



麻一博,贾晓艳,刘亚捷,胡芳林,杨中哲,赵永锋,郭晋杰,祝丽英. 基于多种全基因组关联分析模型挖掘玉米苞叶性状基因位点[J]. 中国农业大学学报,2024,29(11):141-154.

MA Yibo, JIA Xiaoyan, LIU Yajie, HU Fanglin, YANG Zhongzhe, ZHAO Yongfeng, GUO Jinjie, ZHU Liying. Identification of the genetic locus associated with maize bract traits through diverse models of genome-wide association study[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2024, 29(11): 141-154.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2024.11.15

基于多种全基因组关联分析模型挖掘玉米苞叶性状基因位点

麻一博 贾晓艳 刘亚捷 胡芳林 杨中哲 赵永锋 郭晋杰 祝丽英*

(河北农业大学 农学院/国家玉米改良中心河北分中心/河北省作物种质资源实验室,河北 保定 071001)

摘 要 为挖掘玉米苞叶性状的显著关联位点及候选基因,选取205份玉米自交系在4个环境下测定5个苞叶性状,利用3种单位点GWAS模型(GLM、MLM和SUPER)和3种多位点GWAS模型(BLINK、FarmCPU和MLMM)进行全基因组关联分析,并对检测到的显著关联位点进行单倍型分析和候选基因挖掘。结果表明:苞叶性状变异系数为11.64%~51.62%,广义遗传率为79.45%~84.52%。6种模型共检测到332个显著关联SNP位点,SUPER模型最多,MLM模型最少。2种及2种以上模型共同检测到44个显著SNP位点,单个SNP可解释的表型变异为0.01%~3.20%,其中有6个SNP位点为苞叶层数和苞叶干重的共定位位点。通过单倍型分析在Chr5_65909914位点检测到与苞叶层数显著相关的3种单倍型,其分布频率分别为81.50%、17.00%和1.50%。共挖掘到14个玉米苞叶性状相关的候选基因,其中5个基因在雌穗原基2~4 mm时期和成熟叶片中表达量较高。

关键词 玉米;苞叶性状;全基因组关联分析;单倍型;候选基因

中图分类号 S513

文章编号 1007-4333(2024)11-0141-14

文献标志码 A

Identification of the genetic locus associated with maize bract traits through diverse models of genome-wide association study

MA Yibo, JIA Xiaoyan, LIU Yajie, HU Fanglin, YANG Zhongzhe, ZHAO Yongfeng,
GUO Jinjie, ZHU Liying*

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

Abstract In order to explore the significant associated locus and candidate genes of maize bract traits, 205 maize inbred lines were selected and 5 bract traits were measured under 4 environments. Three single-locus GWAS models (GLM, MLM and SUPER) and three multi-locus GWAS models (BLINK, FarmCPU and MLMM) were used for genome-wide association analysis, and haplotype analysis and candidate gene mining were performed for the significant association locus detected. The results showed that the coefficient of variation of bract traits was 11.64% to 51.62%, and the generalized heritability was 79.45% to 84.52%. A total of 332 significant associated SNPs were detected by six models, among which the SUPER model detected the most and the MLM model detected the least. A total of 44 significant SNPs were detected by two or more models, and the phenotypic variation explained by a single SNP was 0.01% to 3.20%, among

收稿日期:2023-12-23

基金项目:河北省重点研发计划项目(21326325D)

第一作者:麻一博(ORCID:0009-0000-5197-1227),硕士研究生,E-mail:mayibo97@163.com

通讯作者:祝丽英(ORCID:0009-0008-7797-6948),教授,主要从事玉米遗传育种研究,E-mail:zhuliyiing73@163.com

which 6 SNPs were the co-locus of bract number and mass. It was found that three haplotypes were significantly correlated with the number of bracts at Chr5_65909914 by haplotype analysis, and their distribution frequencies were 81.50%, 17.00% and 1.50%, respectively. A total of 14 candidate genes related to bract traits were mined, among which 5 genes were highly expressed in ear primordium 2-4 mm and mature leaves.

Keywords maize; bract traits; genome-wide association study; haplotype; candidate gene

玉米(*Zea mays* L.)是我国种植面积最大的粮食作物,但我国玉米机械化粒收程度远低于水稻和小麦,主要原因是生产上种植的玉米品种普遍存在收获时籽粒含水量高的缺点。苞叶是由着生于玉米果穗穗柄部叶鞘发育而成的变态叶,是储存营养物质的重要器官和果穗的保护器官^[1-2],且苞叶性状与籽粒脱水有密切的关系。合适的苞叶性状是果穗正常发育及籽粒快速脱水的基础^[3]。因此,解析玉米苞叶相关性状的遗传基础、鉴定功能基因,对适机械化粒收玉米品种的选育具有重要意义。

近年来,随着高通量测序技术的发展和 SNP 标记的开发,全基因组关联分析(Genome-Wide Association Study, GWAS)已成为剖析复杂农艺性状分子机理的重要手段,被广泛应用于作物基因挖掘研究^[4-6]。在玉米苞叶性状方面,Zhou 等^[7]以 253 份自交系为关联群体,利用 MLM(Mixed Liner Model)模型,检测到 8 个与苞叶层数和 9 个与苞叶干重显著关联的 SNP 位点;Cui 等^[8]以 508 份玉米自交系为材料,利用 MLM 模型检测到 5 个与苞叶层数、1 个与苞叶宽度、4 个与苞叶厚度显著关联的 SNP 位点;苏丽娜^[9]以 508 份玉米自交系为材料,利用 Farm CPU(Fixed and Random Model Circulating Probability Unification)模型对苞叶性状表型可塑性进行 GWAS 分析,检测到 4 个与苞叶层数可塑性、3 个与苞叶厚度可塑性显著关联的 SNP 位点;张萌^[10]以 378 份东北核心关联群体为试验材料,利用 BLINK(Bayesian-information and Linkage-disequilibrium Iteratively Nested Keyway)模型检测到 6 个与苞叶层数显著关联的 SNP 位点;Jiang 等^[11]以 508 份玉米自交系为材料,利用 FarmCPU 模型共检测到 27 个与苞叶松紧度显著关联的 SNP 位点。

GWAS 分析模型可分为单位点模型和多位点模型。单位点 GWAS 方法 1 次仅能对 1 个 SNP 位点进行扫描,与复杂性状的真实遗传模型不符^[12]。因此,仅仅利用单位点 GWAS 分析方法挖掘显著关联位点具有一定的局限性。为解决单标记扫描时

Bonferroni 校正产生的假阴性问题,有研究者提出了提高检测功效分析方法,如 BLINK^[13]、FarmCPU^[14]、MLMM(Multi-Locus Mixed-Model)^[15]等。苞叶性状是复杂数量性状,受多基因控制。目前利用多种关联分析模型对苞叶性状遗传基础的研究鲜见报道。因此,本研究拟以 205 份自交系为材料,利用 6 种模型对 5 个苞叶性状进行关联分析,检测显著关联 SNP 位点,旨在筛选有利单倍型和挖掘候选基因,以期对玉米苞叶性状的遗传改良和适机收玉米新品种选育提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料及田间试验设计

试验材料为 205 份玉米自交系(表 1),由国家玉米改良中心河北分中心提供。于 2021—2022 年分别在河北农业大学保定(38°48' N, 115°24' E, 海拔 23 m)和辛集(37°47' N, 115°18' E, 海拔 36 m)试验基地进行田间试验。采用随机区组试验设计,设置 2021 年保定(21BD)、2022 年保定(22BD)、2021 年辛集(21XJ)、2022 年辛集(22XJ)共 4 个环境点,单行区,2 次重复,行长 3 m,行距 0.6 m,密度 6 万株/hm²,肥、水等田间管理同当地玉米大田。

1.2 苞叶性状测定

在成熟后,从每个小区收获整齐一致的 3 个果穗,待果穗风干后测定苞叶性状。苞叶长度:选取玉米果穗从外向内第 3 片苞叶,用直尺测定长度,cm。苞叶宽度:选取玉米果穗从外向内第 3 片苞叶,用直尺测量 1/2 长度处的宽度,cm。苞叶层数:果穗上由外到内的叶片总数(层)。苞叶干重:从果穗上剥取完整苞叶,放至电子天平上称重,g。苞叶包裹度:苞叶长度/穗长。

1.3 统计分析

利用 SPSS 26.0 对各性状表型数据进行描述统计分析和方差分析;利用 R 语言 lme4 包计算两年两点各性状的最优线性无偏估计值(Best Linear Unbiased Evaluation, BLUE);利用 Performance

表 1 205 份玉米自交系材料

Table 1 Catalogue of 205 maize inbred lines

序号 Code	材料名称 Material name	序号 Code	材料名称 Material name	序号 Code	材料名称 Material name	序号 Code	材料名称 Material name
1	757	53	Co109	105	MDF-13D	157	XOP2
2	802	54	CR1HT	106	Ms71	158	y9961
3	1145	55	D1049	107	N138	159	Yd6
4	1313	56	D1139	108	N42	160	ys06
5	1614	57	d140	109	N68a	161	Z31B
6	2369	58	D20	110	NQ508	162	成自 2142
7	3189	59	D33A	111	NS501	163	冲 72
8	3335	60	D864	112	P007	164	丹 598
9	4003	61	D869	113	P138	165	丹 599
10	4722	62	D881	114	P25	166	丹 9046
11	6103	63	D883	115	P39	167	方引
12	7236	64	D886	116	PH6WC	168	海 9-21
13	7922	65	D892	117	PHG86	169	户 803
14	9058	66	DF20	118	PHJ33	170	黄昌 b
15	9710	67	DF24	119	PHM10	171	黄野四 3
16	9711	68	DF27	120	PHR62	172	黄早 4
17	17564	69	DF32	121	PHT22	173	获唐黄 17
18	20762	70	DH138	122	PHW20	174	吉 4112
19	68122	71	DH149	123	Q1261	175	吉 444
20	68139	72	DH65232	124	R017	176	冀 53
21	68202	73	DM101B	125	R136	177	鉴 1495a
22	87001	74	E200	126	R1656	178	浚 926
23	5237 改良系	75	e220	127	R31	179	浚 928
24	08-64	76	E600	128	R98	180	旅 28
25	1205A	77	E601	129	S22	181	美 68113
26	18-599	78	e 群 3	130	S8324	182	南 21-3
27	2FACC	79	e 群 4	131	SC11-1	183	齐 205
28	3489a	80	F7584	132	SC24-1	184	齐 319
29	3H2	81	FAP1360A	133	SC30-1	185	陕 89
30	433-7	82	GN4095	134	SC9	186	沈 137
31	4676A	83	GY3	135	Sg1533	187	沈 5005
32	468-3	84	H21	136	SS99	188	宋 1145

表1(续)

序号 Code	材料名称 Material name	序号 Code	材料名称 Material name	序号 Code	材料名称 Material name	序号 Code	材料名称 Material name
33	698-3	85	IB014	137	T24	189	苏湾 1611
34	6M502	86	IB02	138	Va26	190	文黄 31413
35	7026B	87	K10	139	W172	191	武 109
36	7903E	88	K12	140	W182bn	192	邢 230
37	806A	89	KP3130	141	W222	193	掖 478
38	811A	90	L061F	142	W499	194	掖 488
39	98F1	91	L127	143	W64a	195	掖 515
40	A554	92	L135	144	W966	196	掖 52106
41	A619	93	L473	145	W967	197	掖 8112
42	A801	94	La2-4	146	W968	198	掖 832
43	B100	95	LD61	147	W969	199	豫 87-1
44	B68	96	LH150	148	W9706	200	长 3
45	B76	97	LH162	149	WIL500	201	长 72
46	B8	98	LH194	150	WIL900	202	郑 32
47	Beck	99	Los-6	151	WIL901	203	郑 58
48	BM	100	M1016	152	WN11H	204	自 330
49	BS110	101	M131-5	153	XF134	205	综 3
50	C521	102	M22	154	XF197		
51	C8605-2	103	M3	155	XF27		
52	CN104	104	Max	156	XF77		

Analytics包对BLUE值进行相关性分析;采用Knapp等^[16]的公式计算各性状的广义遗传率(Broad-sense Heritability, h_B^2):

$$h_B^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_{gy}^2 / r + \sigma_e^2 / yr)$$

式中: σ_g^2 为基因型方差; σ_{gy}^2 为基因型与环境互作方差; σ_e^2 为误差方差; y 为环境数; r 为重复数。

1.4 基因型测序及分型

采用CTAB法^[17]提取205份玉米自交系的基因组DNA,通过GBS方法^[18]对205份自交系进行文库构建和测序,平均测序深度为1.8 X。将得到的有效数据和MaizeGDB(<https://www.maizegdb.org/>)中B73 AGPV4参考基因组进行比对,去除最小等位基因频率<0.05和缺失率>20%的位点后,最终得到有效标记数(Effective Numbers, Ne)为620 368个,Ne在第1—10号染色体的分布情况分别为87 927、67 862、71 917、

81 898、59 895、47 225、63 775、52 196、44 864和42 809个。

1.5 全基因组关联分析及候选基因挖掘

利用R语言GAPIT软件包的GLM(General Linear Model)、MLM和SUPER(Settlement of MLM Under Progressively Exclusive Relationship)3种单位点模型和BLINK、FarmCPU及MLMM3种多位点模型对苞叶性状进行关联分析,所有参数均为默认值。以1.61E-06($P=1/Ne$)作为后续全基因组关联分析的显著阈值,显著位点可解释的表型变异(Phenotypic Variation Explained, PVE)采用线性回归方法计算^[19]。利用PLINK软件进行连锁不平衡(Linkage Disequilibrium, LD)分析,取 $r^2=0.2$ 时的衰减距离作为候选基因的筛选范围。基于MaizeGDB数据库B73 RefGen_V4参考基因组序列信息查找候选基因。使用NCBI(<https://>

www.ncbi.nlm.nih.gov)、Uniport(<https://www.uniprot.org/uniprot>)、DAVID(<https://david.ncifcrf.gov/>)数据库网站进行功能注释。根据玉米‘B73’转录组数据^[20],分析苞叶性状候选基因的组织特异性表达情况,利用 TBtools 软件进行基因组织特异性表达热图绘制。

1.6 单倍型分析

用 Haploview4.2 软件进行单倍型分析,使用 $r^2=1$ 划分单倍型块(Haplotype Block)。

2 结果与分析

2.1 表型统计分析

由表 2 可知,苞叶干重(BM)、苞叶长度(BL)、苞叶宽度(BW)、苞叶层数(BN)和苞叶包裹度(BWD)的变异系数范围为 11.64%~51.62%,表明供试群体的苞叶性状具有丰富的变异。BL、BW、BN 和 BWD 的 BLUE 峰度、偏度绝对值则均 <1.00 ,表明这些性状基本符合正态分布,呈现出数量性状特点,可用于后续

表 2 苞叶性状的统计分析
Table 2 Statistical analysis of bract traits

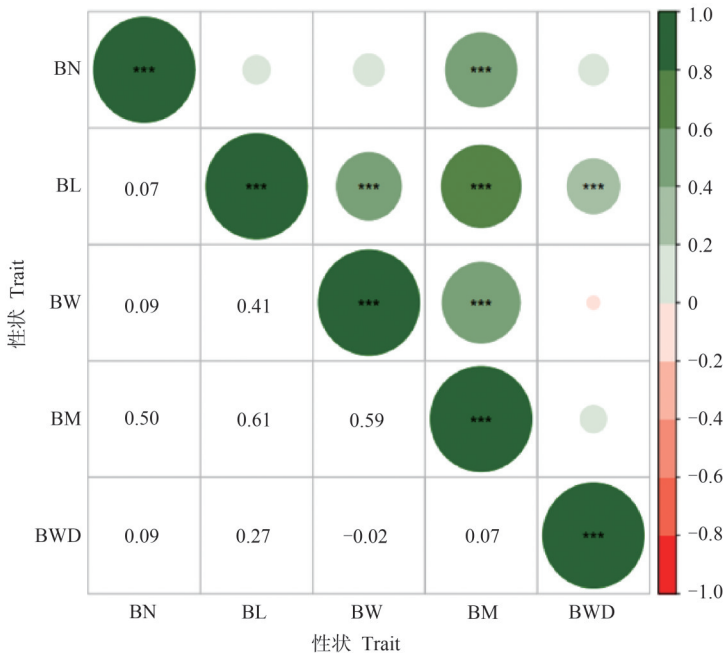
性状 Trait	环境 Environment	变异幅度 Variation range	均值±标准差 Mean ± SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数/% CV
苞叶长度/cm BL	21BD	12.87~33.50	22.09±3.22	0.20	0.12	14.58
	22BD	12.00~30.67	22.21±2.95	0.14	0.11	13.28
	21XJ	11.10~32.53	20.73±3.28	0.27	0.18	15.82
	22XJ	10.50~28.27	18.56±3.35	0.14	-0.30	18.05
	BLUE	15.32~27.16	20.88±2.43	0.26	-0.19	11.64
苞叶宽度/cm BW	21BD	4.20~15.23	9.34±2.04	0.06	-0.38	21.84
	22BD	4.50~16.43	9.72±2.18	0.50	0.21	22.43
	21XJ	3.50~16.60	8.99±2.23	0.28	0.10	24.81
	22XJ	3.43~15.37	8.59±2.35	0.47	-0.12	27.36
	BLUE	4.51~13.99	9.13±1.66	0.04	0.01	18.18
苞叶层数 BN	21BD	4.50~12.67	7.93±1.49	0.44	-0.04	18.79
	22BD	3.33~14.33	7.44±1.85	0.56	0.29	24.87
	21XJ	3.00~12.33	7.29±1.61	0.45	0.12	22.01
	22XJ	3.00~11.00	6.79±1.54	0.29	-0.05	22.68
	BLUE	5.06~11.29	7.37±1.19	0.45	-0.02	16.15
苞叶干重/g BM	21BD	2.15~27.72	10.45±4.53	0.94	1.02	43.35
	22BD	2.64~33.10	10.19±4.92	1.22	2.86	47.30
	21XJ	1.20~20.99	6.95±3.48	0.98	1.02	50.07
	22XJ	1.07~17.73	5.56±2.87	1.41	2.50	51.62
	BLUE	2.50~23.13	8.27±3.09	0.97	2.18	37.36
苞叶包裹度 BWD	21BD	0.97~3.06	1.50±0.28	1.66	4.98	18.67
	22BD	0.96~2.48	1.49±0.24	0.73	0.79	16.11
	21XJ	0.99~3.73	1.66±0.32	1.53	5.89	19.28
	22XJ	0.93~3.08	1.54±0.32	1.19	2.60	20.78
	BLUE	1.16~2.28	1.55±0.20	0.88	0.90	12.90

注:21BD,2021年保定;22BD,2022年保定;21XJ,2021年辛集;22XJ,2022年辛集;BLUE,联合环境下的值;BL,苞叶长度;BW,苞叶宽度;BN,苞叶层数;BM,苞叶干重;BWD,苞叶包裹度。下同。
Note: 21BD,Baoding 2021; 22BD,Baoding 2022; 21XJ,Xinji 2021; 22XJ,Xinji 2022; BLUE,value in joint environment ; BL,bract length; BW,bract width; BN,bract numbers; BM,bract mass; BWD,bract wrapping degree. The same below.

的全基因组关联分析。

2.2 相关分析及方差分析

由图 1 可知，BN 与 BM 呈极显著正相关， r 为 0.50；BL 与 BW、BM 和 BWD 均呈极显著正相关， r 分别为 0.41、0.61 和 0.27；BW 与 BM 呈极显著正相关， r 为 0.59。



***和**分别表示在 $P<0.001$ 和 $P<0.01$ 水平下差异显著。下同。
*** and ** indicate significant differences at the levels of $P<0.001$ and $P<0.01$, respectively. The same below.

图 1 苞叶性状 BLUE 的相关分析

Fig. 1 Correlation analysis among BLUE values of bract traits

由表 3 可知，对 4 个环境下的苞叶性状进行联合方差分析发现，BN、BM、BL、BW、BWD 这 5 个苞叶性状的基因型效应、环境效应以及基因型与环境的互作效应均达到极显著水平 ($P<0.01$)，说明苞叶性状同时受遗传和环境因素的影响。5 个苞叶性状的遗传率在 79.45%~84.52%，表明苞叶性状主要受遗传因素影响。

表 3 苞叶性状的联合方差分析

Table 3 Joint analysis of variance for bract traits

性状 Trait	基因型 Genotype	环境 Environment	基因型×环境 Genotype× Environment	广义遗传率/% Broad-sense heritability
苞叶长度 BL	14.01**	324.82**	2.43**	83.68
苞叶层数 BN	9.27**	82.39**	1.59**	83.88
苞叶宽度 BW	10.03**	47.53**	1.70**	84.52
苞叶干重 BM	12.22**	385.46**	2.24**	83.27
苞叶包裹度 BWD	7.69**	55.87**	1.72**	79.45

2.3 全基因组关联分析

利用 6 种模型对苞叶性状在不同环境下的表型值及 BLUE 分别进行全基因组关联分析，基于确定的显著阈值，共检测到 332 个 SNPs。BN、BL、BW、BM 和 BWD 显著关联的 SNPs 分别为 29、135、15、147 和 6 个 (表 4)。不同模型检测到的显著关联 SNP 数目不同，其中 SUPER 模型最多，为 155 个；MLM 模型最少，为 15 个。

表 4 6 种模型分别检测到的显著 SNPs 数目

Table 4 Number of significant SNPs detected by six models

模型 Model	苞叶层数 BN	苞叶长度 BL	苞叶宽度 BW	苞叶干重 BM	苞叶包裹度 BWD	合计 Total
BLINK	11	2	5	7	2	27
FarmCPU	6	2	5	44	3	60
MLMM	1	1	3	20	1	26
GLM	3	1	2	43	0	49
MLM	0	0	0	15	0	15
SUPER	8	129	0	18	0	155
合计 Total	29	135	15	147	6	332

筛选 2 种及 2 种以上模型共同检测到的关联 SNP 位点,共得到 44 个。其中 2 种模型检测到的位点有 26 个,2 种以上模型检测的位点有 18 个。在共同检测到的 SNP 位点中,有 38 个位点只与 1 种苞叶性状显著关联,6 个位点与 2 种苞叶性状显著关联(表 5)。与苞叶长度显著关联的 SNPs 有 2 个,均分布在第 1 号染色体上,PVE 为 0.90%~1.10%;与苞叶层数显著关联的 SNPs 有 7 个,分布在第 3、8 和 9 号染色体上,PVE 为 0.10%~3.20%;与苞叶干重显著关联的 SNPs 有 22 个,PVE 为 0.01%~1.00%,分布在第 1、2、6 和 7 号染色体上;与苞叶宽度显著关联的 SNPs 有 5 个,均分布在第 5 号染色体上,PVE 为 0.04%~0.42%;与苞叶包裹度显著关联的 SNPs 有 2 个,PVE 为 0.12%~0.54%,分布在第 6、9 号染色体上。与苞叶层数和苞叶干重两性状共同关联的 SNPs 有 6 个,均分布在第 5 号染色体上,PVE 为 0.20%~2.45%。

表 5 2 种及 2 种以上模型共同检测到的关联显著的 SNP 位点

Table 5 SNPs significantly associated with bract traits detected by two or more models

性状 Trait	染色体 Chromosome	物理位置(bp) Physical position	-log10(P)	环境 Environment	表型变异解释率/% Phenotypic variation explained	模型 Model
苞叶长度 BL	1	95 497 607	5.86~6.73	22XJ	0.90	1,2,3,4,6
	1	95 446 893	5.78	22XJ	1.10	1,3
苞叶层数 BN	3	8 107 632	5.93~11.39	BLUE	0.10	1,2,4,6
	8	91 621 032	5.79	22XJ	1.50	1,3
	8	104 879 052	5.87	22XJ	0.50	1,3
	8	104 879 284	5.87	22XJ	0.50	1,3
	9	20 172 487	5.80	22XJ	2.50	1,3
	9	20 181 610	6.16	22XJ	2.90	1,3
	9	20 216 404	5.99	22XJ	3.20	1,3
	5	4 464 455	5.99~6.75	22BD	0.04	1,3,6
苞叶宽度 BW	5	4 367 074	5.90	22BD	0.42	1,3
	5	4 464 230	5.99~6.75	22BD	0.04	1,3,6
	5	4 475 799	5.99~6.75	22BD	0.04	1,3,6
	5	4 485 158	6.45	22BD	0.25	1,3

表5(续)

性状 Trait	染色体 Chromosome	物理位置(bp) Physical position	-log10(P)	环境 Environment	表型变异解释率/% Phenotypic variation explained	模型 Model
苞叶干重 BM	1	262 895 885	6.21~6.92	21XJ	0.20	2,3,4,5
	1	262 893 375	6.21~6.92	21XJ/22XJ	1.00	2,3,4,5
	1	262 893 376	6.21~6.92	21XJ	0.20	2,3,4,5
	1	262 893 683	6.27~8.03	21XJ	0.30	1,2,3,4,5,6
	1	262 895 824	6.28~7.12	21XJ	0.30	2,3,4,5
	1	262 896 007	6.21~6.92	21XJ	0.20	2,3,4,5
	1	262 896 140	6.28~7.12	21XJ	0.30	2,3,4,5
	2	30 988 004	5.79~6.26	21BD/21XJ	0.20	1,2,3,4,6
	2	242 358 608	6.02~9.49	21XJ/22XJ	0.80	1,2,3,4,5,6
	2	242 358 831	6.02~7.93	21XJ/22XJ	0.80	2,3,4,5,6
	2	242 358 985	6.02~7.92	21XJ/22XJ	0.80	2,3,4,5,6
	6	608 003	5.86~6.47	22XJ	0.20	3,6
	7	44 972 598	5.86~6.19	22BD	0.10	3,6
	7	44 972 602	5.86~6.19	22BD	0.10	3,6
	7	46 409 458	6.38~9.00	22BD	0.02	1,3,5,6
	7	58 898 723	6.18~6.52	22BD	0.43	3,6
	7	61 818 263	5.84~6.16	22BD	0.11	3,6
	7	69 556 744	5.86~6.19	22BD	0.02	3,6
	7	69 670 736	6.19~6.53	22BD	0.26	3,6
	7	74 916 105	6.11~6.45	22BD	0.01	3,6
	7	76 107 190	5.86~6.19	22BD	0.02	3,6
	7	76 751 481	6.19~6.53	22BD	0.25	3,6
苞叶包裹度 BWD	6	66 054 171	6.28	22XJ	0.54	1,3
	9	128 022 314	6.05~6.27	21BD	0.12	1,3,6
BN/BM	5	65 911 823	5.84~6.05	BLUE	0.92	2,4
	5	65 709 243	6.01~6.19	BLUE	1.53	2,4
	5	65 909 914	6.26~6.28	BLUE	2.22	2,4
	5	65 911 828	5.84~6.04	BLUE	0.93	2,4
	5	65 968 448	5.87~6.17	BLUE	2.45	2,4
	5	65 970 302	5.86~9.43	BLUE	0.20	2,4

注:模型1,2,3,4,5,6分别为BLINK,SUPER,FarmCPU,GLM,MLM,MLMM。
Note:Model 1,2,3,4,5,6 are BLINK,SUPER,FarmCPU,GLM,MLM,MLMM,respectively.

2.4 单倍型分析

对苞叶层数和苞叶干重共同关联的 SNP 位点进行单倍型分析,位于 5 号染色体的 3 个 SNP 标记形成 1 个跨度为 1 kb 的 LD Block(图 2)。该 Block

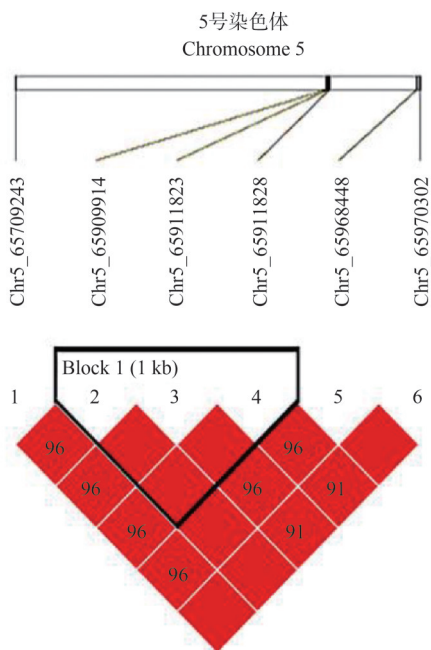


图 2 共定位位点的 LD Block 分析
Fig. 2 LD Block analysis of co-associated locus

存在 3 种单倍型 (Hap 1、Hap 2 和 Hap 3), 其中 Hap 1 在供试材料中的频率为 81.50%, 包含 167 份自交系; Hap 2 为 17.00%, 包含 35 份; Hap 3 为 1.50%, 包含 3 份自交系(表 6)。对不同单倍型的自

表 6 共同关联位点单倍型分析

Table 6 Haplotypes analysis of Co-associated locus

单倍型 Haplotypes	等位基因 Alleles	份数 Numbers	频率/% Frequency
Hap 1	CAC	167	81.50
Hap 2	TGA	35	17.00
Hap 3	TAC	3	1.50

交系进行差异分析发现(图 3),在苞叶层数性状上,具 CAC-Hap1 单倍型的自交系的苞叶层数(7.29 ± 1.18)极显著($P < 0.01$)低于具 TAC-Hap3 单倍型自交系的苞叶层数(9.13 ± 2.43),其余单倍型之间无显著差异;在苞叶干重性状上,各单倍型之间无显著差异($P > 0.05$)。

2.5 候选基因注释

从 2 种及 2 种以上模型共同检测到的 44 个关联 SNP 位点中筛选出 9 个 $PVE \geq 1\%$ 的位点,用于挖掘玉米苞叶相关性状的候选基因。根据 $r^2 = 0.2$ 时的衰减距离 220 kb 为确定候选基因的筛选范围。在 9 个 SNP 上下游 220 kb 范围内进行搜索,共得到 36 个可能的候选基因,其中有 14 个候选基因得到注释(表 7),与 BL 相关候选基因 2 个,与 BM 相关候选基因 4 个,与 BN 相关候选基因 6 个,与 BN/BM 相关候选基因 2 个,这些基因主要与蛋白的合成与分解、植物生长发育等有关。

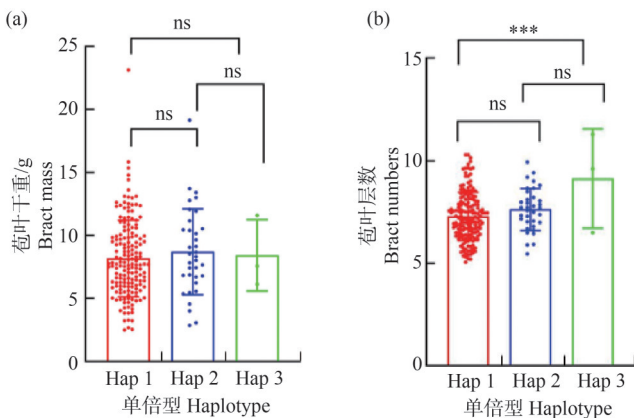


图 3 不同单倍型自交系玉米苞叶的干重(a)和层数(b)

Fig. 3 Bract mass (a) and bract numbers (b) of maize inbred lines with different haplotype

进一步对这些候选基因在 B73 各时期的表达量进行组织特异性分析(图 4),有 11 个基因在各时期均有表达。其中,在雌穗原基 2~4 mm 时期表达量

较高的基因为 *Zm00001d045378*,在成熟叶片中表达量较高的基因有 *Zm00001d014850*、*Zm00001d033446*、*Zm00001d033455* 和 *Zm00001d045373*。

表7 筛选获得的候选基因信息
Table 7 Candidate gene information obtained by screening

性状 Trait	关联位点 SNP	染色体 Chromosome	候选基因 Candidate gene	注释 Annotation
BL	95446893	1	<i>Zm00001d029937</i>	糖蛋白
		1	<i>Zm00001d029938</i>	ARABIDILLO 1 蛋白
BM	262893375	1	<i>Zm00001d033455</i>	P21 蛋白
		1	<i>Zm00001d033447</i>	球蛋白
		1	<i>Zm00001d033448</i>	核聚(A)聚合酶 1
		1	<i>Zm00001d033446</i>	锌转运蛋白 ^[21-25]
BN	20172487	9	<i>Zm00001d045373</i>	DUF 1995 结构域蛋白 ^[26-28]
	20181610	9	<i>Zm00001d045378</i>	AP2/EREBP 转录因子 ^[29-31]
	20216404	9	<i>Zm00001d045389</i>	含五肽重复序列的线粒体蛋白
	91621032	8	<i>Zm00001d009945</i>	铁硫组装蛋白
	20216404	9	<i>Zm00001d045388</i>	蛋白激酶超家族蛋白
	20181610	9	<i>Zm00001d045383</i>	1-脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶 ^[32-33]
BN/BM	65709243	5	<i>Zm00001d014858</i>	DNA 结合蛋白
		5	<i>Zm00001d014850</i>	丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 PIX13 ^[34]

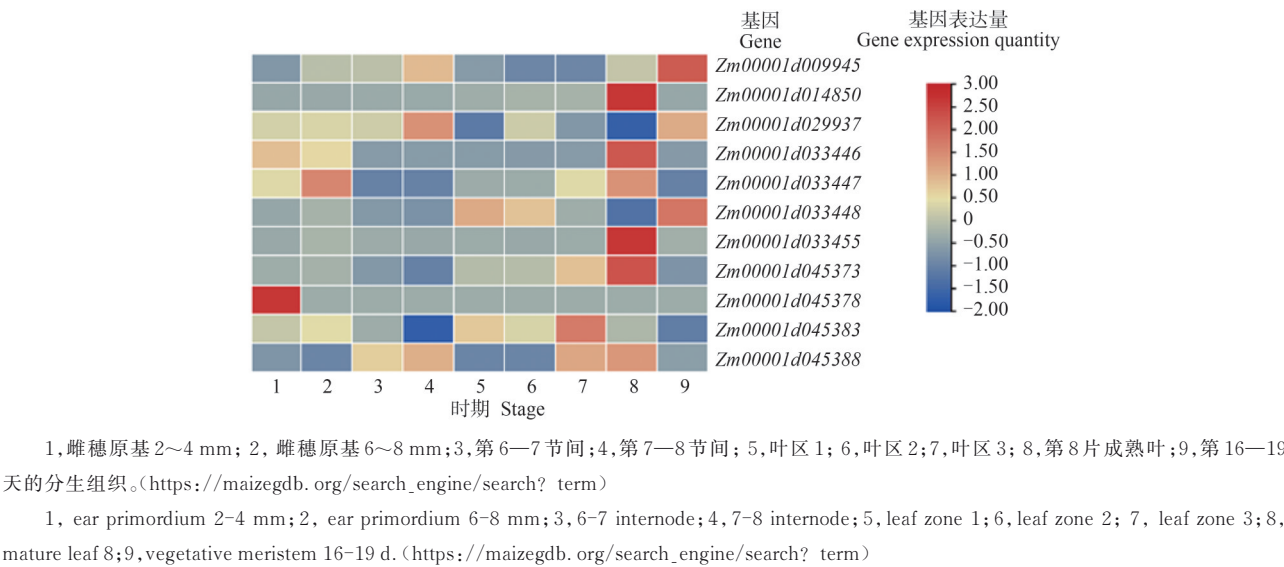


图4 候选基因在 B73 各时期的表达分析
Fig. 4 Expression analysis of candidate genes at different stages of B73

3 讨论

GWAS是以连锁不平衡为基础,在全基因组范围内利用关联群体材料进行分子标记多态性检测得到基因型数据,与表型数据进行统计学分析,筛选出显著关联位点及与目标性状相关的基因^[35]。这是1种检测多等位基因变异的有效方法,有助于为目标性状找到有利等位基因^[36]。GWAS统计模

型从最简单的方差分析到加入固定效应协变量的GLM模型,再到加入随机效应的MLM模型,持续进行改进^[37]。因数量性状通常受到多种因素的共同影响,MLM模型目前被广泛应用于群体结构和多基因背景控制的单标记扫描,但完成成千上万遗传标记位点扫描所消耗的计算时间较长^[38],加上Bonferroni校正的筛选标准加强,许多重要的微效位点无法检测到^[39]。为了获得精细映射分辨率下

的关联, 后续的混合模型不断优化与发展, 开发了含有多种分析准确、检测能力高的软件包^[40]。苞叶性状是一个复杂的数量性状, 本研究利用包含 3 种单位点 GWAS 模型 (GLM、MLM 和 SUPER) 和 3 种多位点 GWAS 模型 (BLINK、FarmCPU 和 MLM) 的 GAPIT 3.0 软件包检测苞叶性状的 SNP 位点, 共检测到 332 个显著位点。不同模型检测到的显著性位点个数存在差异, SUPER 模型检测到显著关联位点最多, MLM 模型检测到的最少, 选择不同的分析模型, 检测效果不同。在 2 种及 2 种以上模型共同检测到的 44 个关联 SNP 位点中, 单位点 GWAS 模型共检测到 20 个显著关联位点, 而多位点模型检测到 38 个, 且有 14 个单位点 GWAS 模型筛选到的显著 SNP 包含在多位点 GWAS 模型检测结果中。这 44 个显著关联 SNP 位点中, 有 24 个仅由多位点模型检测到, 有 6 个仅由单位点模型检测到, 表明多位点模型的检测功效更高, 更适合挖掘微效多基因位点。通过与 Zhou 等^[7,41]、Cui 等^[8,42]、苏丽娜^[9]、张萌^[10]和 Zhang 等^[43]的玉米苞叶性状关联 SNP 或 QTL 进行比较, 本研究定位到的 5 个苞叶宽度的显著性位点都在 Cui 等^[42]定位的 qHW3-5-1 QTL 区间内 (4.3—7.9 Mb), 其余的 39 个 SNP 为新位点, 这进一步证明研究结果的可靠性, 也说明了苞叶相关性状遗传基础的复杂性。

候选基因 *Zm00001d033446* 编码锌转运蛋白。锌是植物生长发育必需的矿质元素, 也是植物多种酶和重要蛋白结构的辅助因子和活化剂^[21], 植物缺锌会导致其 IAA 含量下降, 碳酸酐酶合成不足, 天冬氨酸和谷氨酰胺合成受阻, 进而造成植株矮小、蛋白质合成受阻等一系列生理问题^[22]。锌转运蛋白, 按其功能不同可分为吸收蛋白和排出蛋白, 吸收蛋白主要有 YSL 蛋白家族、ZIP 蛋白家族 (锌铁蛋白家族)、NRAMP 蛋白家族 (自然抗性巨噬细胞蛋白家族), 主要位于细胞质膜上, 功能是将锌等二价阳离子 (Zn^{2+}) 跨膜转运到细胞内, 参与植物细胞中多种生理生化反应^[23]。在拟南芥中鉴定出 16 个 ZIP 基因家族成员, 在缺锌条件下, 除 *AtZIP2* 只在根中表达外, 多数基因在根和叶中均能表达^[24]。Ramesh 等^[25]从水稻基因数据库中鉴定出的 3 个锌转运蛋白 (*OsZIP1-3*) 的全长 cDNA 片段中发现, *OsZIP1* 基因主要在水稻根系缺锌和

其他金属元素时被诱导表达, *OsZIP2* 基因只在水稻根系中表达, 而 *OsZIP3* 基因则在所有条件下都能广泛表达。‘B73’的转录组数据分析表明该基因在玉米成熟叶片中表达量较高 (图 4), 因此, 推测 *Zm00001d33446* 候选基因可能影响叶片的发育进而影响苞叶干重。

候选基因 *Zm00001d045373* 编码 DUF1995 结构域蛋白, DUF 是一种没有特征功能的蛋白质结构域, DUF 转录因子家族在调控植物的生长发育过程中具有重要的功能。Yang 等^[26]发现多年生木本植物三角杨 *PdDUF231A* 基因参与纤维素的生物合成; Chen 等^[27]在拟南芥和油菜中发现, *AtDUF4* 基因过表达增加了植物器官大小, 并推测 *AtDUF4* 基因可能对细胞壁形成和生长素转运蛋白基因的表达有调控作用; 李沫^[28]在棉花 *GhBZR1* 基因功能研究中发现, *GhBZR1* 含有 DUF822 结构域, 并证明 *GhBZR1* 能促进棉纤维细胞伸长发育, 增加成熟纤维长度。‘B73’的转录组数据分析表明该基因在玉米成熟叶片中表达量较高 (图 4), 因此推测 *Zm00001d045373* 可能参与细胞壁的形成或调节细胞分裂, 从而影响苞叶层数。

候选基因 *Zm00001d045378* 编码 AP2/EREBP 转录因子。APETALA2/乙烯响应元件结合蛋白 (AP2/EREBP) 转录因子又称 AP2/ERF, 被认为是最古老的转录因子之一, 参与植物多种调控过程, 如根系生长、叶片发育、细胞壁形成等。杨雪等^[29]对水稻 AP2/EREBP 型转录因子的功能研究发现, *OsSub1C* 基因可以调控水稻穗和幼根的生长发育; Ma 等^[30]对玉米 AP2/EREBP 转录因子的研究发现, *EREB16* 基因可以调控果核大小和发育; Saelim 等^[31]对拟南芥 AP2/EREBP 转录因子研究发现, *AtERF39* 基因参与纤维素的生物合成。玉米苞叶的主要成分有纤维素、半纤维素和木质素, ‘B73’的转录组数据分析表明该基因在玉米雌穗原基 2~4 mm 时期表达量较高 (图 4), 因此推测 *Zm00001d045378* 可能通过调控叶片发育或纤维素合成来影响苞叶层数。

候选基因 *Zm00001d045383* 编码 1-脱氧木酮糖 -5- 磷酸合成酶 (DXS, 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase)。DXS 是萜类生物合成途径第一个关键酶基因, 在高等植物中, 萜类物质参与多种生理代谢活动^[32]。Jadaun 等^[33]在以叶片为萜

类合成主要器官的玫瑰香味天竺葵中发现 DXS 的表达在叶片发育的早期最高。‘B73’的转录组数据分析表明该基因在玉米叶区表达量较高(图4),因此推测 *Zm00001d045383* 可能参与萜类生物的合成来影响苞叶的发育。

候选基因 *Zm00001d014850* 编码丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 PIX13, 植物细胞的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 (Serine/Threonine Kinase, STK) 几乎参与植物所有的生理过程^[34], ‘B73’的转录组数据分析表明该基因在玉米成熟叶片中表达量较高(图4),由此推测 *Zm00001d014850* 候选基因可能参与上述生理过程而影响苞叶层数或干重。

4 结 论

利用 GLM、MLM 和 SUPER(单位点 GWAS 模型)和 BLINK、FarmCPU 和 MLMM(多位点 GWAS 模型)对 205 份玉米自交系的苞叶性状进行全基因组关联分析,6 种模型共检测到 332 个显著关联 SNP 位点, SUPER 模型最多,为 155 个, MLM 模型最少,为 15 个;2 种及以上模型共同检测到 44 个显著关联 SNP 位点,其中 39 个 SNP 为新发现位点; Chr5_65909914 位点鉴定到 3 种单倍型, CAC-Hap1 为苞叶层数较少的单倍型;根据基因注释和组织表达特异性分析,筛选出 5 个可能调控玉米苞叶性状的重要候选基因。

参考文献 References

- [1] 宋凤斌,徐洪文. 玉米苞叶光合生理特性研究进展[J]. 玉米科学, 2008, 16(4):31-34
Song F B, Xu H W. Research progress in photosynthetic physiological characteristics of maize bract [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2008, 16(4):31-34 (in Chinese)
- [2] Cao A N, Santiago R, Ramos A J, Souto X C, Aguín O, Malvar R A, Butrón A. Critical environmental and genotypic factors for Fusarium verticillioides infection, fungal growth and fumonisin contamination in maize grown in northwestern Spain [J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2014, 177:63-71
- [3] 夏浩然,徐涛,贺伟,李建,张敖,阮燕晔,张立军,贺岩,崔震海,宋波. 玉米自交系苞叶表型可塑性差异分析[J]. 华中农业大学学报, 2021, 40(5): 23-30
Xia H R, Xu T, He W, Li J, Zhang A, Ruan Y Y, Zhang L J, He Y, Cui Z H, Song B. Variation of phenotypic plasticity for husk traits among maize inbred lines [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2021, 40(5):23-30 (in Chinese)
- [4] Wang M, Yan J B, Zhao J R, Song W, Zhang X B, Xiao Y N, Zheng Y L. Genome-wide association study (GWAS) of resistance to head smut in maize [J]. *Plant Science*, 2012, 196:125-131
- [5] Muhammad A, Hu W C, Li Z Y, Li J G, Xie G S, Wang J B, Wang L Q. Appraising the genetic architecture of kernel traits in hexaploid wheat using GWAS [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2020-08-06). DOI:doi.org/10.3390/ijms21165649
- [6] Wu J H, Feng F J, Lian X M, Teng X Y, Wei H B, Yu H H, Xie W B, Yan M, Fan P Q, Li Y, Ma X S, Liu H Y, Yu S B, Wang G W, Zhou F S, Luo L J, Mei H W. Genome-wide association study (GWAS) of mesocotyl elongation based on re-sequencing approach in rice [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1):218-228
- [7] Zhou G F, Hao D R, Chen G Q, Lu H H, Shi M L, Mao Y X, Zhang Z L, Huang X L, Xue L. Genome-wide association study of the husk number and weight in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Euphytica*, 2016, 210(2):195-205
- [8] Cui Z H, Luo J H, Qi C Y, Ruan Y Y, Li J, Zhang A, Yang X H, He Y. Genome-wide association study (GWAS) reveals the genetic architecture of four husk traits in maize [J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(1):946-960
- [9] 苏丽娜. 玉米苞叶表型可塑性的 GWAS 分析 [D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2019
Su L N. GWAS analysis of phenotypic plasticity of maize bracts [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2019 (in Chinese)
- [10] 张萌. 玉米苞叶层数的全基因组连锁和关联分析及其共定位基因挖掘 [D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2022
Zhang M. Genome-wide linkage and association analysis of bract layers in maize and its co-location gene mining [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2022 (in Chinese)
- [11] Jiang S Q, Zhang H B, Ni P Z, Yu S, Dong H X, Zhang A, Cao H Y, Zhang L J, Ruan Y Y, Cui Z H. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of maize husk tightness [J]. *Frontiers in plant science*, 2020, 11:861-872
- [12] 邹桂花,丁延庆,徐建霞,曹宁,陈合云,刘合芹,郑学强,张立昇. 高粱千粒重全基因组关联分析和候选基因预测[J]. 核农学报, 2022, 36(11):2124-2136
Zou G H, Ding Y Q, Xu J X, Cao N, Chen H Y, Liu H Q, Zheng X Q, Zhang L Y. Genome-wide association analysis of thousand grain weight and candidate gene prediction in a *Sorghum* sequenced association panel [J]. *Chinese Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2022, 36 (11): 2124-2136 (in Chinese)
- [13] Huang M, Liu X, Zhou Y, Summers R M, Zhang Z. BLINK: A package for the next level of genome-wide association studies with both individuals and markers in the millions [J/OL]. *Gigascience*, (2018-12-11). DOI: 10.1093/gigascience/giy154
- [14] Liu X L, Huang M, Fan B, Buckler E S, Zhang Z W. Iterative usage of fixed and random effect models for powerful and efficient genome-wide association studies [J/OL]. *PLoS Genetics*, (2016-02-01), DOI:10.1371/journal.pgen.1005767
- [15] Segura V, Vilhjálmsson B J, Platt A, Korte A, Seren Ü, Long Q, Nordborg M. An efficient multi-locus mixed-model approach for genome-wide association studies in structured populations [J]. *Nature Genetics*, 2012, 44(7):825-830
- [16] Knapp S J, Stroup W W, Ross W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis [J]. *Crop Science*, 1985, 25 (1):

- 192-194
- [17] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA[J]. *Nucleic Acids Research*, 1980, 8(19):4321-4325
- [18] Elshire R J, Glaubitz J C, Sun Q, Poland J A, Kawamoto K, Buckler E S, Mitchell S E. A robust, simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) approach for high diversity species [J/OL]. *Angewandte Chemie: International Ed in English*, (2011-05-04). DOI: 10.1371/journal.pone.0019379
- [19] Pandis N. Linear regression [J]. *American Journal of Orthodontics*, 2016, 149(3):431-434
- [20] Walley J W, Sartor R C, Shen Z X, Schmitz R J, Wu K J, Urich M A, Nery J R, Smith L G, Schnable J C, Ecker J R, Briggs S P. Integration of omic networks in a developmental atlas of maize [J]. *Science*, 2016, 353(6301):814-818
- [21] 徐晓燕, 杨肖娥, 杨玉爱. 锌在植物中的形态及生理作用机理研究进展 [J]. 广东微量元素科学, 1999, 6(11):1-6
- Xu X Y, Yang X E, Yang Y A. Progress in the research on the forms of Zn in plant and mechanisms of physiological role of Zn [J]. *Guangdong Trace Elements Science*, 1999, 6(11):1-6 (in Chinese)
- [22] 张建军, 樊廷录. 小麦锌营养研究进展 [J]. 作物杂志, 2008(4):19-23
- Zhang J J, Fan T L. Research progress of zinc nutrition in wheat [J]. *Crops*, 2008(4):19-23 (in Chinese)
- [23] 汪洪, 金继运. 植物对锌吸收运输及积累的生理与分子机制 [J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(1):225-235
- Wang H, Jin J Y. The physiological and molecular mechanisms of zinc uptake, transport and hyperaccumulation in plants: A review [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2009, 15(1):225-235 (in Chinese)
- [24] 蒲琦, 李素贞, 李盼. 植物锌铁转运蛋白 ZIP 基因家族的研究进展 [J]. 生物技术通报, 2012, 28(10):15-19
- Pu Q, Li S Z, Li P. Research progress of ZIP transporters family of plant zinc-iron transporter [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2012, 28(10):15-19 (in Chinese)
- [25] Ramesh S A, Shin R, Eide D J, Schachtman D P. Differential metal selectivity and gene expression of two zinc transporters from rice [J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(1):126-134
- [26] Yang Y, Yoo C G, Winkler K A, Collins C M, Hinchey M A W, Jawdy S S, Gunter L E, Engle N L, Pu Y Q, Yang X H, Tschaplinski T J, Ragauskas A J, Tuskan G A, Chen J G. Overexpression of a domain of unknown function 231-containing protein increases O-xylan acetylation and cellulose biosynthesis in *Populus* [J/OL]. *Biotechnology for Biofuels*, (2017-12-27). DOI:10.1186/s13068-017-0998-3
- [27] Chen G X, Cao X, Ma Z X, Tang Y, Zeng Y J, Chen L Q, Ye D, Zhang X Q. Overexpression of the nuclear protein gene AtDUF4 increases organ size in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2018, 45(8):459-462
- [28] 李沫. 棉花 (*Gossypium hirsutum*) BZR1 在纤维发育中的功能研究 [D]. 武汉: 华中师范大学, 2016
- Li M. Study on the function of cotton (*Gossypium hirsutum*) BZR1 in fiber development [D]. Wuhan: Central China Normal University, 2016 (in Chinese)
- [29] 杨雪. 水稻 AP2/EREBP 型转录因子 OsSub1C 在低温胁迫中的功能研究 [D]. 长春: 吉林大学, 2019
- Yang X. Function of rice AP2/EREBP transcription factor OsSub1C under low temperature stress [D]. Changchun: Jilin University, 2019 (in Chinese)
- [30] Ma J, Wang L F, Cao Y Y, Wang H, Li H Y. Association mapping and transcriptome analysis reveal the genetic architecture of maize kernel size [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2021-03-18). DOI: 10.3389/FPLS.2021.632788
- [31] Saelim L, Akiyoshi N, Tan T T, Ihara A, Yamaguchi M, Hirano K, Matsuoka M, Demura T, Ohtani M. *Arabidopsis* group III ER proteins positively regulate primary cell wall-type CESA genes [J]. *Journal of Plant Research*, 2019, 132(1):117-129
- [32] 张浩宇, 樊俊苗, 王婷, 韩渊怀, 杜方. 植物萜类合成关键基因 DXS 研究进展 [J]. 生物技术通报, 2018, 34(3):1-8
- Zhang H Y, Fan J M, Wang T, Han Y H, Du F. Advances on key gene DXS involved in the terpenoid biosynthesis in plants [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2018, 34(3):1-8 (in Chinese)
- [33] Jadaun J S, Sangwan N S, Narnoliya L K, Singh N, Bansal S, Mishra B, Sangwan R S. Over-expression of DXS gene enhances terpenoidal secondary metabolite accumulation in rose-scented *Geranium* and with ania somnifera: Active involvement of plastid isoprenogenic pathway in their biosynthesis [J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, 159(4):381-400
- [34] 蔡冲, 吕均良, 陈昆松. 蛋白激酶的研究 (综述) [J]. 亚热带植物科学, 2002, 31(1):63-67
- Cai C, Lv J L, Chen K S. Research on protein kinases [J]. *Subtropical Plant Science*, 2002, 31(1):63-67 (in Chinese)
- [35] Zhu C S, Gore M, Buckler E S, Yu J. Status and prospects of association mapping in plants [J]. *The Plant Genome*, 2008, 1(1):5-20
- [36] Shi W P, Hao C Y, Zhang Y, Cheng J Y, Zhang Z, Liu J, Yi X, Cheng X M, Sun D Z, Xu Y H, Zhang X Y, Cheng S H, Guo P Y, Guo Jie. A combined association mapping and linkage analysis of kernel number per spike in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1412-1425
- [37] 谭力治, 赵毅强. 全基因组关联分析中混合模型的原理、优化与应用 [J]. 中国农业科学, 2023, 56(9):1617-1632
- Tan L Z, Zhao Y Q. Principle, optimization and application of mixed models in genome-wide association study [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(9):1617-1632 (in Chinese)
- [38] 卜李那, 赵毅强. 全基因组关联分析及其扩展方法的研究进展 [J]. 农业生物技术学报, 2019, 27(01):150-158.
- Bu L N, Zhao Y Q. Research progress of genome-wide association study and its extension methods [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2019, 27(1):150-158 (in Chinese)
- [39] Tamba C L, Ni Y L, Zhang Y M. Iterative sure independence screening EM-Bayesian LASSO algorithm for multi-locus genome-wide association studies [J/OL]. *PLoS Computational Biology*, (2017-01-31). DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005357
- [40] Wang J B, Zhang Z W. GAPIT version 3: Boosting power and accuracy for genomic association and prediction [J]. *Genomics, Proteomics and Bioinformatics*, 2021, 19(4):629-640
- [41] Zhou G F, Mao Y X, Xue L, Chen G Q, Lu H H, Shi M L, Zhang Z L, Huang X L, Song X D, Hao D R. Genetic dissection of husk number and length across multiple environments and fine-mapping of a major-effect QTL for husk number in maize (*Zea mays* L.) [J]. *The Crop Journal*,

2020, 8(6):1071-1080

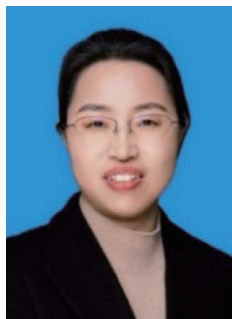
- [42] Cui Z H, Xia A A, Zhang A, Luo J H, Yang X H, Zhang L J, Ruan Y Y, He Y. Linkage mapping combined with association analysis reveals QTL and candidate genes for three husk traits in maize [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(10):2131-2144

- [43] Zhang X L, Lu M, Xia A A, Xu T, Cui Z H, Zhang R Y, Liu W G, He Y. Genetic analysis of three maize husk traits by QTL mapping in a maize-teosinte population [J/OL]. *BMC Genomics*, (2021-05-26). DOI: 10.1186/s12864-021-07723-x

责任编辑:吕晓梅



第一作者简介: 麻一博,河北农业大学农学院2021级作物遗传育种专业硕士研究生,曾参与河北省重点研发计划项目(21326325D)及大北农集团重点研究项目。2022—2023年获河北农业大学一等学业奖学金。以第一作者身份在《植物遗传资源学报》上发表论文1篇。



通讯作者简介: 祝丽英,硕士生导师,河北农业大学农学院教授,主要从事玉米种质资源创新、优异基因挖掘和新品种选育工作。主持国家重点研发计划子课题、河北省重点研发计划课题等5项,参与完成国家自然科学基金、“863”计划子课题、转基因专项子课题、河北省科技支撑计划等课题13项。育成国审玉米品种5个,省审玉米品种15个,取得植物新品种权9项;获河北省科技进步一等奖2项、三等奖1项、河北省山区创业三等奖1项。《河北玉米》副主编,参编教材2部;以第一或通讯作者在 *The Journal of Integrative Agriculture*、《中国农业科学》、《植物遗传资源学报》等刊物发表论文20多篇。