植物遗传资源学报 2021，22（5）：1394-1401
Journal of Plant Genetic Resources DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20210302001

玉米穗长主效 QTL *q21EL-GZ* 的精细定位

涂　亮[1,2]，高　媛[1,2]，刘鹏飞[2]，郭向阳[2]，王安贵[2]，何　兵[1,2]，
刘　颖[1,2]，祝云芳[2]，吴　迅[2]，陈泽辉[2]
（[1]贵州大学农学院，贵阳 550025；[2]贵州省农业科学院旱粮研究所，贵阳 550006）

摘要：穗长作为玉米产量的重要构成因子之一，具有较产量性状遗传力高的优势。研究穗长性状变异的遗传基础对于进一步解析玉米产量性状形成的遗传机制具有重要意义。本研究以课题组前期定位到的一个穗长主效 QTL *q21EL-GZ* 为研究对象，以黄早四作轮回亲本构建的携带目标区段的次级分离群体为材料，利用 Sequenom SNP 技术对含目标区段的 BC_1F_2 群体进行基因型鉴定，结合 BC_1F_2 和 $BC_1F_{2:3}$ 群体的穗长表型鉴定进一步缩小目标区段，将穗长主效 QTL *q21EL-GZ* 由 1 Mb 缩小到 187.58 kb 范围内。基于公共表达谱数据，利用生物信息学分析法筛选出 *q21EL-GZ* 的 3 个候选基因 *MTD1*、*RSH2* 和 *APK1B*，为下一步的候选基因克隆和功能研究提供了基础靶标。

关键词：玉米；穗长；精细定位；候选基因

Fine Mapping of the Ear Length Major QTL *q21EL-GZ* in Maize

TU Liang[1,2], GAO Yuan[1,2], LIU Peng-fei[2], GUO Xiang-yang[2], WANG An-gui[2],
HE Bing[1,2], LIU Ying[1,2], ZHU Yun-fang[2], WU Xun[2], CHEN Ze-hui[2]
([1]*Agricultural College of Guizhou University*, *Guiyang 550025*;
[2]*Institute of Upland Food Crops*, *Guizhou Academy of Agricultural Sciences*, *Guiyang 550006*)

Abstract: Ear length is one of yield components and shows higher heritability than that of yield trait in maize. Unlocking its genetic basis is important in order to understand the mechanism of maize yield formation. This study analyzed an ear length major QTL *q21EL-GZ* that was identified in our research group. The secondary segregation population (BC_1F_2) harboring the desirable target was used for the genotyping by taking use of the Sequenom SNP technology. The ear length was determined using BC_1F_2 and derived $BC_1F_{2:3}$ families. The target region containing *q21EL-GZ* was further narrowed by using the group t test analysis method to a 187.58 kb interval. Based on the transcriptional profiles, three candidate genes *MTD1*, *RSH2* and *APK1B* of *q21EL-GZ* were identified, which would be important targets in gene isolation and functional mechanism analysis.

Key words: maize; ear length; fine mapping; candidate genes

玉米作为重要的粮食、饲料和能源作物之一，是社会发展和国家安全的重要保障。为满足不断增长的粮食需求，需进一步提高玉米产量[1-2]。产量性状是受多基因控制的数量性状，其遗传基础较为复杂，受环境影响较大，直接解析其遗传基础和分子机制的困难较大[3-4]。玉米穗长是影响产量的关键因子之一，适当提高穗长能够有效提高产量[5-8]。因此，将玉米产量分解为穗长等产量相关性状，能够有效解析其变异的遗传基础，并进一步提高分析结果的分辨率，对揭示产量变异的遗传机制以及实现产量

收稿日期：2021-03-02　**修回日期：**2021-03-25　**网络出版日期：**2021-04-14
URL：http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210302001
第一作者研究方向为作物遗传育种，E-mail：tudongyang1011@163.com
通信作者：吴　迅，研究方向为玉米遗传育种，E-mail：wuxunyong@126.com
陈泽辉，研究方向为玉米遗传育种，E-mail：chenzh907@sina.com
基金项目：国家自然科学基金项目（32060460）；贵州省自然科学基金项目（[2020]1Z09）；贵州省十层次人才项目（[2018]5629）
Foundation projects: The National Science Foundation of China (32060460), The National Science Foundation of Guizhou Province ([2020]1Z09), The Project of Ten Level Talent in Guizhou Province ([2018]5629)

性状遗传改良具有重要意义。

近年来，研究者利用不同的作图群体对玉米穗长性状变异的遗传基础进行了大量研究。Li 等[9]以丹 232 和爆裂玉米自交系 N04 组建的 258 份重组自交系（RIL）为材料，结合 SSR 标记定位到 14 个穗长 QTL。王帮太等[10]以玉米综 3 为供体、87-1 为受体构建的 143 份玉米单片段代换系（CSSL）为材料，共检测到 20 个穗长 QTL。Jansen 等[11]以 B73 × Mo17 构建的 RIL 群体为材料，共检测到 6 个穗长 QTL，分别位于第 1、5、8、9 号染色体上。Chen 等[12]以昌 7-2 和 787 构建 F_2 分离群体为材料，在第 4、5 号染色体上定位到 2 个穗长 QTL。Huo 等[13]利用 Mo17、TY6、W138 三个优良自交系构建的两套 $F_{2:3}$ 家系为材料，共检测到 11 个穗长 QTL，其中一个稳定的 QTL *qEL1.10* 在 2 个群体中被检测到。Zhao 等[14]以廊黄、TS141 和昌 7-2 为亲本构建的两套 $F_{2:3}$ 群体为材料，共检测到 9 个穗长 QTL，单个 QTL 可解释 4.0%~17.2% 的表型变异。Shi 等[15]利用 240 个双单倍体（DH）系群体为材料，结合 SNP 标记的基因型鉴定结果，共鉴定出 5 个控制穗长变异 QTL；且在第 1 号染色体上发现一个 QTL 成簇现象，包含穗长 QTL（*qEL1*）、穗粗 QTL（*qED1*）和穗轴粗 QTL（*qCD1*）重叠定位。李秀诗等[16]以 Suwan 1（Suwan $1C_{10}$）及其衍生群体（苏兰 1 号 C_0）的不同改良世代为材料，结合全基因组关联分析策略，共检测到 13 个控制穗长相关的 QTNs。Yang 等[17]以郑单 958 构建的 DH 系为材料，共检测到 8 个穗长 QTL，单个 QTL 可解释 7.69%~13.12% 的表型变异；其中 2 个穗长 QTL 在 4 个环境均稳定表达。这些研究结果为深入剖析产量形成的遗传机制提供了丰富的遗传学依据，但穗长作为复杂的数量性状，是由多个等位基因共同作用的结果；且不同研究者因为所用标记类型、标记数量、群体类型、群体大小等的差异，导致研究结果不尽相同。因此，进一步利用不同类型材料构建的双亲分离群体为材料，结合高通量基因型鉴定策略，挖掘玉米穗长相关性状变异的遗传位点并进行精细定位，对于进一步揭示玉米穗长变异的遗传基础能够提供更丰富的理论依据。

在 QTL 定位结果的基础上，关于玉米穗长基因挖掘的研究也逐渐被报道出来。Zhou 等[18]利用 $F_{2:3}$ 家系、四交群体和关联分析群体为材料，对穗长相关候选基因进行分析，鉴定出 3 个分别与生长素运输、细胞增殖和发育调节有关的候选基因。Jia 等[19]利用以穗长、穗行数多效 QTL *qKNR6* 位靶标，通过构建目标区段次级分离群体，进一步将 *qKNR6* 缩小到 0 ~110 kb 之间，筛选并克隆了一个编码一种丝氨酸 / 苏氨酸蛋白激酶的关键候选基因 *Zm0001d036601*；深入研究发现 *Zm0001d036601* 能够介导 ARF Gtpase 激活蛋白（AGAP）磷酸化，而 AGAP 的突变会导致分生组织变短和行粒数减少，表明 *Zm0001d036601* 可通过磷酸化 AGAP 间接调控穗长发育。这些研究结果为深度揭示玉米穗长性状变异尤其是为穗长相关基因的图位克隆提供了很好的借鉴。

本研究以课题组前期定位到的具有较高遗传效应的穗长主效 QTL *q21EL-GZ* 为目标区段[20]，以黄早四为轮回亲本构建的含目标区段双亲分离群体为材料，运用目标区段捕获技术对分离后代进行基因型鉴定，结合不同环境下 BC_1F_2、$BC_1F_{2:3}$ 分离群体的穗长表型评价结果，利用成组 *t* 测验方法实现目标区段的精细定位。在此基础上，基于公共表达数据库，结合生物信息学分析策略，鉴定出穗长变异相关的候选基因；一方面能够为深度解析玉米穗长形成的遗传基础提供更深入更丰富的遗传学依据，同时也能为基于分子辅助改良玉米产量相关性状提供更多的理论支持。

1　材料与方法

1.1　试验材料及群体构建

课题组前期以短穗型自交系黄早四与长穗型自交系 Mo17 构建的 $F_{2:3}$ 群体为材料，在 1 号染色体上定位了一个穗长主效 QTL *q21EL-GZ*，可解释表型变异的 17.38%[20]。本研究以该 QTL 为靶标，以黄早四作轮回亲本；利用分子辅助选择方法筛选目标区段杂合株与黄早四回交构建 BC_1 分离群体，并自交构建了 1500 株 BC_1F_2 群体及 $BC_1F_{2:3}$ 分离群体，以该群体为试验材料对 QTL *q21EL-GZ* 进行精细定位。

1.2　田间表型数据鉴定与分析

2018 年冬，在海南构建目标区段 BC_1 分离群体；2019 年春，在贵阳种植并自交获得含目标区段 F_2 种子；2019 年冬在海南三亚种植含目标区段 F_2 单株并取样做基因型鉴定，自交获得含目标区段 $F_{2:3}$ 群体，同时对穗长性状进行单株鉴定。2020 年春分别在贵州安顺、贵州毕节种植含目标区段 $F_{2:3}$ 群体，待成熟收获风干后进行穗长表型评价，考察标准依据石云素等[21]编制的《玉米种质资源描述规范与数

据标准》执行。试验采用完全随机区组设计，单行种植，行长3.5 m，每行14株，行距0.7 m，2次重复。大田管理与当地玉米种植管理一致。表型数据整理利用Excel 2019软件完成，方差分析、描述性统计分析利用SPSS 5.0软件完成。

1.3 目标区段基因型鉴定及 *q21EL-GZ* 的精细定位

根据目标QTL的物理位置，结合MaizeGDB（https://www.maizegdb.org/）数据库，参考B73 RefGen_v4基因组数据，利用引物设计软件Assay design3.1，设计了100个SNP标记均匀覆盖于QTL *q21EL-GZ*，根据这些标记在双亲的多态性情况，筛选出30个高质量SNP标记，用于鉴定含目标区段F_2群体的基因型。玉米9叶期取单株幼嫩叶片，采用CTAB法提取基因组DNA，质检合格后将样品送北京康普森公司，利用Sequenom测序平台的质谱SNP分型方法对目标区段进行捕获测序，获取区段基因型数据。基于30个标记对目标区段F_2群体的基因型鉴定结果，过滤掉缺失率大于20%且具有多态性的数据后，获得6个高质量SNP标记（表1），用于后续的精细定位分析。基于目标区段F_2基因型鉴定结果和含目标区段$F_{2:3}$群体在不同环境下的穗长表型鉴定数据，利用SAS软件中的成组*t*测验分析方法进行相关性检验，进一步缩小目标QTL *q21EL-GZ*并实现精细定位。

表1 6个高质量的SNP标记信息

Table 1 6 high-quality SNP marker information

SNP标记 SNP marker	等位基因类型 Allele type	正向序列 Forward sequence（5′–3′）	反向序列 Reverse sequence（5′–3′）
Chr1_211038687	C/T	ACGTTGGATGTTAGACCATCTGGTCCCTTC	ACGTTGGATGTTCTGCTGGACATCACCTAC
Chr1_211043951	C/T	ACGTTGGATGGCTTCGACTTCCGCAGAATC	ACGTTGGATGGTGCAGTGCTTACAGTAGAC
Chr1_211112771	C/T	ACGTTGGATGCTTGTGGTTAACCCTCGGTC	ACGTTGGATGATCTAATGGAGCGAGTCGGG
Chr1_211231528	A/G	ACGTTGGATGACGTCACAACGCGCGTCAT	ACGTTGGATGAGCTGTAGACGTCGCTCTTG
Chr1_211232841	A/G	ACGTTGGATGAGCAATCCTACGAAGCAGAG	ACGTTGGATGCGCCTCATAGGCTTGTTTGG
Chr1_211243993	C/T	ACGTTGGATGGCACTAAGTATGAGCAACCC	ACGTTGGATGAACCTCGAGTGGTCTCGACA

2 结果与分析

2.1 穗长性状表型变异

3个环境下穗长表型评价结果显示，黄早四的平均穗长分别为11.45 cm、10.54 cm、10.73 cm；Mo17的平均穗长分别为17.7 cm、15.96 cm、16.62 cm（表2），穗长性状在双亲之间表现出显著差异，且在不同环境中能稳定遗传（图1）。目标区段F_2后代的穗长均值为10.41 cm，最大值为18 cm，最小值为6 cm，变异系数为25.07%；目标区段$F_{2:3}$的穗长均值为11.26 cm，最大值为18 cm，最小值为6.27 cm，变异系数为16.88%；表明选取穗长差异大的亲本构建分离群体具有丰富的遗传变异，且不同环境下的分离群体偏度与峰度均在–1~1之间，呈现出拟正态分布趋势（表2）。

2.2 玉米穗长主效QTL *q21EL-GZ* 的精细定位

以B73 RefGen_v4基因组序列为参考，设计均匀覆盖该目标QTL的100个SNP标记，筛选出30个均匀分布的高质量SNP标记对分离后代进行基因型鉴定。基于筛选出的6个高质量SNP标记对目标区段F_2基因型鉴定，结合含目标区段$F_{2:3}$群体穗长表型鉴定结果，利用SAS软件成组*t*测验对区段内6个SNP标记进行单标记分析；结果表明，仅标记Chr1_211112771存在显著性差异，说明控制穗长主效QTL*q21EL-GZ*与该标记连锁（图2）。运用筛选的6个SNP标记与BC_1F_2的目标区段基因型鉴定结果，可将含目标区段$F_{2:3}$群体分为4种重组类型（图3）；结合2020年春的含目标区段$F_{2:3}$群体分别在贵州安顺、贵州毕节的穗长表型鉴定数据，对不同重组类型进行成组*t*测验。结果表明：在$P<0.01$水平上，亲本Mo17（P1）的穗长显著大于亲本黄早四（P2）的穗长，含供体片段的重组类型E1、E2的穗长显著大于亲本黄早四的穗长，重组类型E3均值大于亲本黄早四但无显著差异，E4穗长与受体亲本类型之间亦无显著差异（表3）；说明穗长主效QTL *q21EL-GZ*不在标记Chr1_211043951的左边，也不在标记Chr1_211231528的右边。结合以上结果，将交换点确定在标记Chr1_211043951~Chr1_211231528之间，进一步将穗长主效QTL *q21EL-GZ*缩小在标记Chr1_211043951~Chr1_211231528之间，大小为187.58 kb。

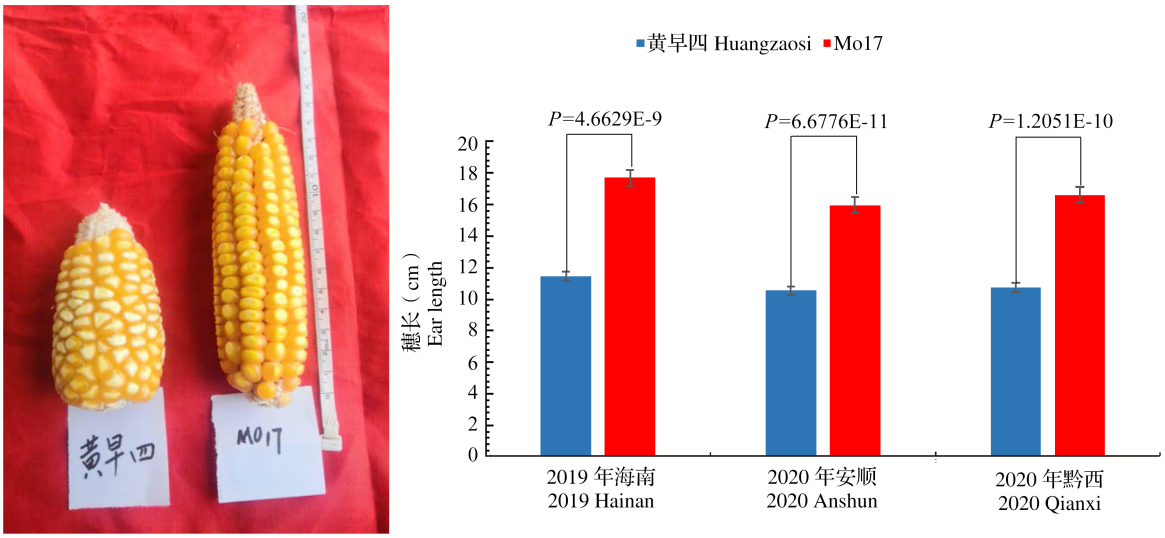


图 1　亲本黄早四和 Mo17 的穗长比较

Fig.1　Comparison of ear length of parental Huangzaosi and Mo17

表 2　亲本及区段分离群体的穗长统计

Table 2　The statistic of ear length of parents and regional isolated families

环境 Environment	亲本的均值 ± 标准差（cm） Mean ± *SD*		群体的穗长参数 Parameters of ear length in populations						
	黄早四 Huangzaosi	Mo17	群体 Population	株数 No.	均值 ± 标准差（cm） Mean ± *SD*	范围（cm） Range	变异系数（%） *CV*	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
2019 年海南 2019 Hainan	11.45 ± 1.46	17.7 ± 1.05**	BC_1F_2	398	10.41 ± 2.38	6~18	25.07	0.24	–0.197
2020 年安顺 2020 Anshun	10.54 ± 1.21	15.96 ± 0.92**	$BC_1F_{2:3}$	379	10.56 ± 1.78	6.27~15.15	16.86	0.149	–0.291
2020 年黔西 2020 Qianxi	10.73 ± 0.7	16.62 ± 1.08**	$BC_1F_{2:3}$	306	11.95 ± 2.02	7.5~18	16.9	0.398	–0.222

** 表示在 P<0.01 水平上差异显著，下同

** means significant at the P<0.01 level, the same as below

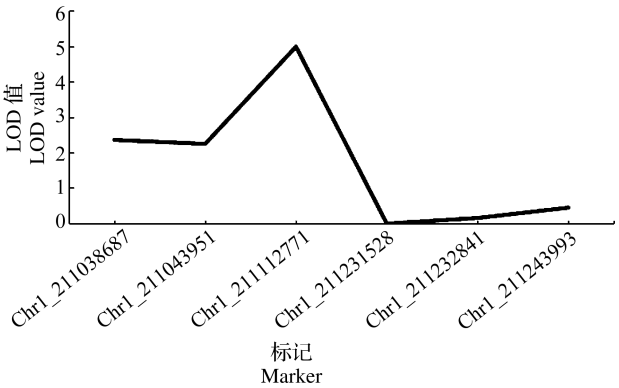
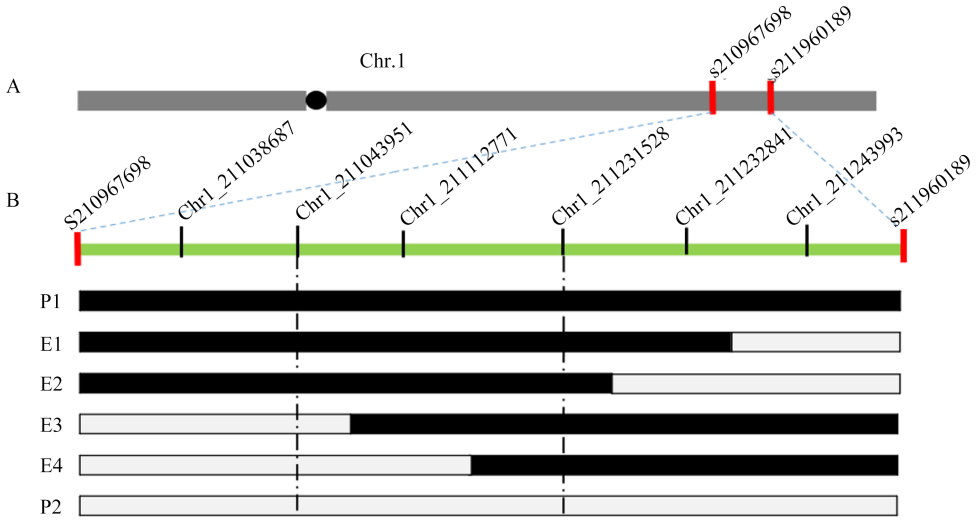


图 2　目标区段内标记显著性检验

Fig.2　Significance test of markers in the target segment



A：主效 QTL 初定位区段；B：亲本和 4 种重组类型，黑色与灰色填充颜色分别代表来自 Mo17（P1）和来自黄早四（P2）的染色体片段

A：the primary QTL initial location segment，B：the parent and the 4 recombination types，the black and gray fill colors represent the chromosome fragments from Mo17（P1）and Huangzaosi（P2）

图 3 *q21EL-GZ* 的精细定位

Fig.3 Fine mapping of *q21EL-GZ*

表 3 目标区段不同重组类型对应的穗长效应比较

Table 3 The comparing of ear length between pair-recombines

重组类型 Recombination type	贵州安顺 Anshun，Guizhou		贵州毕节 Bijie，Guizhou	
	均值 ± 标准差 Mean ± *SD*	株数 No.	均值 ± 标准差 Mean ± *SD*	株数 No.
P1	15.96 ± 0.92**	10	16.62 ± 1.08**	10
E1	12.82 ± 1.12**	7	12.48 ± 1.46**	7
E2	11.89 ± 1.15**	21	12.49 ± 1.77**	19
E3	11.25 ± 1.39	9	11.90 ± 2.04	9
E4	8.89 ± 1.29	6	10.25 ± 1.54	6
P2	10.54 ± 1.21	10	10.73 ± 0.7	10

2.3 候选基因鉴定

利用生物信息学分析方法，基于 Gramene（http：//ensemble.Gramene.org）公共数据库，目标区段内共存在 9 个候选基因。结合玉米基因组及遗传学数据库 Zeamap（www.zeamap.com/），基因功能注释有 5 个明确功能注释的候选基因（表 4）。

结合玉米自交系 B73 的 RNA-seq 基因表达谱分析结果显示，*Zm00001d032058*、*Zm00001d032060* 在节间、分生组织、穗原基、雌穗、花丝、胚中均有表达；*Zm00001d032058* 在雌穗中表达量最高达 16.7，*Zm00001d032060* 在成熟叶中表达量最高达 17.9。*Zm00001d032062* 在雌穗、花丝、初生根中不表达外，其他部位均有表达，但表达量较低。*Zm00001d032064* 在整个玉米生长期均未表达。*Zm00001d032069* 基因只在穗原基、雌穗、花丝、胚与初生根中表达，且在胚中表达量最高。根据表达谱的比对分析表明 *Zm00001d032058*、*Zm00001d032060* 和 *Zm00001d032069* 可能是调控穗长主效 QTL *q21EL-GZ* 的候选基因（图 4）。

表 4　目标区段内候选基因功能注释

Table 4　Function annotation of candidate genes in target segment

基因编号 Gene ID	水稻同源基因 Homologous gene	注释 Annotation
Zm00001d032058	*Os08g0458200*	甘露醇脱氢蛋白酶
Zm00001d032059	-	未注释
Zm00001d032060	*Os08g0457600*	GTP 磷酸激酶 RSH2 蛋白
Zm00001d032061	-	未注释
Zm00001d032062	-	线粒体输入性内膜转位酶亚单位家族蛋白
Zm00001d032063	-	未注释
Zm00001d032064	*Os02g0168500*	岩藻糖基转移酶家族蛋白
Zm00001d032066	-	未注释
Zm00001d032069	*OsRLCK255*	蛋白激酶 APK1B

- 表示无同源基因

- means no homologous genes

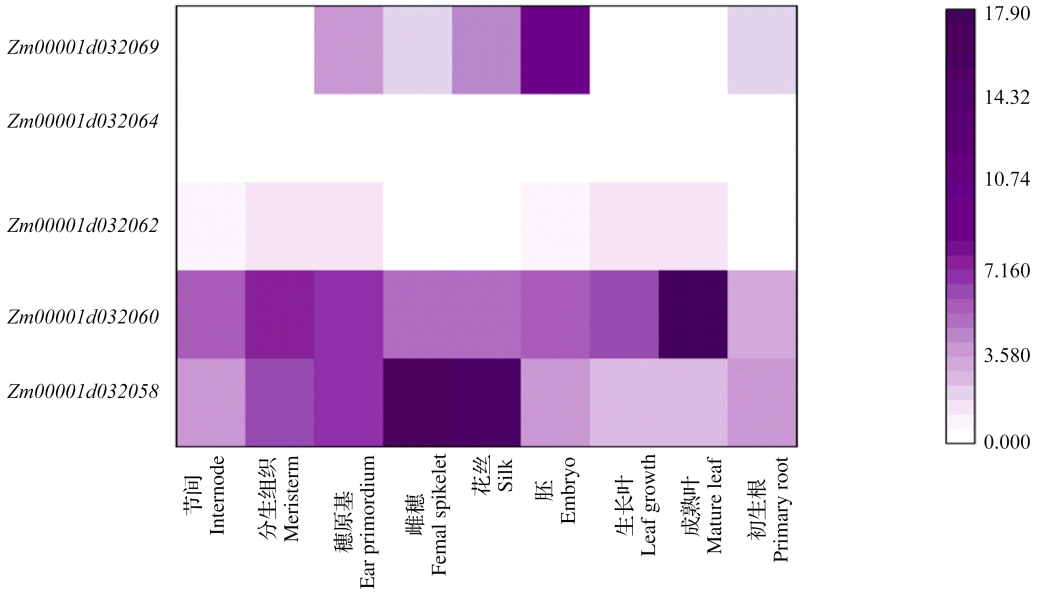


图 4　5 个候选基因的表达热图

Fig.4　The expression hot-plot of 5 candidate genes

3　讨论

课题组前期应用高密度 SNP 标记对 $F_{2:3}$ 群体进行产量相关性状的 QTL 定位，在第 1 号染色体 bin1.07 区间定位到 1 个穗长主效 QTL，可解释表型变异的 17.38%，命名为 *q21EL-GZ*，大小为 1 Mb。Li 等[9]以 Dan232 × 爆裂型自交系 N04 构建的 258 个 RIL 群体为材料，在区间 bnlg1556~phi039（bin 1.07~1.08）内检测到一个穗长主效 QTL，与本研究候选区段较为一致。报道显示，该区段内存在与玉米粒长、出籽率等产量相关性状变异相关的 QTL[22-23]，但关于该区段内基因的功能研究则未见报道。在此基础上，本研究通过构建含目标区段 F_2 群体和含目标区段 $F_{2:3}$ 群体，结合区段捕获技术快速将目标区段缩小到 187.58 kb 的范围内，实现了目标 QTL 的精细定位，且该 QTL 与穗长变异显著相关，为玉米产量相关性状 QTL 的精细定位提供了新的借鉴。

在玉米穗花序发育过程中，雌穗由生殖腋生分生组织发育，其发育过程受一系列复杂的生理调节机制影响[24]，前人利用突变体的研究表明，PINOID 相关激酶基因 *BIF2* 和生长素吲哚 -3- 乙

酸(AUX/IAA)相关基因*BIF1*和*BIF4*在花序腋生分生组织的启动中起重要作用[25-27],说明生长素在玉米穗部小花数的调控中起着关键作用。本研究筛选获得5个候选基因,其中*Zm00001d032058*、*Zm00001d032060*和*Zm00001d032069*基因都在雌穗中表达。*Zm00001d032058*是一个甘露醇脱氢酶(MTD)家族蛋白,在细胞中常作为渗透压调节剂和相容溶质,提高细胞的耐逆性[28],其表达受到高度调控,通过调节甘露醇的转化及利用,以响应各种刺激,且在生长活跃的幼根、幼叶中高表达[29]。*Zm00001d032060*是一个RSH(Rel/Spot Homolog)蛋白酶,RSH酶是鸟苷四磷酸(ppGpp)代谢的核心蛋白酶。在细胞内ppGpp起着重要的调节作用,RSH能够参与ppGpp的合成与分解[30];在拟南芥中,RSH参与环境胁迫的响应,控制ppGpp介导细胞生理活动,且主要在质体中发挥作用,并在花中高表达[31]。*Zm00001d032069*是一个蛋白激酶超家族基因,在有丝分裂、胞质分裂和细胞周期调控中起着核心作用[32]。在拟南芥中,APK1蛋白激酶主要在保卫细胞中表达,通过调控气孔张合度保护自身不受损害[33],但Takashi等[34]利用APK1在大肠杆菌中的表达分析,表明APK1可磷酸化丝氨酸/苏氨酸残基。

4 结论

本研究将玉米穗长QTL *q21EL-GZ*从1 Mb缩小到187.58 kb的范围内,实现了目标QTL的精细定位,候选基因分析发现该区域包括5个候选基因,其中*Zm00001d032058*、*Zm00001d032060*和*Zm00001d032069*具有促进增长发育相关功能,可能是*q21EL-GZ*的候选基因,基因功能还需要进一步研究。

参考文献

[1] Deepak K R, Nathaniel D M, Paul C W, Jonathan A F. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. PLoS ONE, 2013, 8(6): e66428

[2] 李穆,孟令聪,郑淑波,周德龙,刘宏伟,王敏,何欢,路明. “十二五”以来我国玉米分子育种研究进展. 玉米科学, 2019, 27(6): 1-6
Li M, Meng L C, Zheng S B, Zhou D L, Liu H W, Wang M, He H, Lu M. Advances in molecular breeding of maize in China since the 12th five-year plan. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(6): 1-6

[3] Austin D F, Lee M. Comparative mapping in $F_{2:3}$ and $F_{6:7}$ generations of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 92(7): 817-826

[4] Messmer R, Fracheboud Y, Bänziger M, Vargas M, Stamp P, Ribaut J M. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119(5): 913-930

[5] Upadyayula N, Silva H S D, Bohn M O, Rocheford T R. Geneticand and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 592-606

[6] 陈刚,张中东,王璞,陶洪斌. 旱地不同玉米品种穗部性状与产量关系的综合分析. 作物杂志, 2012(5): 100-104
Chen G, Zhang Z D, Wang P, Tao H B. Comprehensive analysis on ear characters and yield of the different maize varieties in dryland area. Crops, 2012(5): 100-104

[7] 史庆玲,李可伟,董永彬,冉午玲,李玉玲. 玉米四交群体穗部性状的相关及通径分析. 中国农学通报, 2020, 36(14): 22-27
Shi Q L, Li K W, Dong Y B, Ran W L, Li Y L. Ear traits of maize four-cross population: correlation analysis and path analysis. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(14): 22-27

[8] 吕莹莹,张萌,沈丹丹,张士东,李特,瞿培,张恩盈. 玉米区域试验品种产量与穗部性状的相关与通径分析. 华北农学报, 2017, 32(S1): 160-165
Lv Y Y, Zhang M, Shen D D, Zhang S D, Li T, Qu P, Zhang E Y. Correlation and path analysis of yield and ears characters of maize regional trials. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2017, 32(S1): 160-165

[9] Li J Z, Zhang Z W, Li Y L, Wang Q L, Zhou Y G. QTL consistency and meta-analysis for grain yield components in three generations in maize. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122: 711-782

[10] 王帮太,张书红,席章营. 基于玉米87-1综3单片段代换系的穗长QTL分析. 玉米科学, 2012, 20(3): 9-14
Wang B T, Zhang S H, Xi Z Y, QTL mapping for ear length based on chromosome single segment substitution lines of 87-1 Zong 3 in maize. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(3): 9-14

[11] Jansen C, Leon N, Lauter N, Hirsch C, Ruff L, Lübberstedt T. Genetic and morphometric analysis of cob architecture and biomass-related traits in the intermated B73×Mo17 recombinant inbred lines of maize. BioEnergy Research, 2013, 6: 903-916

[12] Chen Z L, Wang B B, Dong X M, Liu H, Ren L H, Chen J, Hauck A, Song W B, Lai J S. An ultra-high density bin-map for rapid QTL mapping for tassel and ear architecture in a large F_2 maize population. BMC Genomics, 2014, 15: 433

[13] Huo D A, Ning Q, Shen X M, Liu L, Zhang Z X. QTL mapping of kernel number-related traits and validation of one major QTL for ear length in maize. PLoS ONE, 2016, 11(5): e0155506

[14] Zhao X Q, Peng Y L, Zhang J W, Fang P, Wu B Y. Identification of QTLs and meta-QTLs for seven agronomic traits in multiple maize populations under well-watered and water-stressed conditions. Crop Science, 2018, 58(2): 507-520

[15] Shi Z, Zhang R Y, Xing J F, Duan M X, Wang Y D, Su A G, Wang F G, Xu L W, Tian H L, Wang J D, Song W, Zhao J

R. QTL mapping of three ear traits using a doubled haploid population of maize. Plant Breeding，2018，137（5）：706-713

［16］ 李秀诗，吴迅，吴文强，刘鹏飞，郭向阳，王安贵，祝云芳，陈泽辉．玉米 Suwan 种质改良过程中的关键基因组区段发掘．作物学报，2019，45（4）：568-577
Li X S，Wu X，Wu W Q，Liu P F，Guo X Y，Wang A G，Zhu Y F，Chen Z H. Excavation of main candidate genome regions in Suwan germplasm improvement process of maize. Acta Agronomica Sinica，2019，45（4）：568-577

［17］ Yang J W，Liu Z H，Chen Q，Qu Y Z，Tang J H，Lübberstedt T，Li H C. Mapping of QTL for grain yield components based on a DH population in maize. Scientific Reports，2020，10（1）：7086

［18］ Zhou B，Zhou Z J，Ding J Q，Zhang X C，Mu C，Wu Y B，Gao J Y，Song Y X，Wang S W，Ma J L，Li X T，Wang R X，Xia Z L，Chen J F，Wu J Y. Combining three mapping strategies to reveal quantitative trait loci and candidate genes for maize ear length. The Plant Genome，2018，11（3）：1-8

［19］ Jia H T，Li M F，Li W Y，Liu L，Jian Y N，Yang Z X，Shen X M，Ning Q，Du Y F，Zhao R，David J，Yang X H，Zhang Z X. A serine threonine protein kinase encoding gene *KERNEL NUMBER PER ROW6* regulates maize grain yield. Nature Communications，2020，11（1）：988

［20］ 赵强．基于两个 $F_{2:3}$ 家系的玉米产量相关性状 QTL 定位及候选基因分析．贵阳：贵州大学，2019
Zhao Q. QTL mapping and candidate gene analysis of maize yield-related traits based on two $F_{2:3}$ families. Guiyang：Guizhou University，2019

［21］ 石云素，黎裕，王天宇．玉米种质资源描述规范和数据标准．北京：中国农业出版社，2006：1-98
Shi Y S，Li Y，Wang T Y. Description standard and data standard of maize germplasm resources.Beijing：China Agriculture Press，2006：1-98

［22］ 秦伟伟，李永祥，李春辉，陈林，吴迅，白娜，石云素，宋燕春，张登峰，王天宇，黎裕．基于高密度遗传图谱的玉米籽粒性状 QTL 定位．作物学报，2015，41（10）：1510-1518
Qin W W，Li Y X，Li C H，Chen L，Wu X，Bai N，Shi Y S，Song Y C，Zhang D F，Wang T Y，Li Y. QTL mapping for kernel related traits based on a high-density genetic map. Acta Agronomica Sinica，2015，41（10）：1510-1518

［23］ Li C H，Li Y X，Sun B C，Peng B，Liu C，Liu Z Z，Yang Z Z，Li Q C，Tan W W，Zhang Y，Wang D，Shi Y S，Song Y C，Wang T Y，Li Y. Quantitative trait loci mapping for yield components and kernel-related traits in multiple connected RIL populations in maize. Euphytica，2013，193：303-316

［24］ 李波，张登峰，贾冠清，张体付，戴景瑞，王守才．强优势玉米杂交种雌穗发育期间的基因表达谱动态及重要功能基因．作物学报，2009，35（5）：768-777
Li B，Zhang D F，Jia G Q，Zhang T F，Dai J R，Wang S C. Gene expression profile and main function genes during ear development in a highly heterotic hybrid of maize. Acta Agronomica Sinica，2009，35（5）：768-777

［25］ McSteen P，Hake S. *Barren inflorescence2* regulates axillary meristem development in the maize inflorescence. Development，2001，128（15）：2881-2891

［26］ McSteen P，Malcomber S，Skirpan A，Lunde C，Wu X T，Kellogg E，Hake S. *Barren inflorescence2* encodes a co-ortholog of the pinoid serine/threonine kinase and is required for organogenesis during inflorescence and vegetative development in maize. Plant Physiology，2007，144（2）：1000-1011

［27］ Mary G，Liu Q J，Moss B L，Simon M，Li W，Craig G，Silvia F，Jessica R，Robert M，Jennifer L N，Andrea G. Auxin signaling modules regulate maize inflorescence architecture. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，2015，112（43）：13372-13377

［28］ Cheng F Y，Zamski E，Guo W W，Pharr D M，Williamson J D. Salicylic acid stimulates secretion of the normally symplastic enzyme mannitol dehydrogenase：a possible defense against mannitol-secreting fungal pathogens. Planta，2009，230（6）：1093-1103

［29］ Williamson J D，Stoop J M，Massel M O，Conkling M A，Pharr D M. Sequence analysis of a mannitol dehydrogenase cDNA from plants reveals a function for the pathogenesis-related protein ELI3. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America，1995，92（16）：7148-7152

［30］ Gemma C A，Tanel T，Vasili H. The RelA/SpoT homolog（RSH）superfamily：distribution and functional evolution of ppGpp synthetases and hydrolases across the tree of life. PLoS ONE，2017，6（8）：e23479

［31］ Kazuki M，Masuda S J，Ohta H. Expression profiling of four RelA/SpoT-like proteins，homologues of bacterial stringent factors，in *Arabidopsis thaliana*. Planta，2008，228（4）：553-562

［32］ Melissa D L S，Shiu S H. Diversity，classification and function of the plant protein kinase superfamily. Philosophical Transactions：Biological Sciences，2012，367（1602）：2619-2639

［33］ Elhaddad N S，Lee H，Jennifer S，Julie E G. Light-induced stomatal opening is affected by the guard cell protein kinase APK1b. PLoS ONE，2014，9（5）：e97161

［34］ Takashi H，Atsuhiro O. Novel protein kinase of *Arabidopsis thaliana*（APK1）that phosphorylates tyrosine，serine and threonine. Plant Molecular Biology，1992，20（4）：653-662