

QTL Mapping of Five Agronomic Traits in Maize

TANG Hua¹, YAN Jian-Bing², HUANG Yi-Qin¹, ZHENG Yong-Lian¹, LI Jian-Sheng^{2, ①}

(1. National Key Lab of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;

2. National Maize Improvement Center of China, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract : Agronomic traits have significant influence on stability and adaptability in maize production. In this investigation, using a population with 266 $F_{2:3}$ families from Yuyu22 (Zong3 \times 87-1), two-location field tests were conducted in Wuhan and Xiangfan in 2001, with a randomized complete block design, to characterize five agronomic traits: ear height, tassel branch number, stalk diameter, days to pollen, and days to silk. Correlation analysis of field performance indicated that ear height, tassel branch number and stalk diameter were significantly positive correlative with single-plant yield, days to pollen and days to silk were highly positive correlative with each other, and tassel branch number was significantly positive correlative with stalk diameter too. Utilizing data of field tests and molecular markers, Composite Interval Mapping (CIM) method was used to localize the quantitative trait loci of these traits and 500 times permutation test was conducted to have proper *LOD* threshold value. As the results, total seven QTL of ear height, nine QTL of tassel branch number, eight QTL of stalk diameter, nine QTL of days to pollen, and seven QTL of days to silk were mapped on 10 chromosomes of maize; all of these QTL distributed unevenly on chromosomes and trended to cluster together. According to analysis of this investigation, the phenotype correlations of quantitative traits may result from the correlations of QTL controlling those traits. Those will be helpful to further understand genetic basis of agronomic traits in maize.

Key words : maize ; agronomic traits ; quantitative trait loci (QTL)

玉米 5 个农艺性状的 QTL 定位

汤 华¹, 严建兵², 黄益勤¹, 郑用琰¹, 李建生^{2, ①}

(1. 华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070;

2. 中国农业大学国家玉米改良中心, 北京 100094)

摘 要 : 利用“豫玉 22”构建的 266 个玉米 $F_{2:3}$ 家系为材料, 通过一年两点的随机区组田间试验和分子标记分析, 研究了玉米穗位高、雄穗分支数、茎粗、抽雄期、吐丝期 5 个重要农艺性状。相关分析表明, 穗位高、雄穗分支数、茎粗与单株产量显著正相关, 抽雄期与吐丝期高度正相关, 雄穗分支数与茎粗显著正相关。采用复合区间作图法, 通过 500 次排列测验分别确定各性状的 *LOD* 阈值, 在武汉和襄樊两地共定位了 7 个穗位高 QTL、9 个雄穗分支数 QTL、8 个茎粗 QTL、9 个抽雄期 QTL 和 7 个吐丝期 QTL; 这些 QTL 在染色体上分布不均匀, 具有集中分布的特点。研究表明, 数量性状间的表型相关可能源于控制数量性状的 QTL 位点间的相关。

收稿日期 2004 - 03 - 11 ; 修回日期 2004 - 07 - 13

基金项目 : 国家重大基础研究发展规划 (编号 2001CB108801) 和 863 现代农业主题项目 [Supported by Major Project of Chinese National Programs for Fundamental Research and Development (No. 2001CB108801) and 863 Project of Modern Agriculture]

作者简介 : 汤 华 (1974 -) , 男, 湖北恩施人, 博士, 研究方向 : 植物遗传育种

① 通讯作者。 E-mail : ljjs@163bj.com ; Tel : 010-62732422

关键词：玉米；农艺性状；QTL

中图分类号：S513；Q943

文献标识码：A

文章编号：0379-4172(2005)02-0203-07

玉米是重要的粮食和饲料作物,经济地位十分重要。在玉米育种过程中,除了对玉米产量性状的进行选择外,对农艺性状的选择也十分重要,因为农艺性状的优劣对玉米的稳产性和适应性有重要影响。例如,穗位高与玉米的抗倒伏性密切相关,茎粗是玉米营养生长健壮程度的重要指标,且与玉米的抗倒伏性高度相关;雄穗分支数与玉米的种子繁殖能力有关,抽雄期和吐丝期与玉米的成熟早晚及花期协调性有关。这些因素的存在,都会影响到玉米的最终产量。研究这些性状的遗传规律,对于提高玉米的稳产性和适应性具有重要的意义。

对于玉米的许多产量相关性状,如穗长、穗粗、行数、行粒数等,国内外都进行了较为深入的研究,定位了大量的 QTL 位点,并分析了它们的遗传规律^[1-2],为玉米育种提供了很好的指导意义。对于农艺性状,只有株高的研究十分深入^[3-6],而穗位高、茎粗、雄穗分支数、抽雄期、吐丝期这几个重要的农艺性状,总体上的研究都不够深入,国外有少量的报道^[7-8],国内相关研究的报道较少。本研究以玉米强优势杂交种“豫玉 22”构建的 F_{2:3} 家系为材料,构建分子标记遗传连锁图,通过一年两点的田间试验,定位穗位高、茎粗、雄穗分支数、抽雄期、吐丝期 5 个农艺性状的 QTL 位点,并剖析它们的遗传特性。

1 材料和方法

1.1 试验材料

利用玉米强优势杂交种“豫玉 22 号”(综 3 × 87-1)的 F₁ 和 F₂ 连续套袋自交,得到 266 个 F_{2:3} 家系的群体,作为本研究的试验材料。

1.2 方法

1.2.1 田间试验

本研究采用温室育苗,三叶期后移栽的方法,于 2001 年分别在华中农业大学试验场和襄樊正大农业开发公司试验场进行 F_{2:3} 家系群体的田间试验。试验采用完全随机区组设计,设 3 次重复;父本综 3、母本 87-1 和 F₁ 各设一个小区,加上 266 个家系,

每个重复共 269 个小区;小区为单行区,行长 5 m,行距 0.70 m,株距 0.25 m,每行 20 株;采用常规的大田管理。玉米农艺性状的考察从小区的第 3 株开始连续考察 10 株,统一编号记录。本研究考察了穗位高(Ear height, EH)、雄穗分支数(Tassel branch number, TBN)、茎粗(Stalk diameter, SD)、抽雄期(Days to pollen, DTP)、吐丝期(Days to silk, DTS)共 5 个重要的农艺性状。穗位高是从地面到最上部果穗着生节的高度;雄穗分支数是雄花序的所有分支的总数;茎粗是植株基部第 3 茎节的直径;抽雄期是从播种到 50% 的植株雄花开始散粉的天数;吐丝期是从播种到 50% 的植株花丝吐出的天数。

1.2.2 分子标记连锁图构建

在苗期进行叶片取样,参照 Saghai Maroof 等人^[9]提出的方法提取亲本和群体单株的总 DNA 并纯化。根据 MaizeDB (<http://www.maizegdb.org>)公开发布的分子标记连锁图,挑选出能均匀覆盖玉米全基因组的 375 个 SSR 标记和 104 个 RFLP 标记,进行亲本多态性筛选。SSR 标记引物由上海生工生物工程公司合成,RFLP 探针分别由 Cornell 大学、UMC 大学和 CIMMITY 惠赠。SSR 分析根据 Senior 等人^[10]的方法进行,RFLP 分析参照 Gardiner 等人^[11]的方法。共有 24 个 RFLP 标记和 150 个 SSR 标记用于群体分析,用 Mapmaker version 3.0^[12]构建了含 174 个分子标记覆盖玉米 10 条染色体的遗传连锁图^[6]。

1.2.3 QTL 定位

结合室内分子标记和田间性状的数据,利用 Windows QTL Cartographer 2.0^[13]软件,采用复合区间作图法^[14],对穗位高、雄穗分支数、茎粗、抽雄期和吐丝期共 5 个性状进行 QTL 定位。参照 Churchill 等^[15]和 Doerge 等^[16]的方法,对每个性状分别进行 500 次的排列测验(permutation test),以确定 QTL 的 LOD 阈值。

2 结果

2.1 农艺性状的表现及与产量性状的相关分析

表 1 列出了 5 个性状的田间表现情况。从表 1

中可见:母本综3的特点是穗位较低,抽雄期和吐丝期略晚;父本87-1的特点是穗位较高,抽雄期和吐丝期略早; F_1 代的穗位高、茎粗和雄穗分支数都高于双亲,抽雄期和吐丝期提前,表现了不同程度的杂种优势; $F_{2:3}$ 家系的平均表现只有穗位高高于双亲,

其他性状的都介于双亲之间。对武汉和襄樊两点的比较发现,两点的性状存在一定的差异,特别是抽雄期和吐丝期。正态分布检验表明,在武汉、襄樊两点,所有5个性状的表型值均符合正态分布,并达到极显著水平。

表1 5个农艺性状的田间表现
Table 1 Field performance of five agronomic traits

地点 Location	材料 Material	穗位高 EH(cm)	雄穗分支数 TBN	茎粗 SD(cm)	抽雄期 DTP(d)	吐丝期 DTS(d)
武汉 Wuhan	综3	40.51	8.87	1.62	76.33	83
	87-1	53.3	13.17	1.61	79	85
	F_1	89.17	19.17	2.16	74.67	78.67
	$F_{2:3}$	61.98 ± 11.15	13.04 ± 3.56	1.75 ± 0.17	77.86 ± 1.94	83.15 ± 1.97
襄樊 Xiangfan	综3	46.83	13.27	2	73	78
	87-1	58.55	11.47	2.16	75	80
	F_1	78.23	18.33	2.43	72.33	75
	$F_{2:3}$	62.07 ± 10.13	13.92 ± 3.09	2.24 ± 0.17	74.51 ± 1.84	79.02 ± 1.86

5个农艺性状及玉米单株产量的相关分析表明(表2)穗位高、雄穗分支数、茎粗与单株产量均存在显著的正相关,而吐丝期与单株产量显著负相关,表明这4个性状对单株产量有不同程度的影响。在

5个农艺性状之间,抽雄期与吐丝期高度正相关,雄穗分支数和茎粗之间为高度正相关。基于这几个农艺性状与单株产量的相关关系,进一步深入研究这些农艺性状的遗传特性是有必要的。

表2 5个农艺性状及产量性状的简单相关分析
Table 2 Correlation of single plant yield and five agronomic traits

地点 Location	性状 Trait	单株产量 Yield per plant	穗位高 EH	雄穗分支数 TBN	茎粗 SD	抽雄期 DTP
武汉 Wuhan	穗位高 EH	0.3298 *				
	雄穗分支 TBN	0.2659 *	0.3556 *			
	茎粗 SD	0.4467 *	0.3506 *	0.5707 *		
	抽雄期 DTP	-0.0855	0.3703 *	0.1635	0.0759	
	吐丝期 DTS	-0.3129 *	0.1028	0.1016	-0.0368	0.6987 *
襄樊 Xiangfan	穗位高 EH	0.3076 *				
	雄穗分支 TBN	0.1862 *	0.1231			
	茎粗 SD	0.1987 *	0.0016	0.3154 *		
	抽雄期 DTP	-0.1238	0.3761 *	-0.1506	0.1882	
	吐丝期 DTS	-0.3079 *	0.1796	-0.1263	0.1091	0.7526 *

* :代表 0.01 水平的差异显著性。

* :Significant at $P=0.01$ level.

2.2 农艺性状 QTL 的定位

通过排列测验,武汉和襄樊两点穗位高 QTL 定位的 LOD 阈值分别为 3.67 和 3.82。以此为标准,在武汉点检测到 5 个 QTL,在襄樊点检测到 6 个

QTL,其中 4 个 QTL 在两点同时被检测到,因此共定位了 7 个穗位高 QTL(表 3),这些 QTL 解释的表型变异方差介于 4.95% ~ 13.57% 之间。两地共有的 4 个 QTL 分布在 1 号、2 号和 5 号染色体,全部由来自父本 87-1 的等位基因起增效作用。

对于雄穗分支数 QTL ,排列测验得到武汉点的 *LOD* 阈值为 3.65 ,襄樊点为 3.78。在武汉点检测到 6 个 QTL ,在襄樊点检测到 8 个 QTL ,有 5 个 QTL 在两地同时被检测到 ,因此共定位了 9 个雄穗分支数 QTL(表 3)。这些 QTL 解释的表型变异方差介于 5.13% ~ 12.01% 之间。分布在 1、3、4 号染色体上的 6 个 QTL 由来自父本 87-1 的等位基因起增效作用 ,分布在 5、9、10 号染色体上的 3 个 QTL 由来自母本综 3 的等位基因起增效作用。两地共有的 5 个 QTL 分布在 1、3、9 和 10 号染色体。

茎粗 QTL 定位的 *LOD* 阈值武汉点为 3.64 ,襄樊点为 3.68。在武汉点检测到 6 个 QTL ,襄樊点检测到 5 个 QTL ,有 3 个 QTL 在两地被同时检测到 ,因此共定位了 8 个茎粗 QTL(表 3) ,这些 QTL 解释茎粗的表型变异方差介于 6.46% ~ 12.20% 之间。两地共有的 QTL 分布在 1 号和 3 号染色体上。

对于抽雄期的 QTL ,排列测验得到武汉点的 *LOD* 阈值为 3.52 ,襄樊点为 3.65。在武汉点检测到 5 个 QTL ,在襄樊点检测到 5 个 QTL ,在两地检测到 1 个共同的 QTL ,位于 1 号染色体上 ,因此共定位了 9 个抽雄期 QTL(表 3) ,这些 QTL 解释抽雄期的表型变异方差介于 5.40% ~ 12.42% 之间。

吐丝期 QTL 定位的 *LOD* 阈值武汉点为 3.86 ,襄樊点为 3.72。在武汉点检测到 4 个 QTL ,在襄樊点检测到 3 个 QTL ,但在两地没有检测到共有的 QTL ,因此 ,共定位了 7 个吐丝期 QTL(表 3) ,这些 QTL 解释吐丝期的表型变异方差介于 5.52% ~ 9.30% 之间。

3 讨 论

3.1 QTL 定位的准确性

自 1986 年 Weller 开始采用统计的方法检测控制数量性状的基因位点以来 ,已经发展了多种数量遗传的分析软件和统计方法 ,QTL 定位成为了研究数量性状的基本方法。在检测主效 QTL 时 ,可能会犯两类的错误 :第一类的错误是检测到假阳性 QTL ;第二类的错误是真实存在的 QTL 没有被检测到^[14,15]。对于第二类的错误 ,一般通过加大分离群体的数量及提高遗传图谱的标记密度予以降低 ;对于第一类的错误 ,一般通过界定适当的 *LOD* 阈值来予以降低 ,*LOD* 阈值越高 ,假阳性 QTL 的几率就越

小 ,但 *LOD* 阈值过高 ,又加大了犯第二类错误的可能性。因此在 QTL 定位中 ,*LOD* 阈值的正确界定越来越受到人们的重视。针对这种情况 ,Churchill 和 Doerge^[15,16] 提出了排列测验(permutation test)的方法 ,用以确定 QTL 定位恰当的 *LOD* 阈值 ,从而减少发生两种错误的几率。本文采用复合区间作图法 ,通过排列测验 500 次确定 *LOD* 阈值时 ,在武汉和襄樊两地 5 个农艺性状共定位 40 个 QTL。而不通过排列测验 ,同样采用复合区间作图法 ,取传统的 *LOD* 经验值 3.0 时 ,在武汉、襄樊两地 5 个农艺性状共检测到 66 个 QTL ,定位的 QTL 数目明显偏多 ,存在假阳性 QTL 的可能性。通过排列测验后 ,使 QTL 的数目降到了一个合理的范围 ,提高了 QTL 定位的可靠性。

3.2 QTL 在染色体上的热点分布

本文 QTL 定位的结果表明 ,QTL 位点具有染色体分布不均匀的特点。1、3、4、5 号染色体是 QTL 分布的集中区域 ,例如在 1 号染色体上定位了 10 个 QTL ,占检测总数的 27.8% ;在 3 号染色体上定位了 9 个 QTL ,占检测总数的 24.1% ;在 4 号染色体上定位了 5 个 QTL ,占检测总数的 9.3% ;在 5 号染色体上定位了 5 个 QTL ,占检测总数的 9.3% ;而在 6 号和 10 号染色体上仅分别定位了 1 个和 2 个 QTL ,是 QTL 分布的稀少区域。此外 ,QTL 在染色体区段的侧面也表现出集中分布的特点 ,例如 1 号染色体的 *bnlg1614* ~ *bnlg2204* 区段、*umc1035* ~ *umc1122* 区段 ,3 号染色体的 *phi036* ~ *phi053* 区段 ,8 号染色体的 *umc1960* ~ *bnlg1823* 区段 ,9 号染色体的 *umc1033* ~ *csu147* 区段等 ,都是 QTL 集中分布的区域。

查询玉米的数据库(http://www.maizegdb.org/cgi-bin/QTL_loci_summary_table.cgi)发现 ,本文与前人研究结果有较高的一致性。例如 Beavis^[17]、Berke^[18]、Veldboom^[19,20] 等人先后共定位了 26 个控制穗位高的 QTL ,本研究定位的 *qEH3*、*qEH5-2* 与 Beavis^[17] 定位的 *qearht7*、*qearht8* 分别位于染色体上的相同区域 ;*qEH5-3* 与 Veldboom^[19] 定位的 *qearht13* 位于染色体的 *bin5.05* 的相同区域。Berk 等^[21] 在 1999 年和 Mickelson 等^[22] 在 2002 年共定位了 9 个雄穗分支数 QTL ,本研究定位的 *qTNB3-3*、*qTNB4-1*、*qTNB4-2* 与其有很高的一致性。对抽雄期 ,Koester 等^[23] 和 Bohn

等^[24]人先后共定位了 62 个 QTL, 本研究中定位的 qDTP1-1、qDTP8 与 Koester 等定位的 qdpoll25、qdpoll22 分别位于染色体的相同区域; qDTP3-2、qDTP7 与 Bohn 等定位的 qdpoll2、qdpoll10 分别位于染色体的相同区域。Alber 等^[25]和 Rebai 等^[26]对吐丝期进行了研究, 先后定位了 50 个 QTL, 本研究定位的 qDTS8、qDTS9-2 与 Alber 等定位的 qdsilk3、qdsilk6 分别位于染色体的相同区域。

3.3 性状相关的遗传基础

生物的不同性状之间存在广泛的表型和生理相关。Tuberosa 等^[27]认为, QTL 分析的手段为阐明性状间的相关提供了有用的信息, 并提出了性状相关可能存在的 4 种原因 (1) 控制不同性状的两个基因紧密连锁, 分布在染色体的相同或相邻区域; (2) 同一个单一功能的基因, 对一系列的基因起调控作用 (3) 同一个基因能独立控制两个或多个不同的性状 (4) 两个紧密连锁的基因同时控制不同的性状。结合本文 QTL 定位的结果可以发现: 9 个抽雄期 QTL 与 7 个吐丝期 QTL 之间, 有 4 对 QTL 位于染色体的相同位置; 9 个雄穗分支数 QTL 与 8 个茎粗 QTL 之间, 有 2 对 QTL 位于染色体的相同或相邻的位置; 8 个茎粗 QTL 与 7 个吐丝期 QTL 之间, 没有一对 QTL 处于染色体相同或相邻的位置。QTL 位点的相关与表型值相关分析的结果, 即抽雄期与吐丝期、雄穗分支数与茎粗的相关程度最高, 茎粗与吐丝期的相关程度最低, 是完全吻合的。可见, 数量性状间的表型相关可能源于控制数量性状的 QTL 位点的相关。性状的相关性具有重要生理学意义。例如: 抽雄期与吐丝期高度相关, 是玉米长期进化中, 雌雄协调一致, 以繁殖足够的种子保障生存的需要; 茎秆粗壮表明植株营养生长水平高, 输导组织发达, 能充分满足玉米生殖器官发育的养分供应和输送。

3.4 QTL 定位与遗传改良

农作物许多重要的经济性状都受数量遗传基因控制, 遗传特性十分复杂。对这些重要的数量性状, 已经定位了大量的 QTL; 但是, 如何利用这些 QTL 定位的信息为遗传改良服务, 一直是遗传学家和育种家十分关注的问题。分子标记辅助选择技术 (MAS) 在质量性状的改良中取得了很好的效

果^[28, 29], 但在数量性状的改良方面, 却少有成功的报道, 主要是因为存在以下难点: (1) QTL 易受环境条件的影响, 表现不稳定。例如本研究中, 相同性状在武汉、襄樊两种环境条件下定位的 QTL, 从分布位置和遗传效应都表现出不同程度的差异; (2) QTL 定位的精度不高, 可直接用于辅助选择的分子标记不多。大多数 QTL 定位的平均分子标记密度都在 10 cM 以上, 远远达不到标记辅助选择的要求; (3) 对于单个的 QTL, 一般遗传效应都很低。例如在本研究中, 定位了 40 个 QTL, 但贡献率都小于 15%。对单个 QTL 位点进行辅助选择, 难以达到改良的效果, 若同时对多个 QTL 进行辅助选择, 技术上和效率上都存在很大的问题; (4) 定位的 QTL 在不同材料之间差别很大, 能够通用的位点信息有限, 也大大地限制了 QTL 的利用价值。因此, QTL 定位的信息要直接运用到遗传改良上, 目前还有一段距离, 但随着基因组学和数量遗传研究的深入, 逐步突破技术和方法上的限制性因素, 将有助于 MAS 在遗传改良中的广泛应用。

参考文献 (References):

- [1] Stuber C W, Lincoln S E, Helentjaris T W, Lander E. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132(3): 823 ~ 839.
- [2] Ajmone-Marsan P, Gorni C, Chittò A, Van Vijk R, Stam P, Motto M. Identification of QTLs for grain yield and grain-related traits of maize using an AFLP map, different testers, and cofactor analysis. *Theor Appl Genet*, 2001, 102 (2): 230 ~ 243.
- [3] Beavis W D, Grant D, Albertsen M, Fincher R. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their association with qualitative genetic loci. *Theor Appl Genet*, 1991, 83(2): 141 ~ 145.
- [4] Austin D F, Lee M, Veldboom L R. Genetic mapping in maize with hybrid progeny across testers and generations: plant height and flowering. *Theor Appl Genet*, 2001, 102 (1): 163 ~ 176.
- [5] Sari-Gorla M, Krajewski M, Di Fonzo N, Villa M, Frova C. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers: II. Plant height and flowering. *Theor Appl Genet*, 1999, 99(2): 289 ~ 295.
- [6] Yan J B, Tang H, Huang Y Q, Shi Y G, Li J S, Zheng Y L. Dynamic analysis of QTL for plant height at different developmental stages in maize (*Zea mays* L.). *Chinese Science Bulletin* 2003, 48(23): 2601 ~ 2607.

- [7] Austin D F ,Lee M. Genetic resolution and verification of quantitative trait loci for flowering and plant height with recombinant inbred lines of maize. *Genome* ,1996 ,39(6) : 957 ~ 968.
- [8] Flint-Garcia S A ,McMullen M D ,Darrah L L. Genetic relationship of stalk strength and ear height in maize. *Crop Sci* , 2003 ,43(1) 23 ~ 31.
- [9] Saghai-Marooif M A ,Soliman K M ,Jorgensen R A ,Allard R W. Ribosomal DNA spacer length polymorphisms in barley : Mendelian inheritance ,chromosomal location ,and population ,and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA* , 1984 ,81(17) 8014 ~ 8018.
- [10] Senior M L ,Heun M ,Manfred H. Mapping maize microsatellites and polymerase chain reaction confirmation of the targeted repeats using a CT primer. *Genome* ,1993 ,36(5) : 884 ~ 889.
- [11] Gardiner J M ,Coe E H ,Melia-Hancock S ,Hoisington D A , Chao S. Development of a core RFLP map in maize using an immortalized F₂ population. *Genetics* ,1993 ,134(3) : 917 ~ 930.
- [12] Lincoln S ,Daly M ,Lander E. Mapping genetic mapping with Mapmaker/Exp3.0. Cambridge : Whitehead Institute Technical Report ,1992.
- [13] Wang S ,Basten C J ,Zeng Z B (2001 ~ 2004). Windows QTL Cartographer 2.0. Department of Statistics , North Carolina State University ,Raleigh ,NC.
- [14] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics* ,1994 ,136(4) :1457 ~ 1468.
- [15] Churchill G A ,Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics* ,1994 ,138(3) :963 ~ 971.
- [16] Doerge R W ,Churchill G A. Permutation tests for multiple loci affecting a quantitative character. *Genetics* ,1996 ,142 (1) 285 ~ 294.
- [17] Beavis W D ,Smith O S ,Grant D ,Fincher R. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F₄ progeny. *Crop Sci* ,1994 ,34(3) 882 ~ 896.
- [18] Berke T G ,Rocheferd T R. Quantitative trait loci for flowering ,plant and ear height ,and kernel traits in maize. *Crop Sci* ,1995 ,35(6) :1542 ~ 1549.
- [19] Veldboom L R ,Lee M ,Woodman W L. Molecular marker-facilitated studies in an elite maize population : I. Linkage analysis and determination of QTL for morphological traits. *Theor Appl Genet* ,1994 ,88(1) 7 ~ 16.
- [20] Veldboom L R ,Lee M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and non-stress environments : II. Plant height and flowering. *Crop Sci* ,1996 ,36(5) :1320 ~ 1327.
- [21] Berke T G ,Rocheferd T R. Quantitative trait loci for tassel traits in maize. *Crop Sci* ,1999 ,39(5) :1439 ~ 1443.
- [22] Mickelson S M ,Stuber C S ,Senior L ,Kaeppeler S M. Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 × Mo17 population of maize. *Crop Sci* ,2002 ,42(6) :1902 ~ 1909.
- [23] Koester R P ,Sisco P H ,Stuber C W. Identification of quantitative trait loci controlling days to flowering and plant height in two near isogenic lines of maize. *Crop Sci* ,1993 , 33(4) :1209 ~ 1216.
- [24] Bohn M ,Khairallah M M ,Jiang C ,Gonzales - de - Leon D , Hoisington D A ,Utz H F ,Deutsch J A ,Jewell D C ,Mihm J A ,Melchinger A E. QTL mapping in tropical maize : II. Comparison of genomic regions for resistance to *Diatraea* spp. *Crop Sci* ,1997 ,37(6) :1892 ~ 1902.
- [25] Abler B S B ,Edwards M D ,Stuber C W. Isoenzymatic identification of quantitative trait loci in crosses of elite maize inbreds. *Crop Sci* ,1991 ,31(1) 267 ~ 274.
- [26] Rebai A ,Blanchard P ,Perret D ,Vincourt P. Mapping quantitative trait loci controlling silking date in a diallel cross among four lines of maize. *Theor Appl Genet* ,1997 ,95(3) : 451 ~ 459.
- [27] Tuberosa R ,Salvi S ,Sanguineti M ,Landi P ,Maccaferri M , Conti S. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield : case studies ,shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Ann Bot* 2002 ,89(7) 941 ~ 963.
- [28] Huang N ,Angeles E R ,Domingo J ,Magpantay G ,Singh S ,Zhang G ,Kumaravadivel N ,Bennett J ,Khush G S. Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice : Marker-assisted selection using RFLP and PCR. *Theor Appl Genet* ,1997 ,95(3) 313 ~ 320.
- [29] Chen S ,Lin X H ,Xu C G ,Zhang Q F. Improvement of bacterial blight resistance of ' Minghui 63 ' ,an elite restorer line of hybrid rice ,by molecular marker-assisted selection. *Crop Sci* 2000 ,40(1) 239 ~ 244.