

印志同, 秦秋霞, 阚欣, 等. 玉米快速叶绿素荧光参数全基因组关联分析[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(4): 746-751.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2016.04.005

玉米快速叶绿素荧光参数全基因组关联分析

印志同, 秦秋霞, 阚欣, 陈雅楠, 成前, 邓德祥

(扬州大学江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点/植物功能基因组学教育部重点实验室/粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009)

摘要: 快速叶绿素荧光参数可以准确快速地探测植株光能转化利用效率。以 404 份玉米自交系组成的自然群体为材料, 利用 5.6×10^5 个覆盖全基因组的 SNP 标记, 对 5 个叶绿素荧光参数进行全基因组关联分析。在 4 个大田种植环境下, 共检测到 41 个与快速叶绿素荧光参数显著关联的 SNP 位点, 其中 8 个 SNP 位点与 ET_0/TR_0 显著关联, 6 个 SNP 位点与 ABS/CS_0 显著关联, 18 个 SNP 位点与 TR_0/ABS 显著关联, 4 个 SNP 位点与 ET_0/CS_0 显著关联, 5 个 SNP 位点与 $PIcs$ 显著关联。研究结果对于挖掘玉米叶绿素荧光参数相关基因, 揭示光合作用遗传机理和开展分子标记辅助选择具有重要意义。

关键词: 玉米; 快速叶绿素荧光参数; 关联分析; 自交系; SNP 标记

中图分类号: S513.035.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2016)04-0746-06

Genome-wide association analysis of fast chlorophyll fluorescence parameters in maize

YIN Zhi-tong, QIN Qiu-xia, KAN Xin, CHEN Ya-nan, CHENG Qian, DENG De-xiang

(Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Key Laboratory of Plant Functional Genomics of MOE/ Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: Fast chlorophyll fluorescence parameters are widely used to characterize the photosynthetic efficiency of plants. In this study, the genome-wide association analysis was used to detect key single-nucleotide polymorphisms (SNPs) associated with fast chlorophyll fluorescence parameters using more than 560 000 SNPs in a maize panel consisting of 404 inbred lines. In four field environments, 41 SNPs were detected to be associated with five fast chlorophyll fluorescence parameters, including ABS/CS_0 , ET_0/CS_0 , TR_0/ABS , ET_0/TR_0 , and $PIcs$. Among these identified SNPs which was 8, 6, 18, 4, and 5 SNPs were significantly associated with ET_0/TR_0 , ABS/CS_0 , TR_0/ABS , ET_0/CS_0 , and $PIcs$ respectively. These significant SNPs will help discover genes for chlorophyll fluorescence parameters, better understand the genetic basis of photosynthesis, and assist in developing marker-assisted selection breeding programs in maize.

Key words: maize; fast chlorophyll fluorescence parameters (JIP parameters); association analysis; inbred line; single-nucleotide polymorphism (SNP) marker

收稿日期: 2016-05-16

基金项目: 江苏省自然科学基金项目 (BK20141272); 国家自然科学基金项目 (31571669, 91535106); 江苏省产学研合作前瞻性联合研究项目 (BY2016069-09); 江苏省农业科技支撑项目 (BE2014353); 江苏省高校优势学科建设项目

作者简介: 印志同 (1972-), 男, 江苏东海人, 博士, 副教授, 主要从事作物遗传育种研究。 (Tel) 051487972178; (E-mail) ztyin@yzu.edu.cn

通讯作者: 邓德祥, (Tel) 051487972078; (E-mail) yzxdeng@126.com

随着光合作用理论与检测仪器的不断发展, 叶绿素荧光动力学曲线测定技术以其检测方法简便、快速、灵敏、干扰小、对植物无损伤等优点, 已经成为植物光合作用研究的一种非常有效的技术^[1-3]。光合器官天线色素分子吸收的光能主要用于反应中心的光化学反应, 剩余的能量则以叶绿素荧光、热耗散

等方式耗散掉,二者之间存在此消彼长的相互竞争关系。因此,叶绿素荧光的变化可以反映光合器官光反应过程中对光能的吸收和利用情况^[4]。经过暗适应的光合器官光照后,叶绿素荧光由最小荧光 F_0 ,相继经过 2 个拐点 F_j 和 F_i ,最后达到最高峰 F_p 。据此荧光变化特征,Strasser 等^[1-3]推导出了许多快速叶绿素荧光参数(*JIP* 参数)。这些参数可以准确反映光合作用光反应过程各生理生化反应步骤上的能量传递情况,如叶片单位截面积吸收的光能(ABS/CS_0)、单位面积内电子传递的量子产额(ET_0/CS_0)、反应中心捕获的电子占吸收的光量子的比例(TR_0/ABS)、反应中心捕获的能量中用于电子传递的量子产额(ET_0/TR_0)、以单位面积为基础的性能指数($Plcs$)等。

定位与快速叶绿素荧光参数相关的基因,对于揭示控制植物光合作用光反应阶段光能吸收利用的遗传机理、克隆相关基因和通过分子标记辅助选择培育高光效品种具有重要意义。迄今,在大豆和小麦中已开展了快速叶绿素荧光参数相关基因的定位研究^[5-9]。玉米是重要的粮食和饲料作物,在农业生产和经济发展中占有重要地位。已有少量研究以玉米重组自交系群体为材料,利用连锁分析方法定位了多个与快速叶绿素荧光参数相关的基因位点^[10-11]。

连锁分析由于所用的分离群体仅涉及 2 个特定的亲本材料,检测到的基因数目较少,且只能研究同一座位的 2 个等位基因。另外,在构建分离群体时,由于杂交和自交次数限制,发生重组次数有限,定位精度不高,一般为 10~30 cM^[12]。近年来,随着大量 SNP 标记的开发和生物信息学的发展,全基因组关联分析已成为基因定位的新兴方法。关联分析无需构建专门作图群体,作图精度高,检测基因数目多,并可同时检测同一座位的多个等位基因^[13-15]。该方法以自然群体为研究对象,以基因间连锁不平衡为基础,利用分布于全基因组的 SNP 标记将目标性状型的多样性与基因的多态性结合起来分析,可直接鉴定出与表型变异密切相关且具有特定功能的 SNP 标记或基因位点^[16-18]。

迄今,有关玉米快速叶绿素荧光参数的全基因组关联分析及相关候选基因发掘的研究较少。本研究拟利用玉米自然群体及其高密度 SNP 标记信息,通过关联分析方法定位与快速叶绿素荧光参数显著

相关的 SNP 标记,以期为该参数相关基因的发掘和分子标记辅助选择提供有价值的标记信息。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用华中农业大学严建兵教授提供的玉米自然群体,该群体由 404 份自交系组成,这些自交系地理来源广,遗传变异丰富,代表性好。严建兵等已利用 SNP 芯片技术和 RNA-seq 技术对该群体进行了 SNP 标记分析,其中 *MAF* (Minor allelic frequencies) > 0.05 的 SNP 标记达 5.6×10^5 个^[19]。

1.2 田间试验设计

供试玉米自然群体分别种植于 4 个大田环境。E1 环境:江苏省里下河地区农业科学研究所试验农场,播种期为 2013 年 6 月 18 日;E2 环境:扬州大学海南省三亚市育种基地,播种期为 2013 年 12 月 1 日;E3 环境:扬州大学试验农场,播种期为 2014 年 6 月 20 日;E4 环境:江苏省里下河地区农业科学研究所试验农场,播种期为 2014 年 7 月 1 日。

田间采用随机区组设计,重复 2 次,单行区,行长 2.5 m,行距 60 cm,株距 25 cm。田间管理同一般大田。

1.3 快速叶绿素荧光参数测定

快速叶绿素荧光参数采用植物效率分析仪 (Pocket PEA, Hansatech Instruments, UK) 测定。于玉米灌浆期前后,每个小区随机选取 2 株典型植株测定,每株测定 3 次。测定方法参照文献^[3],在室温 25 ℃ 下进行,在早晨太阳升起前从植株上取穗位叶,用湿纱布包裹置于黑暗中 30 min 以上,使其充分暗适应后,用光照度为 $3\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的作用光照射 1 s,记录下 *OJIP* (Fast chlorophyll a fluorescence) 曲线。参照文献^[3],选取 *OJIP* 曲线上 5 个特征信号点计算出 *JIP* 参数 ABS/CS_0 、 ET_0/CS_0 、 TR_0/ABS 、 ET_0/TR_0 和 $Plcs$ 。

1.4 统计分析

所有表型数据均采用 SAS 8.0 (SAS Institute 1999) 进行分析。各性状广义遗传力估计参见文献^[20]。

利用软件 STRUCFURE V2.3 检测群体的遗传结构^[21]。*K* 值设为 2~20, Burning Period 和 MCMC Reps 分别为 10 000 和 100 000。每个 *K* 值重复运行 9 次。根据 ΔK 变化,选择合适的 *K* 值作为亚群数

目。利用软件 SPAGeDi 估计自交系间的亲缘关系,将结果中的负值设置为零,负值代表两个自交系间的亲缘关系小于群体中任意两个自交系间的亲缘关系^[22]。

为减少环境变异对全基因组关联分析的不利影响,参照文献[23]计算各 *JIP* 参数在 4 个环境下的最佳线性无偏估计值 (*Blup*),用于后续的全基因组关联分析。全基因组关联分析运用软件 TASSEL V3.0 中的混合线性模型 (Mixed-linear model, MLM)^[24],在考虑研究材料群体结构与亲缘关系情况下,进行 SNP 标记与 *JIP* 参数的关联分析。在 $P <$

1.8×10^{-6} 水平上,判定 SNP 标记与 *JIP* 参数关联的显著性。

2 结果与分析

2.1 快速叶绿素荧光参数的表型变异及相关分析

ABS/CS_0 、 ET_0/CS_0 、 TR_0/ABS 、 ET_0/TR_0 和 $Plcs$ 等

5 个 *JIP* 参数在基因型间、基因型与环境的互作上均达到极显著水平,广义遗传力中等偏小,在 54.51% 至 67.42% 之间 (表 1)。5 个 *JIP* 参数 *Blup* 值间的相关分析结果 (表 2) 表明,这些参数之间存在极显著的正相关或负相关。

表 1 玉米快速叶绿素荧光参数的统计分析

Table 1 Statistical analysis of fast chlorophyll fluorescence parameters

<i>JIP</i> 参数	环境	均值	标准差	变异范围	自交系间差异 <i>F</i> 测验		广义遗传力 (%)
					基因型间	基因型×环境	
ABS/CS_0	E1	3 670.73	257.54	2 814.25~4 935.08	3.92 **	1.48 **	60.28
	E2	3 979.73	198.25	3 446.25~4 851.33			
	E3	4 466.48	445.32	3 356.00~6 207.33			
	E4	7 092.98	582.54	5 852.50~12 722.00			
	Blup	4 812.62	158.34	4 449.37~5 975.34			
ET_0/CS_0	E1	2 306.10	200.36	1 404.03~2 783.74	3.10 **	1.39 **	54.51
	E2	2 550.45	116.78	2 229.78~3 023.56			
	E3	2 712.89	265.29	1 672.74~3 384.32			
	E4	2 836.37	284.00	1 848.26~4 257.90			
	Blup	2 605.64	74.45	2 294.85~2 916.08			
TR_0/ABS	E1	0.81	0.01	0.68~0.83	7.92 **	4.41 **	58.92
	E2	0.81	0.01	0.69~0.84			
	E3	0.78	0.02	0.67~0.82			
	E4	0.78	0.21	0.66~0.82			
	Blup	0.80	0.01	0.76~0.81			
ET_0/TR_0	E1	0.63	0.04	0.43~0.71	4.54 **	1.88 **	67.42
	E2	0.64	0.03	0.49~0.72			
	E3	0.61	0.05	0.32~0.71			
	E4	0.51	0.04	0.32~0.62			
	Blup	0.59	0.02	0.49~0.94			
$Plcs$	E1	20 664.00	5 175.66	6 120.28~4 0311.05	5.61 **	2.23 **	63.77
	E2	23 703.00	4 828.74	6 707.26~36 319.61			
	E3	16 129.00	4 425.96	4 049.59~26 653.17			
	E4	11 545.00	2 839.66	2 543.47~21 151.79			
	Blup	17 940.00	1 849.37	10 164.56~23 100.53			

ABS/CS_0 : 叶片单位截面积吸收的光能; ET_0/CS_0 : 单位面积内电子传递的量子产额; TR_0/ABS : 反应中心捕获的电子占吸收的光量子的比例; ET_0/TR_0 : 反应中心捕获的能量中用于电子传递的量子产额; $Plcs$: 以单位面积为基础的性能指数。E1: 江苏省里下河地区农业科学研究所试验农场, 播种期为 2013 年 6 月 18 日; E2: 扬州大学海南省三亚市育种基地, 播种期为 2013 年 12 月 1 日; E3: 扬州大学试验农场, 播种期为 2014 年 6 月 20 日; E4: 江苏省里下河地区农业科学研究所试验农场, 播种期为 2014 年 7 月 1 日; Blup: *JIP* 参数在 4 个环境下的最佳线性无偏估计值。** 表示差异达极显著水平 ($P < 0.01$)。

表 2 4 个环境下玉米快速叶绿素荧光参数 *Blup* 值间的相关分析
Table 2 Correlations among fast chlorophyll fluorescence parameters based on *Blup* values across four environments

<i>JIP</i> 参数	ET_0/CS_0	ET_0/TR_0	$PIcs$	ABS/CS_0
ET_0/TR_0	0.533 **			
$PIcs$	0.399 **	0.868 **		
ABS/CS_0	0.515 **	-0.396 **	-0.423 **	
TR_0/ABS	0.207 **	0.588 **	0.717 **	-0.478 **

ABS/CS_0 、 ET_0/CS_0 、 TR_0/ABS 、 ET_0/TR_0 、 $PIcs$ 见表 1。** 表示相关达极显著水平 ($P < 0.01$)。

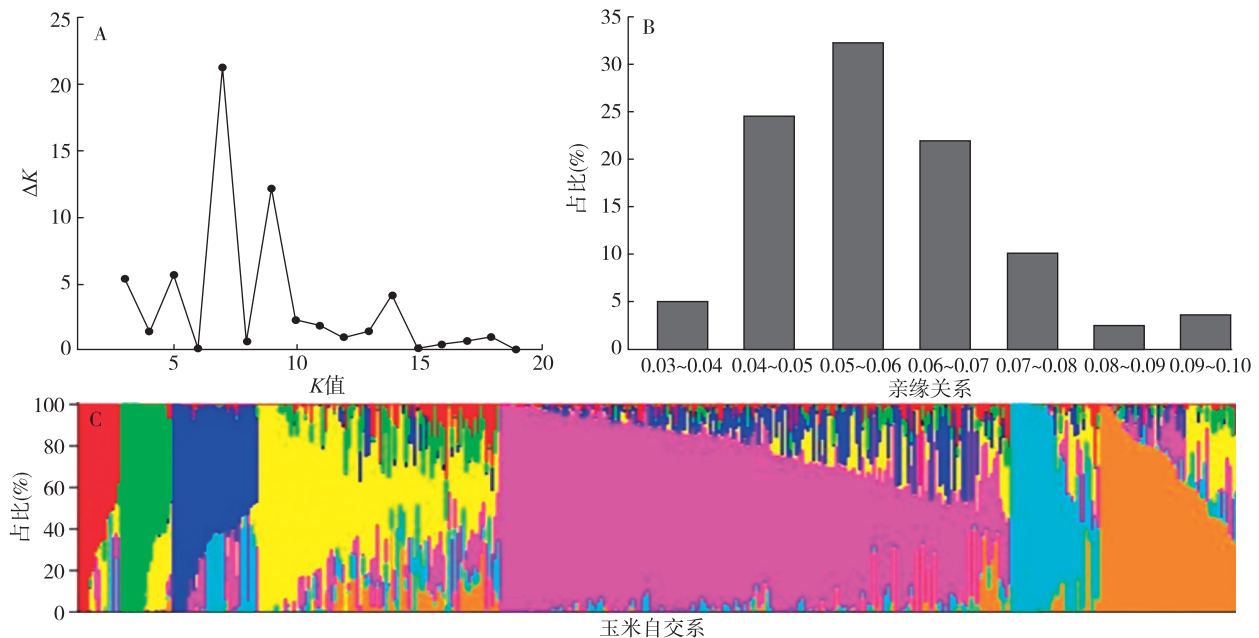
2.2 群体结构与亲缘关系分析

选用均匀分布在玉米 10 条染色体的 1 291 个 SNP 标记,利用 Structure 软件对供试群体的群体结构

进行评价。当 $K=7$ 时, ΔK 出现明显峰值(图 1A),因此,供试自交系群体可划分为 7 个亚群(图 1C)。群体内成对个体亲缘系数分析结果(图 1B)显示,亲缘关系处于 0.030~0.050、0.051~0.070、0.071~0.090 的材料分别为 29.70%、53.96% 和 12.62%,亲缘关系介于 0.091~0.100 的仅占 3.71%,超过 96.00% 的自交系间亲缘关系小于 0.09,表明大多数自交系之间不存在或仅存在微弱的亲缘关系。

2.3 快速叶绿素荧光参数全基因组关联分析

在进行全基因组关联分析时,以 *JIP* 参数的 *Blup* 值为表型数据,考虑供试群体的结构和自交系间亲缘关系,共检测到 41 个与 *JIP* 参数显著关联的 SNP 位点,分布在 9 条玉米染色体上(表 3)。



A: $K=1 \sim 20$ 所对应的 ΔK 值; B: 基于贝叶斯模型的群体结构; C: 成对自交系间亲缘关系频率分布。

图 1 供试自交系的群体结构和亲缘关系

Fig.1 Genetic structure and pair-wise kinship coefficients for the used maize inbred lines

与 ET_0/TR_0 显著关联的 SNP 位点有 8 个,分别位于 1、2、9 号染色体上,其中 2 号染色体分布的 SNP 位点最多,最高可解释的表型变异为 10.59%;与 $PIcs$ 显著关联的 SNP 位点有 5 个,分布于 1、2、6 号染色体,在 2 号染色体上分布较多,有 3 个;与 ABS/CS_0 显著关联的 SNP 位点有 6 个,分别位于 2、5、7、9 号染色体上,可解释的表型变异为 7.58%~8.52%;与 TR_0/ABS 显著关联的 SNP 位点有 18 个,分别位于 5、6、7、9 号染色体上,可解释的表型变异

为 7.72%~9.88%,其中 7 号染色体上分布的 SNP 位点最多;与 ET_0/CS_0 显著关联的 SNP 位点有 4 个,可解释的表型变异为 8.04%~9.97%。

3 讨论

由本研究结果可知,*JIP* 参数虽在不同自交系间存在极显著遗传差异,但其遗传力却中等偏小,因而利用常规育种方法改良该性状难度较大。随着二代测序技术的迅速发展,植物基因组数据的海量增

表 3 与玉米快速叶绿素荧光参数显著关联的 SNP 位点

Table 3 SNP markers significantly associated with fast chlorophyll fluorescence parameters in maize

JIP 参数	标记	P 值	碱基差异	贡献率(%)
ET_0/TR_0	chr1.S_290305304	7.70×10^{-8}	A/G	9.90
	chr2.S_2681042	2.25×10^{-7}	A/G	9.43
	chr2.S_2681043	2.25×10^{-7}	G/T	9.43
	chr2.S_2681048	3.78×10^{-7}	C/T	9.21
	chr2.S_2685111	6.33×10^{-7}	C/G	8.58
	chr2.S_2785950	4.24×10^{-8}	C/G	10.59
$Plcs$	chr9.S_139981354	9.68×10^{-7}	A/G	8.40
	chr9.S_139981827	8.58×10^{-7}	C/T	8.47
	chr1.S_292988990	6.74×10^{-7}	A/C	9.06
	chr2.S_2681042	1.05×10^{-6}	A/G	8.50
	chr2.S_2681043	1.05×10^{-6}	G/T	8.50
	chr2.S_2681048	1.87×10^{-6}	C/T	8.17
ABS/CS_0	chr6.S_91646133	1.71×10^{-6}	C/T	7.98
	chr2.S_191691550	1.15×10^{-6}	C/T	7.90
	chr5.S_142403885	9.45×10^{-7}	C/T	7.95
	chr7.S_130938522	4.69×10^{-7}	C/G	8.48
	chr7.S_130938214	1.80×10^{-6}	A/G	7.58
	chr9.S_125126757	5.72×10^{-7}	C/G	8.39
TR_0/ABS	chr9.S_139701092	6.34×10^{-7}	G/T	8.52
	chr5.S_216553312	1.26×10^{-7}	C/T	9.88
	chr5.S_203305722	4.13×10^{-7}	A/C	8.66
	chr6.S_145648719	6.43×10^{-7}	A/T	8.26
	chr7.S_144252727	2.36×10^{-7}	C/T	9.11
	chr7.S_144252789	2.36×10^{-7}	A/C	9.11
ET_0/CS_0	chr7.S_144252844	2.36×10^{-7}	C/G	9.11
	chr7.S_144252876	2.36×10^{-7}	A/T	9.11
	chr7.S_144252893	2.36×10^{-7}	A/T	9.11
	chr7.S_144252986	2.36×10^{-7}	A/G	9.11
	chr7.S_161437688	2.66×10^{-7}	A/G	9.04
	chr7.S_143824542	1.42×10^{-6}	A/C	7.93
	chr7.S_143824768	1.42×10^{-6}	A/G	7.93
	chr7.S_143825002	1.42×10^{-6}	A/G	7.93
	chr7.S_143825160	1.42×10^{-6}	A/C	7.93
	chr7.S_144325468	1.57×10^{-6}	G/T	7.72
	chr7.S_144325672	1.57×10^{-6}	C/T	7.72
	chr9.S_139981827	1.97×10^{-7}	C/T	9.22
	chr9.S_139981354	2.39×10^{-7}	A/G	9.13
	chr2.S_2681048	1.27×10^{-7}	C/T	9.97
ET_0/CS_0	chr2.S_2681042	1.40×10^{-6}	A/G	8.06
	chr2.S_2681043	1.40×10^{-6}	G/T	8.06
	chr4.S_239129628	1.21×10^{-6}	C/G	8.04

ET_0/TR_0 、 $Plcs$ 、 ABS/CS_0 、 TR_0/ABS 、 ET_0/CS_0 见表 1。

加显著提高了利用自然群体和高通量分子标记开展重要性状全基因组关联分析的有效性。但自然群体的遗传结构和群体内个体间的亲缘关系可能会导致多态性位点与性状间的关联并非真正由功能多态性位点引起,从而产生假阳性关联结果^[25]。本研究从 5.6×10^5 个 SNP 标记中随机选取均匀分布于玉米基因组的 1 291 个 SNP 标记将 404 份玉米自交系聚为 7 个亚群,构建了相应的 Q 矩阵,同时估算个体间的亲缘关系,并纳入基于 MLM 模型的关联分析中,可在一定程度上有效规避由于群体结构影响而造成的假阳性结果^[13]。

本研究通过关联分析方法检测到 41 个与 JIP 参数显著关联的 SNP 位点。与已报道的利用连锁分析定位玉米叶绿素荧光参数相关基因的结果相比^[10-11,26],本研究在染色体 bin 值为 2.07、6.05 和 7.03 处也检测到了显著相关位点。鉴于只有那些在多数遗传材料中稳定表达的基因位点才更具育种价值,我们认为上述 3 个染色体区间具有较大育种利用价值的可能性较高。叶绿素荧光参数影响作物光合能力^[3,27],作物光合能力又与产量紧密相关^[28]。育种上可通过分子标记手段对上述区间进行选择,聚合有利基因实现作物光合能力和产量的同步提高。

尽管 JIP 参数 ABS/CS_0 、 ET_0/CS_0 、 TR_0/ABS 、 ET_0/TR_0 和 $Plcs$ 各自所代表的光合作用能量代谢过程不完全相同^[1-3],但这些参数之间存在极显著的正相关或负相关。另外,在玉米染色上存在一些标记同时与多个 JIP 参数显著相关,如在 2 号染色体上,标记 chr2.S_2681042、chr2.S_2681043 和 chr2.S_2681048 被检测到与 ET_0/TR_0 、 ET_0/CS_0 和 $Plcs$ 等参数均显著相关;在 9 号染色体上,标记 chr9.S_139981354 和 chr9.S_139981827 被检测到与 TR_0/ABS 和 ET_0/TR_0 均显著相关。这可能是由于基因的一因多效或控制不同性状的基因紧密连锁所导致。

致谢:感谢华中农业大学严建兵教授提供本研究试验材料和标记信息!

参考文献:

- [1] STRASSER B, STRASSER R, MATHIS P. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test [M]. Montpellier: Kluwer Academic Publishers About CAB, 1995.

- [2] STRASSER R, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation [M]. London: CRC Press, 2000: 445-483.
- [3] STRASSER R, TSIMILLI-MICHAEL M, SRIVASTAVA A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis [M]. The Netherlands: Springer, 2004: 321-362.
- [4] KRAUSE G, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics [J]. Annu Rev Plant Biol, 1991, 42 (4): 313-349.
- [5] CZYCZYLO-MYSZA I, TYRKA M, MARCINSKA I, et al. Quantitative trait loci for leaf chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll and carotenoid contents in relation to biomass and yield in bread wheat and their chromosome deletion bin assignments [J]. Mol Breeding, 2013, 32(1): 189-210.
- [6] YIN Z, MENG F, SONG H, et al. GmFtsH9 expression correlates with in vivo photosystem II function: chlorophyll a fluorescence transient analysis and eQTL mapping in soybean [J]. Planta, 2011, 234(4): 815-827.
- [7] YIN Z, MENG F, SONG H, et al. Mapping of quantitative trait loci associated with chlorophyll a fluorescence parameters in soybean [J]. Planta, 2010, 231(4): 875-885.
- [8] HAO D, CHAO M, YIN Z, et al. Genome-wide association analysis detecting significant single nucleotide polymorphisms for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in soybean (Glycine max) landraces [J]. Euphytica, 2012, 186(3): 919-931.
- [9] 印志同, 孟凡凡, 宋海娜, 等. 大豆开花盛期快速叶绿素荧光参数的 QTL 分析 [J]. 中国农业科学, 2011, 44 (24): 4980-4987.
- [10] YIN Z, QIN Q, WU F, et al. Quantitative trait locus mapping of chlorophyll a fluorescence parameters using a recombinant inbred line population in maize [J]. Euphytica, 2015, 205(1): 25-35.
- [11] SIMIC D, LEPEDUS H, JURKOVIC V, et al. Quantitative genetic analysis of chlorophyll a fluorescence parameters in maize in the field environments [J]. J Integr Plant Biol, 2014, 56(7): 695-708.
- [12] BEAVIS W D. The power and deceit of QTL experiments: lessons from comparative QTL studies [M]. Washington DC: In Proceedings of the Forty-Ninth Annual Corn & Sorghum Industry Research Conference, 1994: 250-266.
- [13] LARSSON S J, LIPKA A E, BUCKLER E S. Lessons from Dwarf8 on the strengths and weaknesses of structured association mapping [J]. PLoS Genetics, 2013, 9(2): e1003246.
- [14] ZHANG H, HAO D, SITOE H, et al. Genetic dissection of the relationship between plant architecture and yield component traits in soybean (Glycine max) by association analysis across multiple environments [J]. Plant Breeding, 2015, 134(5): 564-572.
- [15] 杨小红, 严建兵, 郑艳萍, 等. 植物数量性状关联分析研究进展 [J]. 作物学报, 2007, 33(4): 523-530.
- [16] ATWELL S, HUANG Y, VILHJ B, et al. Genome-wide association study of 107 phenotypes in Arabidopsis thaliana inbred lines [J]. Nature, 2010, 465(7298): 627-631.
- [17] LAI J, LI R, XU X, et al. Genome-wide patterns of genetic variation among elite maize inbred lines [J]. Nat Genet, 2010, 42 (11): 1027-1030.
- [18] YANG X, YAN J, SHAH T, et al. Genetic analysis and characterization of a new maize association mapping panel for quantitative trait loci dissection [J]. Theor Appl Genet, 2010, 121 (3): 417-431.
- [19] LI H, PENG Z, YANG X, et al. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels [J]. Nat Genet, 2013, 45(1): 43-50.
- [20] HOLLAND J, NYQUIST W, CERVANTES-MARTINEZ C. Estimating and interpreting heritability for plant breeding: an update [J]. Plant Breed Rev, 2003, 22: 9-112.
- [21] PRITCHARD J, STEPHENS M, DONNELLY P. Inference of population structure using multilocus genotype data [J]. Genetics, 2000, 155(2): 945-959.
- [22] HARDY O, VEKEMANS X. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels [J]. Mol Ecol Notes, 2002, 2(4): 618-620.
- [23] KUMP K L, BRADBURY P J, WISSER R J, et al. Genome-wide association study of quantitative resistance to southern leaf blight in the maize nested association mapping population [J]. Nat Genet, 2011, 43(2): 163-168.
- [24] BRADBURY P, ZHANG Z, KROON D, et al. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples [J]. Bioinformatics, 2007, 23(19): 2633-2635.
- [25] YANG X, YAN J, SHAH T, et al. Genetic analysis and characterization of a new maize association mapping panel for quantitative trait loci dissection [J]. Theor Appl Genet, 2010, 121 (3): 417-431.
- [26] JOMPUK C, FRACHEBOUD Y, STAMP P, et al. Mapping of quantitative trait loci associated with chilling tolerance in maize (Zea mays L.) seedlings grown under field conditions [J]. J Exp Bot, 2005, 56(414): 1153-1163.
- [27] KRAUSE G, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics [J]. Annu Rev Plant Biol, 1991, 42 (1): 313-349.
- [28] LONG S, MARSHALL-COLON A, ZHU X G. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential [J]. Cell, 2015, 161(1): 56-66.

(责任编辑:王 妮)