

玉米自交系穗部性状的全基因组关联分析

白奇艳^{1,2}, 南文智^{1,2}, 张雄^{1,2}, 杨宏霞¹, 刘婷婷¹

(1. 榆林学院 生命科学学院, 陕西 榆林 719000; 2. 陕西省陕北旱区作物节水工程技术研究中心, 陕西 榆林 719000)

摘要:玉米穗部性状显著影响产量, 通过全基因组关联分析(GWAS)挖掘与穗部性状紧密关联的遗传位点, 不仅有助于理解这些性状的遗传基础, 还可以开发分子标记, 为分子标记辅助选择育种奠定基础。本研究选用350份玉米自交系构成的自然群体, 利用玉米6H60K芯片鉴定自交系的基因型。采用混合线性模型(MLMM)对穗行数、穗轴粗、穗长、行粒数和穗粗等性状开展全基因组关联分析, 筛选与目标性状关联的SNP标记。研究结果显示, 五个穗部性状在试验群体中均呈现正态分布特征, 两个环境下各性状的变异系数均大于10%, 5个性状的偏度和峰度值均在-1~1之间; 以 $P < 0.0001$ 为标准, 共获得32个与玉米穗部性状显著相关的SNP位点, 分布于1~10号染色体上。结果表明, 玉米自交系穗部性状作为典型的数量性状, 主要受微效多基因控制, 遗传基础复杂。

关键词:玉米自交系; 穗部性状; SNP; 群体结构; 全基因组关联分析

中图分类号: S513 文献标识码: A 文章编号: 0488-5368(2025)03-0007-06

Genome-Wide Association Study of Ear Related Traits in Maize Inbred Lines

BAI Qiyang^{1,2}, NAN Wenzhi^{1,2}, ZHANG Xiong^{1,2}, YANG Hongxia¹, LIU Tingting¹

(1. College of Life Sciences, Yulin University, Yulin, Shaanxi, China 2. Engineering and Technology Research Center of Water-Saving for Crops in Arid Area of Northern Shaanxi, Yulin, Shaanxi 719000, China)

Abstract: Maize ear traits play an important role in determining yield. Genome-wide association studies (GWAS) can help find genetic sites related to these traits, which improves understanding of their genetic basis and supports the development of molecular markers for breeding. In this study, a total of 350 maize inbred lines were used, and their genotypes were identified using the maize 6H60K chip. A mixed linear model (MLMM) was applied to study key ear traits, including ear row number, cob diameter, ear length, kernel number per row, and ear diameter, and to identify SNP markers linked to these traits. The results showed that all five ear traits followed a normal distribution in the tested population. The variation coefficients for each trait were greater than 10% in both environments, and the skewness and kurtosis values ranged between -1 and 1. Using a significance level of $P < 0.0001$, a total of 32 SNP loci related to maize ear traits were found across chromosomes 1 to 10. These findings suggest that maize ear traits are quantitative traits mainly controlled by many small-effect genes and have a complex genetic background.

Key words: Maize inbred lines; Ear traits; SNP; Population structure; GWAS

提高玉米产量是育种的核心目标。玉米产量主要取决于三个因素: 单位面积上的穗数、每穗的粒数以及粒重^[1]。其中, 穗部性状作为产量构成的关键因素, 一直受到育种家的密切关注。穗部性状包括了穗长、结实长度、穗的直径、穗行数以及粒

数等。由于这些性状具有显著的遗传效应^[2], 因此, 深入研究玉米穗部相关性状的遗传机制, 对于提升玉米产量具有极其重要的价值。

玉米的穗部性状是由多个基因共同调控的数量性状, 容易受到环境因素的影响。通过在不同的

收稿日期: 2024-02-14 修回日期: 2024-03-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060489); 榆林市科技局项目(2019-106-5)。

第一作者简介: 白奇艳(1990-), 女, 硕士研究生, 主要从事作物遗传育种研究。

通信作者: 南文智, 刘婷婷。

群体中进行全基因组关联分析(GWAS),已经发现了大量与玉米穗部相关性状的基因位点。例如,Yi等^[3]利用重组自交系(RIL)和F2群体,成功鉴定出13个与穗轴粗相关的数量性状位点(QTL),这些QTLs能够解释表型变异的4.3%~8.7%。Guo等^[4]使用由郑58x昌7-2构建的231个F2:3家系中,在两种不同的密度条件下进行两组试验,成功鉴定出13个控制穗轴粗的QTLs。其中,有3个QTLs解释表型变异率的13.65%~24.71%。在韩国糯玉米构建的F2:3群体中,Choe等^[5]成功地鉴别出7个控制穗轴粗度的数量性状位点(QTL),解释表型变异率为4.4%~12.9%。王帮太等^[6]通过元分析方法,整合了与产量性状相关的QTL,发现5个与穗轴粗度相关的QTL是一致的,其中,2个元-QTL位于籽粒产量的关键区域。Su等人^[7]采用了复合区间作图和最小绝对值收敛和选择的方法,分别鉴别出2个和3个控制穗轴粗度的数量性状位点(QTLs)。Zhu等^[8]在全基因组关联分析中发现5个单核苷酸多态性(SNPs)和穗轴粗度显著相关,确定6个候选基因。Zhang等^[9]在研究中结合连锁分析和关联分析,成功确定了13个控制穗轴粗度的数量性状位点(QTLs)和25个与穗轴粗显著相关的单核苷酸多态性(SNPs)。张焕欣等^[10]在203份玉米自交系构建的关联群体基础上,对穗行数的遗传机制进行了深入解析,成功检测到9个与穗行数显著相关的单核苷酸多态性(SNPs),并找到4个候选基因。吴律等^[11]利用80份核心玉米自交系进行了深入的行粒数关联分析,检测到19个与行粒数紧密相关的单核苷酸多态性(SNP),这些SNP的具体位置和影响已被精确鉴定。马娟等^[12]在309份玉米自交系构成的关联群体中,精心展开了对调控穗轴粗度的遗传位点的探索工作,成功地判断出12个与穗轴粗度显著相关的单核苷酸多态性(SNPs)。Yang等^[13]在126个玉米自交系中,检测到116个与穗粗、穗行数和行粒数相关的SNP位点。钱佳翼等^[14]在来源广泛的玉米自交系中,利用10个重组自交系群体,挖掘出与穗长、穗行数、穗重和穗轴重等穗发育性状相关的17~34个关联位点^[15],深入研究穗型和粒型相关性状的全基因组关联分析,成功识别出28个穗型相关的单核苷酸多态性(SNPs)和16个与粒型相关的SNPs。

由于玉米穗部性状遗传基础复杂,基因组变异丰富,不研究群体的遗传位点差异可能较大。同时玉米全基因组已经完成测序^[16,17],但有关玉米穗部性状的全基因组关联分析的研究报道较少。本

研究通过使用350份自交系构建的遗传群体,为了深入剖析这些自交系的穗部性状,我们采用了23801个高精度的单核苷酸多态性(SNP)标记。基于多种模型,我们成功地识别出了与穗部性状显著关联的位点。这些研究成果也为玉米遗传学和分子育种领域的发展提供了新的思路和方法,有助于推动农业生产的可持续发展。

1 材料与方法

1.1 材料

本试验材料来源于1200份重要的育种材料。通过2021年和2022年的田间表型鉴定,选择性状差异较大的350份自交系。试验材料采用完全随机设计种植于陕西省榆林市榆阳区国家农业示范园区,分别于2021年和2022年两个环境下双行种植,行距0.6m,株距0.25m,行长3m,外侧设置1m保护行;成熟后按自交系统一收获晾晒,随机挑选玉米穗,按照相关标椎进行表型性状测量。田间管理按照大田常规管理,适时施肥、灌溉、喷洒除草剂,避免各种生物和非生物胁迫。

1.2 方法

1.2.1 表型数据统计分析 利用R语言对不同环境穗部性状进行相关性分析。利用QTL IciMapping4.0对2021年和2022年两个环境下的表型数据进行方差分析、遗传力评估以及计算穗部性状最佳线性无偏估计值(BLUE)。

1.2.2 基因型鉴定和分析 基于AFFYmetrix芯片检测平台,采用Maize6H-60K芯片进行基因分型。基因芯片分析系统检测流程包括DNA提取、DNA样品质量检测、DNA均一化、DNA线性扩增、DNA片段化、片段化DNA沉淀与重悬、芯片杂交、芯片清洗、单碱基延伸及染色、芯片扫描、数据质控、SNP分型等流程。采用TASSEL5.0软件检测群体SNP。

1.2.3 全基因组关联分析 利用分布在10条染色体上的SNP标记鉴定350份玉米种质资源构成的自然群体的基因型,同时对上述玉米自交系的穗长、穗行数、行粒数、穗粗、穗轴粗等性状在不同年份开展田间鉴定试验,获得相应的表型数据。利用混合线性模型(MLM)筛选与上述穗部性状相关的SNP位点。

2 结果分析

2.1 芯片基因分型

利用TASSEL5.0软件对28496个SNP基因型数据进行描述性分析,以最小等位变异频率(Mi-

nor AlleleFrequency) > 0.01 和缺失数据比率 (Proportion Missing) < 0.01 为标准,进行质量控制,即去除质量较低的 SNP,筛选到 23 801 个 SNP 标记用

于后续分析(图 1)。经过质控筛选后的 SNP 标记分散到每条染色体上,可用于后续 GWAS 分析(图 1)。

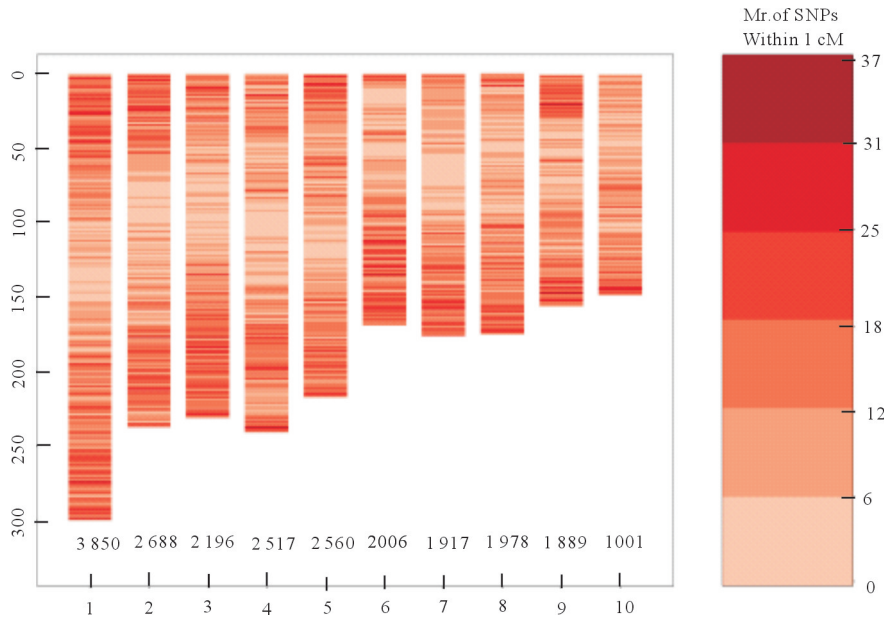


图 1 每条染色体上 SNP 物理位置分布

注:横轴代表每条染色体,纵轴代表 SNP 标记范围,图例为 SNP 标记数量

2.2 穗部性状的表型变异分析

通过统计分析穗长、穗行数、行粒数、穗粗、穗轴粗等 5 个穗部性状的表型数据(表 1),发现 5 个穗部性状在 2 个环境中各表型变异范围不同,2021 年变异范围分别为 4.92~19.00、1.41~5.83、8.00~24.00、6.0~38.00、0.85~3.33;2022 年的变异范围分别为 3.83~21.33、2.67~8.00、10.00~24.00、10.00~46.00、1.10~3.73。行粒数在两个环境下的变异系数最大为 29.40%和 21.97%,2021 年穗行数的变异

系数最小为 17.50%,2022 年穗粗的变异系数最小为 12.40%。同时,各性状在 2021 年环境的变异系数均大于 2022 年环境,其中穗粗、穗轴粗和行粒数 2 a 的变异差值达到 7%以上,表明各性状受环境影响较大。广义遗传力(H₂)表现为穗行数>穗轴粗>穗长>行粒数>穗粗,其遗传力分布范围为 0.39~0.58,穗行数具有最高的遗传贡献率,而穗粗的遗传变异度最低。表明环境因素对穗行数的影响最小,对穗粗的影响最大。

表 1 不同环境下玉米穗部性状的描述统计分析及其广义遗传力

性状	环境/年份	最大值	最小值	均值	标准差	变异系数/%	偏度	峰度	广义遗传力 H ₂
EL	2021	19.00	4.92	11.52	2.63	22.88	-0.11	-0.38	0.42
	2022	21.33	3.83	14.66	2.60	17.70	-0.47	0.62	
ED	2021	5.83	1.41	3.42	0.67	19.45	0.00	0.17	0.39
	2022	8.00	2.67	4.35	0.54	12.40	0.42	0.66	
ERN	2021	24.00	8.00	13.87	2.43	17.50	0.52	0.83	0.58
	2022	24.00	10.00	15.32	2.37	15.48	0.36	0.09	
KNR	2021	38.00	6.00	20.31	5.97	29.40	0.27	-0.31	0.41
	2022	46.00	10.00	27.25	5.99	21.97	0.04	0.31	
EAD	2021	3.33	0.85	2.28	0.45	19.57	-0.35	0.31	0.52
	2022	3.73	1.10	2.70	0.34	12.48	-0.26	0.84	

2.3 穗部性状的方差分析

方差分析结果表明(表 2),5 个穗部性状的基因型、环境以及基因型与环境互作型效应均达到极显著差异($P < 0.001$),表明基因型、环境以及基因

型与环境互作对 5 个穗部性状的形成均具有显著影响,同时穗长(EL)、行粒数(KNR)的基因型、环境、基因型与环境互作型方差较大,表明了不同自交系、不同环境对这两个性状影响较大。

表 2 穗部性状和籽粒性状方差分析

性状	变异来源	均方
EL	G	28.886 6***
	E	1 531.786***
	G×E	39.086 2***
	Error	0.610 3
ED	G	0.907 3***
	E	156.767***
	G×E	1.433 7***
	Error	0.009
ERN	G	14.388 4***
	E	475.664 5***
	G×E	9.068 9***
	Error	1.841 6
KNR	G	80.992 4***
	E	9 928.718 8***
	G×E	100.135 5***
	Error	11.120 1
EAD	G	0.403 6***
	E	35.135 3***
	G×E	0.375 9***
	Error	0.004 1

注:G 表示基因型;E 表示环境型;G×E 表示基因与环境交互型;EL:穗长,ED:穗粗,ERN:穗行数,KNR:行粒数,EAD:穗轴粗“*”,“**”,“***”分别表示在 $P<0.05$, $P<0.01$, $P<0.001$ 水平差异显著性。

2.4 玉米穗部性状相关性分析

为进一步分析穗部性状间的关系,本研究使用 BLUE 值对 5 个性状进行相关性分析。结果表明(图 2),穗部性状相关性表现在穗长与穗粗、行粒数、穗轴粗呈极显著正相关,穗粗与穗行数、行粒数、穗轴粗呈极显著正相关。穗部性状中,以穗长与行粒数的相关性最高($r^2=0.66$),表明穗部性状之间的相关性较为密切。

2.5 玉米穗部性状的全基因组关联分析

通过 MLM 模型对穗部相关目标性状进行了全基因组关联分析,在 2 个环境中共检测到 32 个与穗部性状显著关联 SNP 位点(穗长 7 个、穗粗 16 个、穗行数 1 个、行粒数 1 个、穗轴粗 7 个),分别分布在玉米的 1~10 号染色体上,解释表型变异率(R^2)范围为 6.27%~12.3%,其中 1 号和 10 号染色体上目标性状相关 SNP 数量最多(7 个),5 号和 6 号染色体上目标性状相关 SNP 数量最少(1 个),平均每条染色体上有 3.2 个相关 SNP(表 3)。有 5 个显著相关 SNP 的 R^2 值大于 10%,与穗粗和穗轴粗有关;穗行数和行粒数仅定位到 1 个 SNP(表 4)。

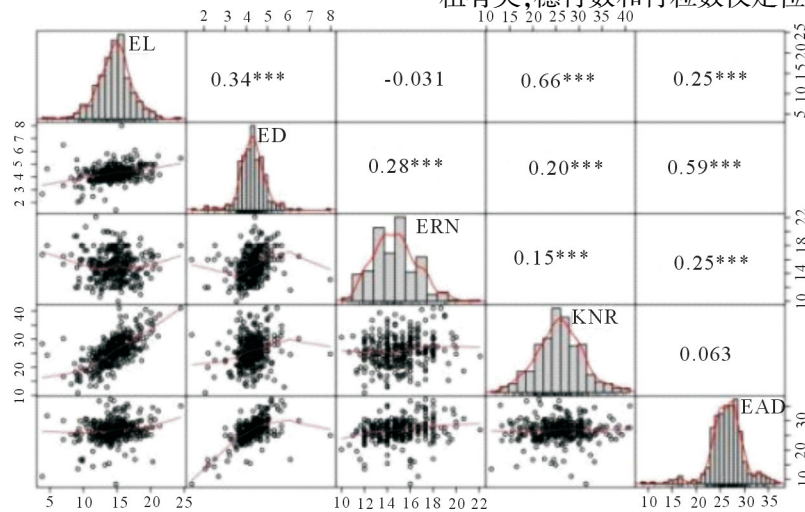


图 2 使用 BLUE 值的穗部性状的相关系数

注:EL:穗长,ED:穗粗,ERN:穗行数,KNR:行粒数,EAD:穗轴粗;*,**,*** 分别表示在 $P<0.05$, $P<0.01$, $P<0.001$ 水平差异显著性。

表 3 全基因组关联分析定位穗部性状 SNP 数目统计

性状	染色体										SNP 数目 / 个
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
穗长/个	5	1	0	0	0	0	0	0	0	1	7
穗粗/个	0	0	2	4	1	1	2	2	1	3	16
穗行数/个	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
行粒数/个	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
穗轴粗	2	0	0	0	0	0	0	0	2	3	7
总计/个	7	2	2	4	1	1	2	3	3	7	32

表 4 玉米穗部性状的显著关联 SNP 位点 ($P<0.0001$)

性状	SNP 位点	染色体	位置	等位基因	显著性	表型解释率/%
EL	Affx-291 400 233	1	17 179 313	C/G	1.001 44E-05	7.97
EL	Affx-291 430 439	1	17 324 517	A/G	9.830 56E-06	7.88
EL	Affx-291 377 647	1	17 491 648	T/C	2.233 94E-05	7.30
EL	Affx-291 395 779	1	253 853 001	T/G	9.601 29E-06	7.94
EL	Affx-291 406 977	1	253 857 564	T/G	1.226 47E-05	7.72
EL	Affx-291 438 765	2	185 826 029	T/C	9.670 58E-05	6.27
EL	Affx-291 427 804	10	148 470 094	T/C	4.912 06E-05	6.75
ED	Affx-291 427 904	3	214 278 640	A/G	6.786 18E-06	8.14
ED	Affx-291 385 567	3	214 445 983	T/C	6.435 6E-06	8.20
ED	Affx-88 985 871	4	32 280 309	A/G	7.848 55E-06	8.03
ED	Affx-291 420 038	4	34 365 944	A/G	7.29473E-06	8.11
ED	Affx-291 430 291	4	36 019 152	T/C	9.000 99E-07	9.57
ED	Affx-291 404 979	4	149 689 857	T/G	9.152 24E-06	7.92
ED	Affx-291 423 654	5	82 007 396	A/G	2.13E-08	12.30
ED	Affx-291 412 949	6	157 936 533	A/G	8.798 21E-06	7.95
ED	Affx-291 437 158	7	12 225 405	T/G	9.130 21E-06	7.96
ED	Affx-291 411 042	7	122 148 435	T/C	4.128 7E-06	8.49
ED	Affx-291 415 869	8	73 415 614	T/C	2.919 4E-07	10.39
ED	Affx-291 446 389	8	116 306 723	A/C	4.743 69E-06	8.38
ED	Affx-291 403 119	9	14 025 078	T/C	3.392 52E-08	11.96
ED	Affx-291 423 423	10	139 918 930	C/G	3.790 93E-07	10.25
ED	Affx-159 068 735	10	140 407 619	T/C	6.731 76E-06	8.15
ED	Affx-158 990 452	10	147 690 274	A/C	1.455 88E-06	9.23
ERN	Affx-291 379 632	2	23 588 665	A/G	1.374 99E-05	7.62
KNR	Affx-88 995 762	8	135 832 399	A/G	2.846 22E-05	7.12
EAD	Affx-291 442 820	1	20 644 157	T/C	7.960 03E-05	6.41
EAD	Affx-291 427 173	1	24 287 7057	A/G	4.235 15E-05	6.85
EAD	Affx-291 421 885	9	16 503 598	A/G	5.433 37E-05	6.74
EAD	Affx-291 429 169	9	91 851 059	A/G	3.633 06E-05	6.96
EAD	Affx-291 414 865	10	10 467 877	A/G	1.144 46E-05	7.77
EAD	Affx-291 386 836	10	13 170 083	A/G	1.18E-07	11.08
EAD	Affx-291 442 970	10	88 412 445	A/G	8.376 04E-05	6.37

3 讨论

五个穗部性状的变异系数范围介于 12.4%~29.4%之间,表现出丰富的遗传变异,其中玉米穗行数的遗传力最高,穗粗的遗传力最小,表明穗行数受环境影响最小,穗粗受环境影响最大。穗长、穗行数、穗粗、行粒数和穗轴粗等 5 个性状之间主要表现为正相关,其中穗长与行粒数的相关性最高,行粒数与穗行的相关系数最低。穗长性状在 1 号染色体上关联到 5 个 SNP 位点,表明调控穗长性状的遗传主要位于 1 号染色体。其中, Affx-291 400 233, Affx-291 430 439 和 Affx-291 377 647 的位置非常接近,位于 17.17~17.49 Mb 的区间内; Affx-291 395 779 和 Affx-291 406 977 仅差 4 563 bp。Massman 等^[18]指出,当显著性 SNP 之间的距离小于 5 cm

时,可以将它们归为一个数量性状位点(QTL),表明上述 5 个位点附近有多个调控穗长的 QTLs。Affx-291 427 804 位于 10 号染色体,与殷芳冰等^[19]定位的 10 号染色体上 QTL 热点区间 148.671~149.279 Mb 接近,表明该位点附近存在调控穗长的遗传位点。在穗粗性状中,筛选到 16 个相关联的 SNP 标记,其中 3 号染色体上的 Affx-291 427 904 和 Affx-291 385 567 与孙达秋^[20]定位到的 3 号染色体 SNP 热点区间 218.404 8~219.243 7 Mb 相差 4 Mb;6 号染色体上的 Affx-291 412 949 与殷芳冰等^[21]定位到的 6 号染色体 SNP 位置 162.81 Mb 接近,相差 4 Mb;4 号染色体上的 Affx-291 404 979 位于杨林^[22]等定位到的 SNP 物理位置 154.46 Mb 附近,相差 4 Mb。在穗行数性状中,定位到 1 个 SNP 位点(Affx-291379632),该标记

位点位于 2 号染色体上,具体位置是 23.59 Mb,对应的是 Affx-291 379 632。这个位点位于殷芳冰等^[21]确定的 QTL 热点区间 2 号染色体 22.071~26.774 Mb 之间。在行粒数性状中,筛选到 1 个 SNP 标记(Affx-88 995 762),和杨林^[22]等定位的 8 号染色体 SNP 位点 135.35 Mb 非常接近。在穗轴粗性状中,筛选到 7 个 SNP 标记,1 号染色体定位到上的 Affx-291 442 820 位于 SNP 热点区间 19.435~33.699 Mb 之间;9 号染色体上的 Affx-291 421 885 物理位置在 16.50 Mb 处,位于定位的 9 号染色体 SNP 热点区间 11.889~17.943 Mb 之间;10 号染色体定位的 Affx-291 414 865、Affx-291 386 836 分别位于定位的 10 号染色体 SNP 热点区间 6.925~11.925 Mb 和 13.767~18.856 Mb 之间^[21]。本研究基于全基因组关联分析挖掘玉米穗部性状的关联位点,对解析雌穗性状遗传结构具有重要意义,所鉴定的热点区间可为雌穗性状调控基因克隆提供理论参考。

参 考 文 献:

- [1] 赵久然,郭景伦,郭强,等. 玉米不同品种基因型穗粒数及其构成因素相关分析的研究[J]. 北京农业科学,1997(6): 2-3.
- [2] 何坤辉,常立国,李亚楠,等. 供氮和不供氮条件下玉米穗部性状的 QTL 定位[J]. 植物营养与肥料学报,2017,23(1): 91-100.
- [3] Yi Q, Liu Y, Hou X, *et al.* Genetic dissection of yield-related traits and mid-parent heterosis for those traits in maize (*Zea mays* L.) [J]. BMC Plant Biol, 2019(19): 392-411.
- [4] Guo J, Chen Z, Liu Z, *et al.* Identification of genetic factors affecting plant density response through QTL mapping of yield component traits in maize (*Zea mays* L.) [J]. Euphytica, 2011(182): 409-422.
- [5] Choe E, Torbert R R. Genetic and QTL analysis of pericarp thickness and ear architecture traits of Korean waxy corn germplasm. Euphytica, 2012(183): 243-260.
- [6] 王帮太,吴建宇,丁俊强,等. 玉米产量及产量相关性状 QTL 的图谱整合[J]. 作物学报,2009(35): 1 836-1 843.
- [7] Su C, Wang W, Gong S, *et al.* High density linkage map construction and mapping of yield trait QTLs in maize (*Zea mays*) using the genotyping-by-sequencing (GBS) technology [J]. Front Plant Sci, 2017(8): 706-719.
- [8] Zhu X M, Shao X Y, Pei Y H, *et al.* Genetic diversity and genome-wide association study of major ear quantitative traits using high-density SNPs in maize [J]. Front Plant Sci, 2018(9): 966-981.
- [9] Zhang X, Guan Z, Li Z, *et al.* A combination of linkage mapping and GWAS brings new elements on the genetic basis of yield-related traits in maize across multiple environments [J]. Theor Appl Genet, 2020(33): 2 881-2 895.
- [10] 张焕欣,翁建峰,张晓聪,等. 玉米穗行数全基因组关联分析[J]. 作物学报,2014,40(1): 1-6.
- [11] 吴律. 春玉米自交系 5 个穗部性状的全基因组关联分析[D]. 长春:吉林农业大学,2017.
- [12] 马娟,曹言勇,李会勇. 玉米穗轴粗全基因组关联分析. 作物学报,2021,47(7): 1 228-1 238.
- [13] YANG L, LI T, TIAN X K, *et al.* Genome-wide association study (GWAS) reveals genetic basis of ear-related traits in maize Euphytica [J]. 2020,216(11): 1-13.
- [14] 钱佳翼,柳俊,方圆,等. 玉米穗型和粒型性状的 GWAS 及其关联位点驯化和改良分析[J]. 玉米科学,2020,28(6): 45-51.
- [15] XIAO Y J, TONG H, YANG X H, *et al.* Genome-wide dissection of the maize ear genetic architecture using multiple populations. New Phytol, 2016, 210(3): 1 095-1 110.
- [16] Liu X, Huang M, Fan B, *et al.* Iterative usage of fixed and random effect models for powerful and efficient genome-wide association studies [J]. PLoS Genet, 2016(12): e1005767.
- [17] Segura V, Vilhjalmsson B J, Platt A, *et al.* An efficient multi-locus mixed-model approach for genome-wide association studies in structured populations [J]. Nat Genet, 2012(44): 825-830.
- [18] Massman J, Cooper B, Horsley R, *et al.* Genome-wide association mapping of fusarium head blight resistance in contemporary barley breeding germplasm [J]. Mol Breed, 2011(27): 439-454.
- [19] 殷芳冰,王成,龙艳,等. 玉米雌穗性状遗传分析与形成机制[J]. 中国生物工程杂志,2021(41): 30-46.
- [20] 孙达秋. 东北核心关联群体玉米果穗及籽粒性状的遗传基础解析[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2022.
- [21] 殷芳冰,李雅楠,鲍建喜,等. 玉米雌穗产量相关性状全基因组关联分析与候选基因鉴定[J]. 作物学报,2023,49(2): 377-391.
- [22] 杨林. 陕 A 群和陕 B 群选育玉米自交系的穗部性状遗传解析[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2021.