L, Lee M. Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTLs for grain yield and yield components [J]. Theor Appl Genet, 1994, 89(4): 451-458
- [7] 谭巍巍, 王阳, 李永祥, 等. 不同环境下多个玉米穗部性状的 QTL 分析 [J]. 中国农业科学, 2011, 44(2): 233-244
- [8] MaizeGDB. QTL experiment for maize kernel weight [EB/OL] [2015-01-05]. <http://www.maizegdb.org/ctl.php>
- [9] Gonzala M, Tony T J, Holland J B, et al. Mapping density response in maize: a direct approach for testing genotype and treatment interaction [J]. Genetics, 2006, 173(1): 331-348
- [10] Paterson A H, Deverna J W, Lanini B, et al. Fine mapping of quantitative trait loci using selected overlapping recombinant chromosomes, in an interspecies cross of tomato [J]. Genetics, 1990, 124(3): 735-742
- [11] Eshed Y, Zamir D. Introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield associated QTL [J]. Genetics, 1995, 141(1): 1147-1162
- [12] Li Z K, Fu B Y, Gao Y M, et al. Genome-wide introgression lines and their use in genetic and molecular dissection of complex phenotypes in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Mol Biol, 2005, 59(1): 33-52
- [13] Yamanaka N, Watanabe S, Toda K, et al. Fine mapping of the *FTI* locus for soybean flowering time using a residual heterozygous line derived from a recombinant inbred line [J]. Theor Appl Genet, 2005, 110(4): 634-639
- [14] Von Korff M, Wang H, Leon J, et al. Development of candidate introgression lines using an exotic barley accession (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) as donor [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109(8): 1736-1745
- [15] Teng F, Zhai L, Liu R, et al. *ZmGA3ox2*, a candidate gene for a major QTL, *qPH3.1*, for plant height in maize [J]. Plant J, 2013, 73(3): 405-416
- [16] Liu R, Jia H, Cao X, et al. Fine mapping and candidate gene prediction of a pleiotropic quantitative trait locus for yield-related trait in *Zea mays* [J]. PLoS One, 2012, 7(11): e49836
- [17] 吉海莲, 翁建峰, 吕香玲, 等. 基于染色体片段导入系发掘抗玉米丝黑穗病主效 QTL [J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(2): 244-251
- [18] 李成璞, 白苇, 翟立红, 等. 玉米穗行数 QTL 及其互作分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(6): 965-970
- [19] 赵璞, 刘瑞响, 李成璞, 等. 基于掖 478 导入系的玉米产量性状 QTL 鉴定 [J]. 中国农业科学, 2011, 44(17): 3508-3519
- [20] 张浩. 基于导入系群体的玉米产量性状 QTL 鉴定与配合力分析 [C]. 保定: 河北农业大学, 2009: 51
- [21] 丰光, 景希强, 于兵, 等. 以旅大红骨种质为主导的‘丹玉’杂优模式概述 [J]. 天津农业科学, 2013, 19(5): 48-50
- [22] Saghai-Marof M A, Soliman K M, Jorgensen R A, et al. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics [J]. PNAS, 1984, 81(24): 8014-8018
- [23] Wang J, Wan X, Crossa J, et al. QTL mapping of grain length in rice (*Oryza sativa* L.) using chromosome segment substitution lines [J]. Genet Res, 2006, 88(2): 93-104
- [24] Li H, Ye G, Wang J. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. Genetics, 2007, 175(1): 361-374
- [25] Edwards M, Helentjaris T, Wright S, et al. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize [J]. Theor Appl Genet, 1992, 83(6/7): 765-774
- [26] 李慧慧, 张鲁燕, 王健康. 数量性状基因定位研究中若干常见问题的分析与解答 [J]. 作物学报, 2010, 36(6): 918-931
- [27] 崔永霞, 张名昌, 白建荣, 等. 利用 SSR 分析山西省玉米地方品种的遗传多样性 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(5): 810-818
- [28] 杨文鹏, 关琦, 杨留启, 等. 贵州 70 份玉米自交系的 SSR 标记遗传多样性及其杂种优势群分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 241-248