

刘敬贤,黄亚群,陈景堂,等. 基于高密度连锁图谱定位玉米株高 QTL[J]. 江苏农业科学,2019,47(13):38-41.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.13.010

# 基于高密度连锁图谱定位玉米株高 QTL

刘敬贤,黄亚群,陈景堂,祝丽英,赵永锋,郭晋杰  
(河北农业大学农学院/国家玉米改良中心河北分中心,河北保定 071000)

**摘要:**为了解析株高性状的遗传基础,以 X178 和 NX531 为亲本构建的 124 份 RIL 群体为研究材料,基于高密度 SNP 标记构建的包含 7 278 个 bin 的 bin-map 连锁图谱,对辛集、保定 2 个地点 RIL 群体的株高、穗位高、穗位系数 3 个性状进行 QTL 定位分析,共检测到 16 个 QTL 位点,有 9 个 QTL 的表型贡献率大于 10.00%。其中辛集检测到 7 个,单个 QTL 表型贡献率范围 4.67%~13.94%;保定检测到 9 个,单个 QTL 表型贡献率范围 0.35%~25.56%。在 2 个环境下检测到 *qEHX3* 和 *qEHB3* 的置信区间存在重叠。在第 1 连锁群上 289.16~296.77 Mb 发现控制株高的 *qPHB1* 和穗位高的 *qEHB1-2* 定位区间相邻。在 bin1.07 定位到的 *qPHX1-1* 区间内存在 *br2*(*brachytic2*) 基因,bin1.09~1.1 定位到的 *qPHX1-2* 区段内存在 *d8*(*dwarf8*) 基因,bin3.07 定位到的 *qEHX3* 区段内存在 *ccd8* 基因,这 3 个基因影响节间的伸长,与株高、穗位高的发育相关。该研究结果为株高相关性状 QTL 精细定位、克隆提供理论依据。

**关键词:**玉米;株高;穗位高;穗位系数;高密度连锁图谱

**中图分类号:**S513.03 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2019)13-0038-04

随着我国农业的快速发展,全程机械化生产是解决“三农”问题的关键。玉米倒伏直接影响机械化生产,而品种自身抗倒能力的强弱直接决定了能否采用机械化生产。在玉米的诸多株型性状中,株高、穗位高与玉米抗倒能力密切相关。Horner 等以 F44 和 F6 为材料进行 7 轮回交选择,发现穗位降

低 9%,倒伏率减少 25%<sup>[1]</sup>。张泽民等研究表明,通过降低穗位系数,可以提高其抗倒性<sup>[2]</sup>。付志远等研究发现,穗上节间数与穗位高及穗位系数显著相关,可以通过增加穗上节间数来减小穗位系数,增强玉米的抗倒性能<sup>[3]</sup>。而选育抗倒、适合于机械化收获的玉米品种,必须了解株高、穗位高等性状的遗传机制。

一些研究者已发现株高、穗位高性状受主基因+多基因控制,且基因的加性、显性和上位性效应均起作用;在不同的遗传群体中这些基因作用的大小有差异,以基因的加性效应为主<sup>[4-6]</sup>。严建兵等利用简单序列重复(SSR)等分子标记对株高等性状进行定位研究,发现了一些与玉米株高、穗位高有关的数量性状基因座(QTL)<sup>[7-10]</sup>。这些相关 QTL 因其定位

收稿日期:2018-04-05

基金项目:河北省科技计划(编号:16226323D-2);农作物种质资源保护项目(编号:2016-2017NWB036-0405)。

作者简介:刘敬贤(1990—),女,河北保定人,硕士研究生,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:liujingxian116@163.com。

通信作者:黄亚群,硕士,教授,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:hyqun@hebau.edu.cn。

## 参考文献:

- [1] 蔚红,雷新涛,臧小平. 芒果无公害生产技术[M]. 北京:中国农业出版社,2002:8-10.
- [2] 黄剑锋,赵志常,党志国. 香花芒的性状描述与评价[J]. 热带作物学报,2015,36(8):1380-1384.
- [3] 叶子. 中国芒果生产现状[J]. 世界热带农业信息,2004,3(4):10-11.
- [4] 黄丽芳,闫林,范睿,等. 芒果实生资源遗传多样性的 SSR 分析[J]. 热带作物学报,2011,32(10):1828-1832.
- [5] 陈华蕊,陈业渊,尼章光,等. 芒果生物技术研究进展[J]. 江西农业学报,2009,21(12):90-94.
- [6] 黄云,刘斌,杜邦,等. 2013 年攀枝花芒果冻害调查报告[J]. 中国热带农业,2014,21(2):51-54.
- [7] 伍从银. 攀枝花芒果产业发展研究[D]. 雅安:四川农业大学,2016.
- [8] 王家保,王令霞,刘志媛,等. 芒果 DNA 提取方法比较及 ISSR 反应体系的优化[J]. 生物技术,2005,15(5):37-41.
- [9] 张宇,黄国弟,唐志鹏,等. 芒果总 DNA 提取方法比较分析

- [J]. 经济林研究,2014,32(2):62-65.
- [10] 马艳芝,陈桂平. 11 份荆芥种质资源遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 中药材,2017,40(2):311-314.
- [11] 孙晓梅. 利用 RAPD 标记评价百合品种间的遗传多样性[M]. 北京:中国林业出版社,2005:312-342.
- [12] Yeh F C, Yang Y, Boyle T J, et al. POPGENE version 1.32, the user-friendly shareware for population genetic analysis[J]. University of Alberta, 1999, 12(11):143-165.
- [13] Nei M. Genetic distance between populations[J]. American Naturalist, 1972, 106(949):283-292.
- [14] 梅嘉洛,黄小霞. 关于狼尾草属牧草遗传多样性的 RAPD 和 ISSR 分析[J]. 福建农林大学作物科学学院, 2016, 26(12):265-269.
- [15] 邓明文. 岷江百合种质资源遗传多样性研究[D]. 南京:南京林业大学,2008.
- [16] 赵英. 分子标记在芒果上的应用研究[J]. 农业研究与应用, 2013, 148(5):19-23.
- [17] Wright S. The genetical structure of populations[J]. Annals of Eugenics, 1951, 15(4):323-354.

区间大,目前还没有应用于育种实践。虽然,杨梅利用所设计的 SSR 和 Indel 标记对玉米第 3 染色体上控制株高的主效 QTL *qPH3. 2. 1*、*qPH3. 2. 2*、*qPH3. 3* 进行了精细定位,分别将定位区间缩小到 7.6、7.2、11 Mb,仍无法精准地预测到候选基因<sup>[11]</sup>。

随着高通量、操作简便、成本低廉的第 3 代测序技术广泛应用,利用高密度的单点多态 (SNP) 标记检测控制数量性状的关键位点已成为众多学者的研究工具<sup>[12-13]</sup>。在高粱<sup>[14]</sup>、玉米<sup>[15]</sup>、水稻<sup>[16]</sup>、小麦<sup>[17]</sup>、棉花<sup>[18]</sup> 等多种作物上均有利用 SNP 标记对株高等性状进行定位分析的报道。Wang 等利用 SNP 标记对玉米株高进行定位,发现在控制株高的 QTL 区间内存在 *na1*、*tdl* 和 *d3*<sup>[19]</sup>。

虽然 Sheridan<sup>[20]</sup>等学者,利用玉米突变体发现了与株高相关的基因,但对这些基因几乎未能实现克隆<sup>[20-21]</sup>。到目前为止,只有 Teng 等对 *ZmGA3ox2* 基因进行了克隆<sup>[22]</sup>。而利用高通量的 SNP 标记可将位点定位到较小的区段,实现目标性状位点的精细定位和候选基因的有效预测。本研究采用玉米自交系 X178 和 NX531 为亲本构建的重组自交系 (RIL),对株高相关性状进行调查,并利用高密度的连锁图谱对其进行定位,挖掘株高相关性状紧密连锁的分子标记,检测主效 QTL 区域,为株高相关性状 QTL 克隆和分子标记辅助育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以玉米农大 108 亲本之一 X178 和农单 5 亲本之一 NX531 杂交,以单粒传法连续自交构建的 124 份 F<sub>9</sub> 重组自交系 (RIL) 为试验材料。农大 108 和农单 5 均为国家审定品种,具有广泛种植面积。

1.2 试验设计

RIL 群体及其 2 个亲本于 2017 年分别在国家玉米改良中心河北分中心试验基地 (简称保定, BD, 38° 87' N, 115°47'E) 和河北农业大学辛集试验基地 (简称辛集, XJ, 37°94'N, 115°22'E) 进行春播 (4 月 20 日) 和夏播 (6 月 18 日)。2 个试验点均采用随机区组试验设计,单行区,2 次重复,小区行长 3.0 m,行间距 0.6 m,种植密度设置为 75 000 株/hm<sup>2</sup>,并设置保护行。保定试验点,无前茬作物,播

种前施农家肥作为基肥,在播种前和拔节期各浇灌 1 次水;辛集试验点,前茬作物为小麦,施用三元 (N : P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> : K<sub>2</sub>O = 18 : 20 : 5) 复合肥做基肥,播种后进行浇水。其他田间管理同大田生产。

1.3 株高相关性状测定指标及方法

在玉米成株期,对辛集和保定 2 个试验点 RIL 群体每株系选取 3 株进行株高 (plant height, 简称 PH)、穗位高 (ear height, 简称 EH) 的测定,并计算穗位系数 (ear height coefficients, 简称 EHC)<sup>[18]</sup>。株高:地面至雄穗顶部的距离 (cm);穗位高:地面至穗位节处的距离 (cm);穗位系数:穗位高与株高的比值。

1.4 表型数据统计分析

利用 SPSS 19.0 对所调查株高、穗位高和穗位系数进行描述性统计分析、正态性 Kolmogorov - Smirnov 检验。

1.5 遗传连锁图谱的构建及 QTL 定位分析

采用 7 278 个 bin 标记构建的覆盖全基因组 2 017.13 Mb bin - map 遗传图谱<sup>[23]</sup>,根据复合区间作图法 (complex interval mapping, 简称 CIM),使用 R/qtl 软件包中的 *cim\_scan* 命令,对株高、穗位高、穗位系数进行 QTL 定位,window 设为 10 cM。运行参数为默认值,LOD 值设置为 2.5, QTL 置信区间用 1.5 个 LOD 值衰减方法进行判定,用 R 命令的 *l m* 来计算每个 QTL 的加性效应及其对应的表型贡献率。

2 结果与分析

2.1 RIL 群体及其亲本株高相关性状的表型统计分析

保定和辛集 2 个试验点 RIL 群体及其亲本株高、穗位高、穗位系数表型数据统计分析结果见表 1。对亲本株高、穗位高、穗位系数 3 个性状进行差异显著性 *t* 检验发现,亲本 X178 的株高、穗位高在辛集环境下极显著低于亲本 NX531 (*P* < 0.01),亲本 X178 的穗位高在保定环境下显著高于亲本 NX531 (*P* < 0.05)。RIL 群体株高、穗位高、穗位系数在 2 个环境下的最大值均高于相应的高值亲本,最小值均低于相应的低值亲本,表现为双向超亲分离,具有较大的变异范围。对 RIL 群体株高、穗位高、穗位系数的分布状况进行单样本 K - S 检验, *P* 值为 0.796 ~ 0.997,说明 3 个性状均服从正态分布。RIL 群体株高、穗位高、穗位系数 3 个性状表现典型的数量性状特征,符合 QTL 定位的要求。

表 1 保定和辛集 RIL 群体及其亲本株高、穗位高、穗位系数的描述统计分析

性状	环境	亲本		RIL 群体							
		X178	NX531	均值	标准差	最小值	最大值	偏度	峰值	K - S 检验 <i>P</i> 值	变异系数 (%)
株高 (cm)	XJ	154.05	170.79 **	160.28	21.58	112.77	208.72	-0.02	-0.45	0.997	0.13
	BD	195.75	186.75	176.07	18.99	130.83	214.50	-0.28	-0.31	0.868	0.11
穗位高 (cm)	XJ	63.09	73.31 **	62.86	10.75	35.70	91.40	0.19	-0.03	0.796	0.17
	BD	97.15 *	80.15	76.35	10.92	48.03	97.95	-0.06	-0.43	0.980	0.14
穗位系数	XJ	0.41	0.43	0.39	0.04	0.29	0.50	0.17	0.22	0.933	0.11
	BD	0.50	0.43	0.43	0.04	0.33	0.51	-0.22	-0.14	0.957	0.09

注:数据后 \* 表示在 0.05 水平上差异显著; \*\* 表示在 0.01 水平上差异显著。表 2 同。

对株高、穗位高、穗位系数两两性状间相关性进行分析 (表 2) 发现,在保定和辛集 2 个环境下株高、穗位高、穗位系数之间的相关性质是一致的,株高与穗位高表现为高度正相

关关系,其相关系数分别为 0.807、0.808;穗位高与穗位系数间也表现出极显著正相关关系,相关系数分别为 0.735、0.595。这表明株高、穗位高、穗位系数之间应该存在着共同

表 2 玉米株高、穗位高、穗位系数之间的表型相关性			
性状	株高	穗位高	穗位系数
株高		0.808 **	0.016
穗位高	0.807 **		0.595 **
穗位系数	0.2	0.735 **	

注:左下为保定相关系数;右上为辛集相关系数。

的遗传基础或一致的 QTLs。

2.2 高密度遗传连锁图谱的构建

利用已获得的 7 278 个重组 bin 标记,构建的高密度 bin 标记遗传图覆盖全基因组 2 017.13 Mb,相邻的 2 个 bin 之间的物理距离最大为 3.28 Mb,最小为 80.00 kb,平均为 277.00 kb;构建的遗传连锁图谱总长为 2 569.00 cM,相邻的

bin 标记之间平均遗传距离为 0.35 cM。

2.3 RIL 群体各个株型相关性状的 QTL 分析

对玉米 RIL 群体株高、穗位高、穗位系数 3 个性状进行 QTL 定位分析,共定位到 16 个 QTL(表 3),其中在辛集检测到 7 个,分布在 1、2、3、4 号染色体上,单个 QTL 表型贡献率为 4.67%~13.94%,其中有 4 个 QTL 的表型贡献率大于 10.00%,单个 QTL 的遗传图距为 4.27~17.79 cM,物理距离为 1.67~10.21 Mb,其中有 2 个 QTL 的物理距离在 5.00 Mb 以内;在保定检测到 9 个,分布在 1、3、4、7 号染色体上,单个 QTL 表型贡献率范围为 0.35%~25.56%,其中有 5 个 QTL 的表型贡献率大于 10.00%,单个 QTL 的遗传图距为 2.07~18.83 cM,物理距离为 1.14~10.35 Mb,其中有 6 个 QTL 的物理距离在 5.00 Mb 以内。

表 3 两环境 RIL 群体株高相关性状的 QTL 分析

性状	QTL	环境	染色体	QTL 峰点		QTL				
				遗传位置(cM)	物理位置(Mb)	bin	物理区间(Mb)	LOD 值	贡献率(%)	加性效应
株高 PH	<i>qPHX1-1</i>	XJ	1	286.41	202.22	1.07	201.23~202.90	4.83	7.23	15.78
	<i>qPHX1-2</i>		1	369.31	269.04	1.09~1.10	264.11~274.14	2.69	13.94	-16.95
	<i>qPHB1</i>	BD	1	449.38	296.34	1.11	295.63~296.77	3.86	8.38	11.70
	<i>qPHB7-1</i>		7	8.03	3.54	7.00~7.01	2.13~5.67	4.62	7.29	-15.06
	<i>qPHB7-2</i>		7	99.18	147.51	7.03	142.47~152.54	3.25	19.44	16.31
穗位高 EH	<i>qEHX2</i>	XJ	2	101.78	25.97	2.03~2.04	23.63~28.59	4.91	11.49	7.19
	<i>qEHX3</i>		3	156.68	204.75	3.07	194.77~204.98	3.12	12.22	-7.58
	<i>qEHB1-1</i>	BD	1	51.56	17.92	1.02	17.66~19.60	3.93	5.96	-8.71
	<i>qEHB1-2</i>		1	407.60	290.51	1.11	289.16~292.73	3.03	0.35	5.83
	<i>qEHB3</i>		3	156.68	207.74	3.07~3.08	202.53~208.51	5.66	13.92	-10.92
	<i>qEHB7</i>		7	85.90	134.24	7.03	133.38~137.80	7.14	25.56	12.18
穗位系数 EHC	<i>qEHCX2-1</i>	XJ	2	117.89	42.39	2.04	39.27~47.46	2.62	5.80	0.02
	<i>qEHCX2-2</i>		2	272.68	210.93	2.08	207.82~213.36	2.90	4.67	-0.02
	<i>qEHCX4</i>		4	188.68	182.60	4.07~4.08	179.01~188.52	4.46	10.04	0.03
	<i>qEHCB4</i>	BD	4	92.86	71.63	4.05	71.05~81.40	3.89	17.55	-0.03
	<i>qEHCB7</i>		7	115.89	158.60	7.04	156.89~160.08	4.21	15.57	0.03

株高定位到 5 个 QTL,分布在 1、7 染色体上,可解释 7.23%~19.44%的表型变异。在第 1 染色体 269.04 Mb 位置上的 *qPHX1-2* 可解释 13.94%的表型变异,在第 7 染色体 147.51 Mb 位置上的 *qPHB7-2* 可解释 19.44%的表型变异,并且 *qPHX1-2* 和 *qPHB7-2* 的增效等位基因均来自母本 X178。穗位高定位到 6 个 QTL,分布在第 1、2、3、7 染色体上,可解释 0.35%~25.56%的表型变异,其中定位到 4 个 QTL 的表型贡献率大于 10.00%,*qEHX2* 和 *qEHB3* 的增效等位基因均来自父本 NX531,*qEHX3* 和 *qEHB7* 的增效等位基因均来自母本 X178,其中 bin3.07(204.75 Mb)位置上的 *qEHX3* 和 bin3.07~3.08(207.74 Mb)位置上的 *qEHB3* 的峰值物理位置相距 5.98 Mb,其置信区间存在重叠,说明该区段上控制穗位高的 QTL 具有较强的稳定性与可靠性。第 1 连锁群上在 289.16 Mb~296.77 Mb 之间发现控制穗位高和株高 QTL 定位区间临近,可能是存在紧密连锁的控制株高、穗位高的基因,也可能是一因多效。穗位系数检测到 6 个 QTL,分布在 2、4、7 染色体上,可解释 4.67%~17.55%的表型变异,3 个 QTL 的表型贡献率大于 10.00%,其中在第 4 染色体 bin 4.05(71.63 Mb)位置上的 *qEHCB4* 可解释的表型贡献率最大。

3 结论与讨论

本研究发现辛集、保定 2 个环境下株高、穗位高和穗位系数表型值间相关关系与 QTL 定位相关性近似一致。如株高与穗位高表现出高度的相关关系,在第 1 连锁群上 289.16 Mb~296.77 Mb 发现控制株高的 *qPHB1* 和穗位高的 *qEHB1-2* 定位区间临近。这一研究结果也证实了其他研究试验<sup>[24]</sup>。李清超等在多个区域同时检测到控制株高和穗位高的 QTL,并且株高和穗位高具有较强的相关关系<sup>[24]</sup>。

株高、穗位高是重要的农艺性状,是抗倒、机械化收获的重要指标参数。本研究利用高密度连锁图谱,检测到 16 个与株高、穗位高、穗位系数相关的 QTL。该定位结果与前人研究进行比较,发现本研究在第 1 染色体 17.66~19.60 Mb 区段检测到的控制穗位高的 *qEHB1-1*,位于李浩川等定位到的穗位高 QTL 区间内<sup>[25]</sup>;在第 3 染色体 194.77~204.98 Mb 区段检测到控制穗位高的 *qEHX3* 和 202.53~208.51 Mb 区段检测到控制穗位高的 *qEHB3*,在第 3 染色体上检测到控制穗位高的 QTL 与杨晓军等<sup>[9]</sup>、Guan 等<sup>[21]</sup>、Li 等<sup>[26]</sup>的定位结果存在重叠,并且 *qEHX3* 和 *qEHB3* 的峰值物理位置相距

2.99 Mb;在第 7 染色体 133.38 ~ 137.80 Mb 区段检测到控制穗位高的 *qEHB7*,该 QTL 位于杨晓军等在第 7 染色体上检测到控制穗位高的 QTL 定位区间内<sup>[9]</sup>;在第 2 染色体 39.27 ~ 47.46 Mb 区段检测到控制穗位系数的 *qEHCX2-1*,与李浩川等定位到的穗位高 QTL 区间存在重叠<sup>[25]</sup>。Guan 等在 *qEHX3* 定位区间内发现 *ccd8* 基因,通过影响玉米节间的伸长,影响玉米穗位高<sup>[21]</sup>。依据这些位点在不同的群体、不同试验环境均被检测到这一结果,认为 *qEHB1-1*、*qEHX3*、*qEHB3*、*qEHB7*、*qEHCX2-1* 是真实存在的,为遗传稳效 QTL,是控制株高的重要位点。

本研究在 bin1.07 (201.23 ~ 202.9 Mb) 区段定位到株高的 *qPHX1-1*,其定位区间仅有 1.67 Mb,生物信息学研究发现在该区域内存在 *br2* (*brachytic2*) 基因。玉米中 *br2* 基因编码 ABC 转运体,参与生长素的极性运输,玉米 *br2* 的突变主要影响下部茎节间的生长<sup>[27]</sup>。在 bin1.09 ~ 1.10 (264.11 ~ 274.14 Mb) 位置上定位到株高的 *qPHX1-2*,在这一区段内存在 *d8* (*dwarf8*) 基因。拟南芥、小麦、玉米中的 *GAI*、*Rht-1* 和 *d8* 为直系同源基因,*GAI*、*Rht-1* 和 *d8* 基因编码含有 SH2 结构域,类似于核转录因子的蛋白质,可能参与赤霉素信号转导<sup>[28]</sup>。在 bin3.07 (194.77 ~ 204.98 Mb) 位置上定位到株高的 *qEHX3*,在这一区段内存在 *ccd8* (*carotenoid cleavage dioxygenase8*) 基因。Guan 等发现 *ccd8* 基因参与独角金内酯的信号转导途径,*Zmccd8* 突变会显著降低茎直径,影响植株节间的伸长,使不定根发育迟缓<sup>[21]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] Horner E S, Lutrick M C, Chapman W H, et al. Effect of recurrent selection for combining ability with a single - cross tester in maize [J]. Crop Science, 1976, 16(1): 5 - 8.
- [2] 张泽民, 贾长柱. 玉米株型对遗传增益的影响[J]. 遗传, 1997, 19(2): 35 - 38.
- [3] 付志远, 邵可可, 陈德芝, 等. 穗上节间数与玉米抗倒伏能力的相关性分析[J]. 河南农业大学学报, 2011, 42(2): 149 - 154.
- [4] 兰进好, 褚 栋. 玉米株高和穗位高遗传基础的 QTL 剖析[J]. 遗传, 2005, 27(6): 925 - 934.
- [5] 王铁固, 马 娟, 张怀胜, 等. 玉米穗位高的主基因 + 多基因的遗传模型分析[J]. 贵州农业科学, 2012, 40(4): 10 - 13.
- [6] 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.
- [7] 严建兵, 汤 华, 黄益勤, 等. 不同发育时期玉米株高 QTL 的动态分析[J]. 科学通报, 2003, 48(18): 1959 - 1964.
- [8] 汤 华, 严建兵, 黄益勤, 等. 玉米 5 个农艺性状的 QTL 定位[J]. 遗传学报, 2005, 32(2): 203 - 209.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] 杨 梅. 玉米株高 QTL *qPH3.2* 和 *qPH3.3* 的精细定位[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017: 20 - 30.
- [12] Zhou Z Q, Zhang C S, Zhou Y, et al. Genetic dissection of maize plant architecture with an ultra - high density bin map based on recombinant inbred lines[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 178.
- [13] Cui M, Jia B, Liu H H, et al. Genetic mapping of the leaf number above the primary ear and its relationship with plant height and flowering time in maize [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1437.
- [14] Zou G H, Zhai G W, Feng Q, et al. Identification of QTLs for eight agronomically important traits using an ultra - high - density map based on SNPs generated from high - throughput sequencing in sorghum under contrasting photoperiods[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(15): 5451 - 5462.
- [15] Zhang W Q, Zhang M C, Li Z H, et al. Dissection of the molecular genetic architecture of the ratio of ear to plant heights in response to ethylene by a RIL population with SNPs marker in maize[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(6): 142.
- [16] Huang X E, Feng Q, Qian Q, et al. High - throughput genotyping by whole - genome resequencing[J]. Genome Research, 2009, 19(6): 1068 - 1076.
- [17] Zou J, Semagn K, Iqbal M, et al. Mapping QTLs controlling agronomic traits in the ‘Attila’ × ‘CDC go’ spring wheat population under organic management using 90K SNP array[J]. Crop Science, 2017, 57(1): 365 - 377.
- [18] Qi H K, Wang N, Qiao W Q, et al. Construction of a high - density genetic map using genotyping by sequencing (GBS) for quantitative trait loci (QTL) analysis of three plant morphological traits in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Euphytica, 2017, 213(4): 83.
- [19] Wang B B, Liu H, Liu Z P, et al. Identification of minor effect QTLs for plant architecture related traits using super high density genotyping and large recombinant inbred population in maize (*Zea mays*) [J]. BMC Plant Biology, 2018, 18(1): 1 - 12.
- [20] Sheridan W F. Maize developmental genetics: genes of morphogenesis[J]. Annu Rev Genet, 1988, 22(1): 353 - 385.
- [21] Guan J C, Koch K E, Suzuki M, et al. Diverse roles of strigolactone signaling in maize architecture and the uncoupling of a branching - specific subnetwork [J]. Physiologia Plantarum, 2012, 160(3): 1303 - 1317.
- [22] 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.
- [23] 赖国荣, 张 静, 刘 函, 等. 基于 GBS 构建玉米高密度遗传图谱及营养品质性状 QTL 定位[J]. 农业生物技术学报, 2017, 25(9): 1400 - 1410.
- [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.
- [25] 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.
- [26] Li X P, Zhou Z J, Ding J Q, et al. Combined linkage and association mapping reveals QTL and candidate genes for plant and ear height in maize[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7(833): 1 - 11.
- [27] Multani D S, Briggs S P, Chamberlin M A, et al. Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize *br2* and sorghum *dw3* mutants [J]. Science, 2003, 302(5642): 81 - 84.
- [28] Peng J, Richards D E, Hartley N M, et al. ‘Green revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators[J]. Nature, 1999, 400(6741): 256 - 261.