

玉米穗轴长与穗轴粗的 QTL 定位及全基因组预测

李宗泽 徐晓明 孙强 杨彩霞 许加波 吴鹏昊*

(新疆农业大学 农学院, 乌鲁木齐 830052)

摘要 为明确玉米穗部发育相关性状的主效 QTL 位点, 利用玉米自交系‘B73’与‘郑 58’构建 F₂ 群体, 采用 48K 液相杂交捕获探针进行基因型鉴定, 结合多个环境下测得的表型数据对玉米穗轴长与穗轴粗进行 QTL 定位和全基因组预测。结果表明: 穗轴长与穗轴粗在基因型、环境、基因型与环境的互作 3 个变异项均具有显著差异, 穗轴长性状与穗轴粗性状的广义遗传力分别是 0.71 与 0.52。穗轴长共检测到 8 个 QTL, 表型贡献率为 3.54%~12.64%, 在 3 号染色体检测 1 个新的主效 QTL, 即 *qCL3*, LOD 为 8.31, 表型贡献率为 12.64%。穗轴粗共检测到 3 个 QTL, 表型贡献率为 7.92%~10.61%, 在 4 号染色体上检测到 1 个新的主效 QTL, 即 *qCD4-1*, LOD 为 5.14, 表型贡献率为 10.61%。穗轴长与穗轴粗全基因组预测的精度分别为 0.56 和 0.39, 全基因组预测精度随着训练群体和标记数目的增加而增加, 当训练群体大小达到总群体的 60%、标记密度达到 500 个时, 预测精度增加幅度变缓。

关键词 玉米; 穗轴长; 穗轴粗; QTL 定位; 全基因组预测

中图分类号 S513

文章编号 1007-4333(2022)04-0044-09

文献标志码 A

QTL mapping and genomic selection of cob length and diameter in maize

LI Zongze, XU Xiaoming, SUN Qiang, YANG Caixia, XU Jiabo, WU Penghao*

(College of Agronomy, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China)

Abstract To determine the genetic basis of cob length and cob diameter, an F₂ population derived from a cross between maize inbred lines ‘B 73’ and ‘Zheng 58’ was used for QTL analysis. The population was genotyped by 48K liquid-phase hybridization capture probes and phenotype multi-environment trials. The results showed that: Both cob length and cob diameter displayed significant differences in genotype, environment, and the interaction between genotype and environment. The broad-sense heritability of cob length and cob diameter were 0.71 and 0.52, respectively. A total of eight QTLs were identified for cob length. The phenotypic variation explained (PVE) of each QTL ranged from 3.54% to 12.64%. A novel major QTL *qCL3* was detected on chromosome 3 with a LOD value of 8.31, and a PVE of 12.64%. Three QTL were detected for cob diameter, with PVE ranging from 7.92% to 10.61%. A major QTL *qCD4-1* was identified on chromosome 4 with a LOD value of 5.14 and a PVE of 10.61%. The prediction accuracies of genomic selection (GS) for cob length and cob diameter were 0.56 and 0.39, respectively. The prediction accuracy was increased with the increase of marker density and training population size, and the increase of GS prediction accuracy slowed down when the number of markers reached 500 and the training population size reached 60% of the total genotypes.

Keywords maize; cob length; cob diameter; QTL mapping; genomic selection

玉米 (*Zea mays* L.) 是我国重要的粮食作物, 同时也是重要的工业原材料, 是全球种植面积最大

的作物, 对我国粮食安全具有重要影响^[1]。作物产量构成因子在不同生长条件下表现出很高的遗传力

收稿日期: 2020-04-20

基金项目: 国家自然科学基金(32060484); 国家自然科学基金(U2003304)

第一作者: 李宗泽, 硕士研究生, E-mail: 1498856555@qq.com

通讯作者: 吴鹏昊, 教授, 主要从事玉米遗传育种及单倍体育种研究, E-mail: craie788@126.com

和稳定性^[2]，玉米穗轴长和穗轴粗与籽粒性状呈显著相关性，是影响产量构成因子的重要性状^[3]。而且，玉米穗轴长与穗轴粗是典型的数量性状，受到多个基因调控，对控制玉米穗轴长与穗轴粗性状的 QTL 进行鉴定不仅有助于揭示玉米产量的遗传机制，而且能指导玉米育种实践^[4]。

关于玉米穗部发育相关性状的 QTL 鉴定，石云素等^[5]利用 F₂ 群体对玉米穗部性状进行定位，发现 5 个与穗轴长相关 QTL 位点，4 个穗轴粗 QTL 位点，其中穗轴长定位到 1 个主效 QTL 位点，可解释 14.3% 的表型变异。张建华等^[6]利用玉米加倍单倍体(DH)群体对穗轴长和穗轴粗进行了 QTL 定位，共定位 6 个 QTL 位点，其中穗轴长定位到 3 个 QTL 位点，穗轴粗定位到 3 个 QTL 位点。在定位穗轴粗性状时找到 1 个主效 QTL 位点，该 QTL 解释了 16.1% 的表型变异。崔新建等^[7]利用 2 个 RIL 群体对产量相关性状进行 QTL 定位，定位到穗轴长相关 QTL 位点有 13 个，其中位于 2 号染色体的 *q2sEL2-1* 为主效位点，其贡献率为 18.32%；定位到穗轴粗的相关 QTL 位点 14 个，位于 1 号染色体上的 *q2sCD-1* 为主效 QTL，表型贡献率为 24.31%。王满等^[8]利用 2 个 F₂ 群体定位到 11 个穗轴长 QTL，鉴定到 1 个主效 QTL *qEL1-2*，表型贡献率为 22.3%；定位到 14 个穗轴粗 QTL，其中 *qCD4-2* 为主效位点，能够解释 19.9% 的表型变异。对已发表的与玉米穗轴长和玉米穗轴粗相关 QTL^[5-11] 进行分析发现，其在数量、位置和效应方面都具有差异，且共定位的 QTL 很少。由于作图群体、应用标记及种植环境等因素都影响定位结果，因而挖掘多次被定位到的、稳定存在的、具有较高表型贡献的 QTL，对穗轴长和穗轴粗进行分子标记选择育种将具有更高应用价值^[9]。

全基因组预测(Genomic selection, GS)技术是改良作物数量性状的有效工具之一，已在国内外迅速发展利用^[12]。GS 技术利用训练群体的表型与基因型建立预测模型，估计分子标记的遗传效应，根据训练群体的基因型对表型进行预测，选择优良材料，可提高育种效率^[13]。刘小刚等^[14]利用不同群体对玉米穗长和穗粗进行 GS 分析，结果表明在自然群体中穗长和穗粗的预测精度分别为 0.45 和 0.53，在 RIL 和 DH 群体中预测精度分别为 0.49 和 0.60，在 F₂ 群体中预测精度分别为 0.66 和 0.72。GS 的预测精度受多个因素影响，包括遗传力、标记密度、训

练群体大小、训练群体与预测群体间亲缘关系等。通过对影响 GS 的各个因素进行研究，可提高 GS 预测精度，促进 GS 在育种上的应用。

目前在玉米穗轴性状方面尚未见利用全基因组进行选择的研究报道。本研究利用玉米自交系‘B 73’与‘郑 58’构建的 F₂ 群体，在多环境下采集玉米穗轴长和穗轴粗的表型，结合 48K 液相杂交探针捕获获得的基因型数据，对玉米穗轴长和穗轴粗进行 QTL 定位，采用岭回归最佳线性无偏预测(Ridge regression best linear unbiased prediction, rrBLUP)方法对玉米穗轴长和穗轴粗进行全基因组预测，分析标记密度和训练群体大小对预测精度的影响，旨在明确玉米穗部发育相关性状的主效 QTL 位点，以期为解析玉米穗部性状发育的遗传机制提供参考。

1 材料与与方法

1.1 试验材料

2018 年 11 月—2019 年 3 月在海南省乐东黎族自治县实验站种植玉米自交系‘B 73’与‘郑 58’，并组配获得杂交 F₁，2019 年 5—10 月于新疆维吾尔自治区昌吉市三工镇九圣禾实验站种植并自交获得 F₂，于 2019 年 11 月—2020 年 3 月在海南省乐东黎族自治县实验站种植 F₂ 并自交获得 200 个 F_{2:3} 家系。2020 年 5—10 月，将 F_{2:3} 家系分别种植于新疆维吾尔自治区昌吉市三工镇九圣禾实验站、新疆维吾尔自治区昌吉市二六工镇实验站和新疆维吾尔自治区乌鲁木齐市三坪农场实验站。每个地点设置 2 个重复，采用完全随机区组试验设计，行长 3 m，株距 0.25 m，行距 0.67 m，单行区种植，田间管理同大田生产。在 F_{2:3} 家系吐丝期，利用玉米‘农大高油高诱 3 号’对 F_{2:3} 家系进行多次授粉，以保证果穗的结实率。收获的果穗在室内进行考种，测量穗轴长和穗轴粗。游标卡尺测量脱粒后穗轴基部到顶部的距离为穗轴长，cm；游标卡尺测量脱粒后的穗轴最粗部分为穗轴粗，cm。

1.2 表型数据分析

利用 CIMMYT 开发的 META-R 软件(<http://hdl.handle.net/11529/10201>)对 3 个环境的穗轴长和穗轴粗表型数据进行联合分析，获得最佳线性无偏估计值(Best Linear Unbiased Prediction, BLUP)^[15]，用于 QTL 定位和 GS 分析。利用 QTL IciMapping 软件^[16]估计出不同组分的方差，并进行

遗传力分析。遗传力计算公式^[17]：

$$H^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2/E + \sigma_e^2/ER),$$

式中： σ_G^2 ，遗传方差； σ_{GE}^2 ，基因型与环境互作的方差； σ_e^2 ，误差方差； E ，环境数； R ，每个环境重复数。

1.3 基因分型和连锁图谱构建

在苗期对亲本和 F_2 群体叶片进行取样，送中玉金标记(北京)生物技术股份有限公司，采用 48K 液相杂交探针捕获测序技术获得基因型数据。液相探针捕获是在溶液中进行的核酸分子碱基互补杂交，而实现目标片段 DNA 富集，再经过高通量测序技术检测分析。将获得的原始测序数据过滤获得高质量测序数据，通过 BWA 软件比对到 B73_RefGen_v4_genomic 参考基因组^[18]。采用 GATK (The Genome Analysis Toolkit) 软件进行过滤，共获得 1 785 794 个 SNP 标记。利用 VCFtools 对 SNP 数据进行过滤，过滤参数为：缺失率 < 0.20 ，最小等位基因频率 > 0.05 ，测序深度为 4~500，个体变异基因型值质量值 (GQ) > 10 ，Phred 格式 (Phred_scaled) 的质量值 (Q) > 30 ，获得 62 504 个 SNP 标记用于全基因组预测分析。通过 VCFtools 对 SNP 数据进行严格过滤，过滤参数为：GQ > 30 ，Q > 30 ，缺失率 < 0.97 ，获得 2 111 个高质量 SNP 标记。筛选亲本纯合且有差异的标记，剩余标记为 2 010 个，对 $P < 0.05$ 的偏分离标记进行过滤，剩余 1 855 个 SNP 标记用于连锁图谱的构建。

使用 QTL IciMapping 软件进行连锁图谱的构建，SNP 标记根据物理位置进行排序后导入 IciMapping 软件，选择 MAP (Linkage map construction in biparental populations) 功能进行连锁群的划分及遗传距离的确定，在软件界面“Grouping”命令中选择 By Anchor only，在 Order 命令中选择 By Anchor order，连锁群选择 10，进行输出，获得连锁图谱。

1.4 QTL 定位

采用 META-R 软件获得的 BLUP 值作为表型值，使用 QTL IciMapping 软件的 BIP (QTL mapping in biparental populations) 功能对穗轴长与穗轴粗进行 QTL 定位，定位方法采用完备区间作图加性模型 (ICIM-ADD)^[16]。分子标记之间每隔 0.5 cM 进行 1 次全基因组扫描，窗口的设定为 5.0 cM。

1.5 全基因组预测

采用 48K 液相杂交探针技术获得的 62 504 个 SNP 标记进行全基因组预测 (Genomic selection GS)，利用多环境的 BLUP 值作为表型值，使用 R 软件包 rrBLUP，对穗轴长和穗轴粗性状进行全基因组预测分析。采用五倍交叉验证方法^[19]，即随机选取群体的 80% 作为训练群体，剩下的 20% 作为预测群体，进行 GS，计算预测群体的真实育种值与全基因组估计育种值间的相关系数，即全基因组预测精度，重复 100 次。

标记个数设定为 10、30、50、100、300、500、1 000、3 000、5 000、10 000 和 60 000，采用五倍交叉验证方法，每个标记密度进行 100 次 GS，研究标记数目对 GS 预测精度的影响。训练群体设定为总群体的 10%、20%、30%、40%、50%、60%、70%、80% 和 90%，剩余群体为预测群体，采用全部 62 504 个 SNP 标记，每个训练群体大小进行 100 次 GS，研究训练群体大小对 GS 预测精度的影响。

2 结果与分析

2.1 F_2 群体穗轴长和穗轴粗表型分析

由表 1 可知，在 F_2 群体中穗轴长的均值为 14.42 cm，最小值为 12.94 cm，最大值为 16.40 cm，变异系数为 0.05。穗轴粗的均值为 2.51 cm，最小值为 2.40 cm，最大值为 2.67 cm，变异系数为 0.02。穗轴长与穗轴粗的峰度和偏度都 < 1 ，基本符合正态分布的规律，是典型的数量性状。

表 1 $F_{2,3}$ 家系穗轴长和穗轴粗统计分析

Table 1 Descriptive statistics of cob length and cob diameter in the $F_{2,3}$ families

性状 Trait	均值 Mean	最小值 Max	最大值 Min	方差 Variance	变异系数 CV	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness	全距 Range
穗轴长/cm Cob length	14.42	12.94	16.40	0.49	0.05	0.10	0.28	3.45
穗轴粗/cm Cob diameter	2.51	2.40	2.67	0.01	0.02	0.86	0.45	0.27

2.2 穗轴长和穗轴粗方差分析

由表 2 可知,穗轴长与穗轴粗 2 个性状在不同基因型、环境、基因型与环境的互作上都具有显著差

异。穗轴长与穗轴粗的广义遗传力分别是 0.71 与 0.52,说明群体中穗轴长主要受遗传因素影响,穗轴粗受基因型和环境因素共同影响。

表 2 F_{2,3} 家系穗轴长与穗轴粗方差及广义遗传力分析

Table 2 ANOVA and broad-sense heritability (H^2) analysis for cob length and cob diameter in the F_{2,3} families

性状 Trait	变异来源 Source	平方和 Sum of square	自由度 Degree of freedom	均方 Mean of square	F	P	遗传力 H^2
穗轴长 Cob length	环境 Environment	505.75	2	252.87	43.52	<0.01**	
	基因型 Genotype	1 803.48	199	9.06	1.60	<0.01**	
	基因型×环境 G×E	2 421.96	398	6.09	1.34	<0.01**	0.71
	误差 Error	3 117.00	597	5.22			
	总变异 Variation	7 448.20	1195				
穗轴粗 Cob diameter	环境 Environment	55.13	2	27.78	2.22	<0.01**	
	基因型 Genotype	1 123.22	199	5.64	7.15	<0.01**	
	基因型×环境 G×E	1 197.47	398	3.42	2.23	<0.01**	0.52
	误差 Error	3 257.51	597	5.89			
	总变异 Variation	5 633.34	1 195				

2.3 构建遗传图谱

由表 3 可知,其中 3 号染色体标记数目最多为 346 个,6 号染色体标记数最少为 85 个。构建的遗

传图谱总长度为 2 788.80 cM,平均 2 个标记间的遗传距离为 1.50 cM,其中 3 号染色体图谱最长为 432.86 cM,6 号染色体图谱最短为 168.57 cM。

表 3 F₂ 群体遗传连锁标记与图谱长度

Table 3 Marker and genetic distance information for the 10 maize linkage groups in F₂ population

染色体编号 Chromosome number	标记数目 Number of markers	平均间距/cM Average spacing	图谱长度/cM Map length
Chr 1	270	1.26	339.30
Chr 2	257	1.36	349.21
Chr 3	346	1.25	432.86
Chr 4	129	1.85	239.25
Chr 5	193	1.33	255.80
Chr 6	85	1.98	168.57
Chr 7	111	2.29	254.18
Chr 8	150	1.76	263.54
Chr 9	89	2.51	223.36
Chr 10	225	1.17	262.73
合计 Total	1 855	1.50	2 788.80

2.4 QTL定位结果分析

由表4可知,在第1、2、3、4、8和9号染色体上定位到8个控制穗轴长的QTL,其对穗轴长的表型贡献率为3.54%~12.64%。位于第3号染色体的第54.3—54.7 Mb处的QTL *qCL3*, LOD 8.31,表型贡献率为12.64%,加性效应为-0.37,是控制穗轴长的主效QTL。这个控制穗轴长的QTL来自于自交系‘B73’。

在第2和4号染色体上定位到3个控制穗轴粗的QTL,其对穗轴粗的表型贡献率为7.92%~10.61%。位于第4号染色体的第165.6—168.6 Mb处的QTL *qCD4-1*, LOD 5.14,表型贡献率为10.61%,加性效应为0.10,是控制穗轴粗的主效QTL。这个提高穗轴粗的QTL来自于自交系‘郑58’,见表4。

2.5 全基因组预测

采用五倍交叉验证法对玉米穗轴长与穗轴粗进行全基因组预测,穗轴粗与穗轴长的GS精度分别为0.39和0.56。其中穗轴粗的预测精度较低,变异范围较大,这可能是由于穗轴粗的遗传力低于0.7。

由图1可知,穗轴长GS精度随着标记数目增多而升高。当标记数目从10增加到500时,GS预测精度有显著的提升,当标记数目>500时,穗轴长的预测精度增加幅度很小。采用不同标记时穗轴粗的预测精度的变化趋势与穗轴长是一致的,即随着标记数目的增加而不断增加,当标记数目超过500后,穗轴粗的预测精度增加很小(图1(b))。

由图2可知,穗轴长的GS精度随着训练群体的增大而增加,当训练群体从10%增加到60%时,穗轴长的预测精度显著提升,当训练群体>60%时,穗轴长的预测精度增加幅度很小。在样本数量不同的训练群体中穗轴粗的预测精度与穗轴长变化趋势是一致的,穗轴粗的预测精度随着训练群体的增大而不断的增加,当训练群体>60%后,穗轴粗的预测精度增加幅度很小(图2(b))。

3 讨论

提高产量一直以来都是作物育种工作的主要目标之一,产量性状的复杂性降低了玉米育种的效率,产量构成因子一般具有较高的遗传力,因此是遗传改良的目标性状^[9]。本研究中考察了F₂群体的2个穗部性状,分别是穗轴长与穗轴粗。其遗传力分别为0.71与0.52,说明这2个性状的基因型在表

型变异中起重要作用。本研究利用1855个SNP标记构建遗传连锁图谱,分子标记数目多,平均遗传距离为1.50 cM,有效地提高了QTL定位的准确性和精度。利用62504个SNP标记进行全基因组预测,估计分子标记的遗传效应。结合QTL定位与全基因组预测结果,可以更好地解析穗轴长与穗轴粗的遗传基础,提高育种效率,有效改良目标性状。

本研究中穗轴长共检测到8个QTL,位于1、2、3、4、8和9号染色体上,LOD变异范围为2.68~8.31,能够解释51.04%的表型变异。王辉等^[20]利用RIL群体对不同密度下的穗部性状进行定位,定位到的*qEL1*其物理位置在第191.0—214.6 Mb,与本试验定位到的*qCL1-2*(第199.8—205.1 Mb)所在染色体区间基本一致。Huo等^[21]定位到的*qCL8*与本研究在8号染色体第176.8—176.9 Mb检测到的QTL一致。这些共定位到的QTL是稳定QTL,也说明了本研究定位结果的可靠。同时本试验中还定位到一个新的主效QTL *qCL3*,位于3号染色体,LOD为8.31,能够解释12.64%的表型变异,为玉米穗轴长的遗传研究提供了新的QTL位点,可以用于精细定位,克隆相关基因。

穗轴粗共检测到3个QTL,能够解释26.83%的表型变异。定位到1个控制穗轴粗的主效位点*qCD4-1*,表型贡献率为10.61%。马娟等^[22]利用309份材料对穗轴粗进行全基因组关联分析,检测到位于2号染色体的主效SNP S2位于本研究所检测到的位于第197—198 Mb的*qCD2*。该SNP同时在控制穗粒重及籽粒大小这2个性状的定位中被检测到。赵强等^[23]利用2个F_{2:3}家系对玉米产量相关性状进行定位,在1号染色体检测到穗轴粗相关的QTL与本研究检测到的位于第238—241 Mb的*qCD4-2*在同一染色体区段。吴律等^[24]利用全基因组关联分析检测到穗轴粗相关的SNP为SCD9,其表型贡献率为8.4%,该SNP位于本试验所检测到的第238—241 Mb的*qCD4-2*。本试验定位到的2个穗轴粗相关的QTL为*qCD2*和*qCD4-2*,均在马娟等^[22]、赵强^[23]和吴律^[24]的研究中报道过,说明这些QTL是控制穗轴粗的稳定位点。本研究定位到的穗轴粗主效QTL为*qCD4-1*尚未见报道,为该性状提供了新的遗传位点。王宝宝^[25]认为可靠的遗传组成可以为培育理想的玉米品种提供可靠的分子标记,因此,本试验得到的结果有利于揭示玉米穗部性状的遗传组成,为培育理想穗型的玉米

表 4 F₂ 群体穗轴长与穗轴粗的 QTL 定位
Table 4 QTL mapping of cob length and cob diameter in the F₂ population

性状 Trait	QTL	染色体 Chromosome	遗传距离/cM Genetic Position	物理距离/Mb Physical position	左翼标记 Left marker	右翼标记 Right marker	LOD	表型 贡献率 PVE	加性效应 Additive effect	显性效应 Dominance effect
穗轴长 Cob length	<i>qCL1-1</i>	1	86	41.6~42.2	RM1_37	RM1_38	2.68	3.54	-0.07	0.25
	<i>qCL1-2</i>	1	262	199.8~205.1	RM1_166	RM1_167	4.36	6.27	0.26	0.08
	<i>qCL2</i>	2	371	219.9~220.1	RM2_230	RM2_231	3.73	5.37	-0.23	-0.02
	<i>qCL3</i>	3	142	54.3~54.7	RM3_99	RM3_100	8.31	12.64	-0.37	0.06
	<i>qCL4</i>	4	238	241.4~244.3	RM4_127	RM4_128	5.15	7.54	0.28	-0.05
	<i>qCL8</i>	8	248	176.8~176.9	RM8_134	RM8_135	2.82	4.08	-0.19	0.09
	<i>qCL9-1</i>	9	23	5.6~9.6	RM9_6	RM9_7	2.77	4.64	-0.19	0.11
	<i>qCL9-2</i>	9	213	154.8~155.6	RM9_83	RM9_84	4.67	6.96	-0.26	-0.04
	<i>qCD2</i>	2	301	197.5~198.1	RM2_200	RM2_201	3.92	7.92	0.09	-0.02
	<i>qCD4-1</i>	4	150	165.6~168.6	RM4_91	RM4_92	5.14	10.61	0.10	-0.01
<i>qCD4-2</i>	4	234	238.8~241.4	RM4_124	RM4_125	4.04	8.30	0.02	0.01	

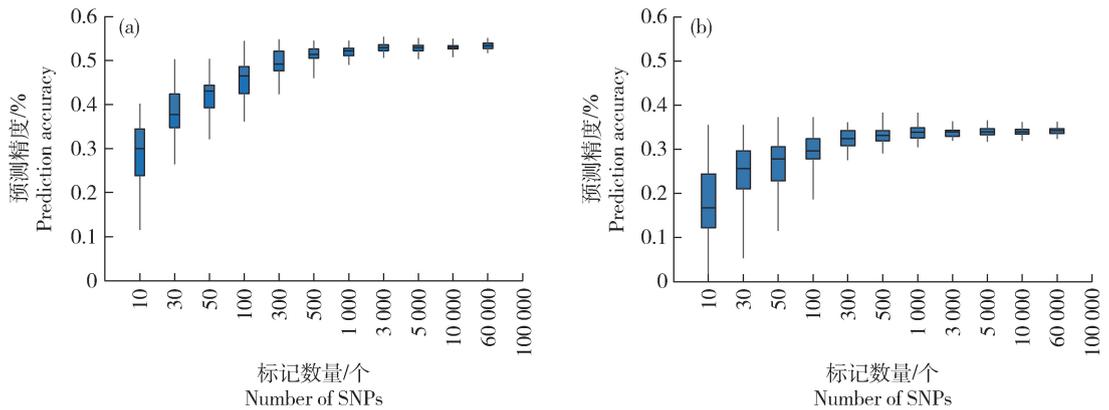


图1 F_2 群体不同 SNP 个数穗轴长(a)和穗轴粗(b)全基因组预测精度

Fig. 1 Genomic selection accuracy of cob length (a) and cob diameter (b) with different SNP numbers in the F_2 population

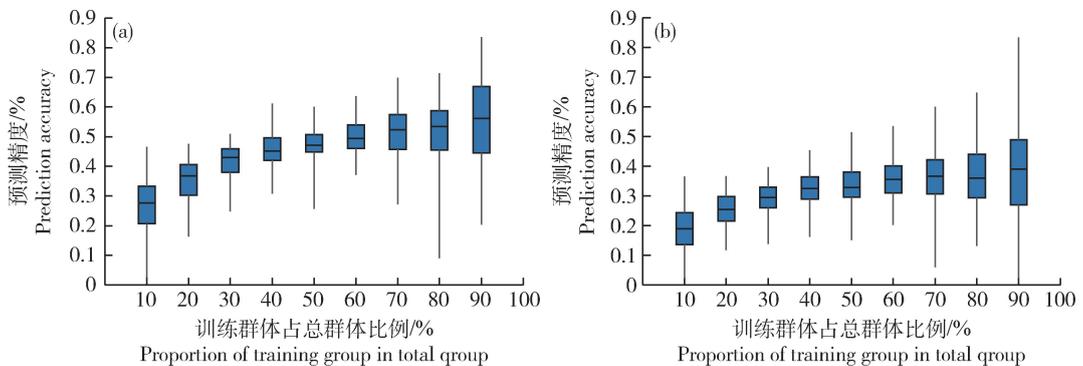


图2 F_2 群体不同训练群体大小穗轴长(a)和穗轴粗(b)全基因组预测精度

Fig. 2 Genomic selection accuracy of cob length (a) and cob diameter (b) in the F_2 population with different training population sizes

品种提供可靠的分子标记。

全基因组预测技术是改良复杂数量性状有效工具之一,利用覆盖全基因组的高密度 SNP 标记,可对依赖于基因型、受环境影响大和微效基因控制的复杂数量性状进行有效预测。本研究结果与 Guo 等^[26]的结果是一致的,即在双亲后代群体,标记数目达到 500 个就可以获得良好的预测精度;训练群体包含群体总遗传变异的 60% 时可以获得良好的预测精度。

4 结论

通过对玉米穗部性状进行 QTL 定位,共检测到了 8 个穗轴长相关 QTL 位点,分别解释表型变异的 3.54%~12.64%;共检测到 3 个穗轴粗相关 QTL 位点,可解释表型变异的 7.92%~10.61%。采用五倍交叉验证法对穗轴长与穗轴粗进行 GS 分

析,穗轴长与穗轴粗的预测精度分别为 0.56 和 0.39,预测精度中等。在探究不同 SNP 个数与预测群体对穗预测精度的影响时,发现 GS 预测精度随着标记数目的增多而升高,但分子标记达到 500 时,GS 预测精度就基本达到峰值,继续增加分子标记对提高 GS 预测精度非常有限。GS 预测精度也随着训练群体的增大而增加,训练群体 > 60% 时,GS 的预测精度增幅较小。

参考文献 References

- [1] 刘瑶,郭丽华. 玉米加工及产业化发展文献综述[J]. 北方经贸, 2019(8): 128-129
Liu Y, Guo L H. Literature review on maize processing and industrial development [J]. *Northern Economy and Trade*, 2019(8): 128-129 (in Chinese)
- [2] 白明兴,陈奋奇,陆晏天,丁永福,姬祥卓,彭云玲. 玉米主

- 要株型性状与产量的全基因组关联分析[J].核农学报,2020,34(12):2673-2680
- Bai M X, Chen F Q, Lu Y T, Ding Y F, Ji X Z, Peng Y L. Genome-wide association analysis of major plant architecture traits and yield in maize [J]. *Chinese Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2020, 34(12): 2673-2680 (in Chinese)
- [3] 刘文章, 监立强, 郭晋杰, 赵永锋, 黄亚群, 陈景堂, 祝丽英. 玉米穗部性状及其一般配合力的关联分析[J].植物遗传资源学报,2020,21(3):706-715
- Liu W T, Jian L Q, Guo J J, Zhao Y F, Huang Y Q, Chen J T, Zhu L Y. Association analysis of ear-related traits and their general combining ability in maize [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(3): 706-715 (in Chinese)
- [4] 安允权. 4个玉米RIL群体穗部性状的QTL定位与分析[D]. 郑州:河南农业大学,2016
- An Y Q. QTL mapping and analysis for ear traits of 4 RIL populations in maize [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2016 (in Chinese)
- [5] 石云素. 玉米重要自交系遗传多样性分析及产量相关性状QTL研究[D].北京:中国农业科学院,2008
- Shi Y S. Genetic diversity analysis of important inbred lines and QTLs identification on yield-related traits in maize [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2008 (in Chinese)
- [6] 张建华. 玉米DH群体株高、节间长、穗部性状和一般配合力的分析及QTL定位[D].保定:河北农业大学,2009
- Zhang J H. Plant height, internodes, ear traits, general combining ability analysis and their QTLs mapping using double haploid lines of maize [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2009 (in Chinese)
- [7] 崔新建. 两个玉米RILs群体穗部相关性状的QTL定位与分析[D].郑州:河南农业大学,2015
- Cui X J. QTL mapping and analysis for ear traits of maize in Two RIL populations [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2015 (in Chinese)
- [8] 王满. 玉米产量相关性状的遗传分析[D].武汉:华中农业大学,2015
- Wang M. The genetic analysis of maize yield related traits [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015 (in Chinese)
- [9] 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 [J]. *Plant Breeding*, 2018, 137(5): 706-713
- [10] 宋晓恒, 豆丹丹, 柳华峰, 刘浩浩, 赵帅帅, 郑耀刚, 库丽霞, 陈彦惠. 玉米穗部性状QTL定位及上位性效应分析[J].中国农学通报,2018,34(9):62-67
- Song X H, Dou D D, Liu H F, Liu H H, Zhao S S, Zheng Y G, Ku L X, Chen Y H. QTL mapping and epistatic effect analysis of ear traits in maize [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(9): 62-67 (in Chinese)
- [11] 杨国虎. 玉米两个相关RILs群体遗传图谱构建及主要性状QTL分析[D].郑州:河南农业大学,2011
- Yang G H. Construction of genetic map construction and QTL analysis for main traits using two RIL populations in Maize [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2011 (in Chinese)
- [12] 任源, 王佐惠, 吴江, 林彦萍. 全基因组选择及其在玉米育种中的研究进展[J].种子科技,2019,37(13):35-37,39
- Ren Y, Wang Z H, Wu J, Lin Y P. Whole genome selection and its research progress in maize breeding [J]. *Seed Science & Technology*, 2019, 37(13): 35-37, 39 (in Chinese)
- [13] 刘玉博. 玉米穗粒腐病抗病遗传规律解析及全基因组预测研究[D].沈阳:沈阳农业大学,2020
- Liu Y B. Genetic dissection of Fusarium ear rot resistance in maize and genomic prediction analysis [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020 (in Chinese)
- [14] 刘小刚. 玉米产量相关性状的全基因组选择[D].北京:中国农业科学院,2018
- Liu X G. Genomic selection for yield-related traits in maize [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018 (in Chinese)
- [15] 李奉令. 关于用育种值提升一般配合力分析水平的研究[J].种子科技,2019,37(1):92-93
- Li F L. Study on improving the level of GCA analysis with breeding value [J]. *Seed Science & Technology*, 2019, 37(1): 92-93 (in Chinese)
- [16] Meng L, Li H H, Zhang L Y, Wang J K. QTL IciMapping: Integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations [J]. *The Crop Journal*, 2015, 3(3): 269-283
- [17] 邵祺. 14个玉米自交系的配合力测定及遗传力分析[D].哈尔滨:东北农业大学,2018
- Shao Q. Analysis of combining ability and heritability on 14 maize inbred lines [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2018 (in Chinese)
- [18] 罗靓赞. 基于组学数据解析玉米群体变异和复杂数量性状遗传结构[D].武汉:华中农业大学,2020
- Luo L Y. Maize population variation mining and genetic dissection of complex quantitative traits based on omics data [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020 (in Chinese)
- [19] Maldonado C, Mora-Poblete F, Contreras-Soto R I, Ahmar S, Chen J T, do Amaral A T Jr, Scapim C A. Genome-wide prediction of complex traits in two outcrossing plant species through deep learning and bayesian regularized neural network [J]. *Frontiers in Plant Science*, [2020-1-10]. DOI: 10.3389/fpls.2020.593897
- [20] 王辉, 梁前进, 胡小娇, 李坤, 黄长玲, 王琪, 何文昭, 王红武, 刘志芳. 不同密度下玉米穗部性状的QTL分析[J].作物学报,2016,42(11):1592-1600
- Wang H, Liang Q J, Hu X J, Li K, Huang C L, Wang Q, He W Z, Wang H W, Liu Z F. QTL analysis of corn ear traits

- under different densities[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(11): 1592-1600 (in Chinese)
- [21] Huo D, 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[J]. *Plos One*, [2020-5-15]. DOI: 10.1371/journal.pone.0155506
- [22] 马娟, 曹言勇, 李会勇. 玉米穗轴粗全基因组关联分析[J]. 作物学报, 2021, 47(7): 1228-1238
Ma J, Cao Y Y, Li H Y. Genome-wide association study of ear cob diameter in maize[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(7): 1228-1238 (in Chinese)
- [23] 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[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020
Zhao Q. QTL mapping and candidate gene analysis of yield-related traits by using two maize $F_{2:3}$ families[D]. Guiyang: Guizhou University, 2020 (in Chinese)
- [24] 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
Wu L. Genome-wide association study of five ear traits in spring maize inbred lines[D]. Changchun: Jilin Agricultural University 2017 (in Chinese)
- [25] 王宝宝. 结合大重组自交系群体和超高密度分子标记进行玉米重要农艺性状的 QTL 定位[D]. 北京: 中国农业大学, 2014
Wang B B. Combining large recombinant inbred lines population and ultra-high density molecular markers to identify QTL for important agronomic traits in maize [D]. Beijing: China Agricultural University, 2014 (in Chinese)
- [26] Guo R, Dhaliwayo T, Mageto E K, Palacios-Rojas N, Lee M, Yu D S, Ruan Y Y, Zhang A, San Vicente F, Olsen M, Crossa J, Prasanna B M, Zhang L J, Zhang X C. Genomic prediction of kernel zinc concentration in multiple maize populations using genotyping-by-sequencing and repeat amplification sequencing markers [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 534

责任编辑: 吕晓梅