

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.53086

不同生态区国审玉米品种的遗传多样性分析

杨 扬^{**} 常诗惠^{**} 田红丽^{**} 易红梅 王 璐 任 洁 范亚明
刘亚维 王凤格^{*} 赵久然^{*}

北京市农林科学院玉米研究所 / 农业农村部农作物 DNA 指纹创新利用重点实验室(部省共建) / 玉米 DNA 指纹及分子育种北京市重点实验室, 北京 100097

摘 要: 分析不同生态区国家审定玉米品种的遗传多样性, 能够揭示区域间种质的遗传分化规律, 为优异种质筛选与品种区域化育种提供理论依据。本研究以 273 个国审普通玉米品种为材料, 分别对 16 个田间表型的特征分布和 40 个 SSR 标记的遗传变异参数进行统计分析, 并对表型数据与基因型数据分别进行聚类分析及关联分析, 探究普通玉米的表型、基因型及环境因素间的联系。结果表明: 不同生态区国审玉米品种的生育期、区试产量的组间差异显著且组内分布集中, 其 F 值分别为 2484.95、472.83; 西南春播区品种基因多样性最高, 为 0.72。表型聚类将 325 个品次信息划分为 4 组, 其中, X1 组以东北春播区与西北春播区审定品种为主, X2 组以北方早熟春播区为主, X3 组以西南春播区为主, X4 组以黄淮海夏播区与东南春播区为主。不同生态区表型分化规律表现为: 东北春播区与西北春播区以中晚熟、高秆类型为主, 北方早熟春播区主要为早熟、中矮秆类型, 西南区多为中熟、中高秆类型, 黄淮海与东南区则以早熟、中秆类型为主, 其中, 西南春播区、黄淮海夏播区与东南春播区的病害压力较大。表型主成分分析结果表明, 前两个主成分累计贡献率达 69.0%, 且组间界限明显, 验证了基于表型分组的合理性。基因型聚类将 273 个品种划分为 4 组, 其中, Y1 组的杂种优势模式以瑞德群×X 群、改良瑞德群×X 群为主, Y2 组以 X 群×塘四平头群(黄改群)为主, Y4 组主要为改良瑞德群×塘四平头群; 基因型主成分分析结果显示, 前两个主成分累计贡献率达 57.9%, 组内聚集且组间差异显著, 佐证了基于基因型分组的可靠性。基因型与表型关联分析结果表明, 二者的对应关系较弱, 这与分子标记筛选设计目标密不可分。我国不同生态区的玉米品种在表型与亲本杂种优势类群上呈现一定程度区域性分化, 形成了生态区、田间表现与亲本杂种优势类群互相匹配的格局, 这与以稳产性与资源高效利用为核心的区域化育种目标密切相关。

关键词: 玉米; 国审品种; 生态区; 表型数据; 基因型数据; 遗传多样性

Genetic diversity analysis of nationally approved maize varieties in different ecological regions

Yang Yang^{**}, Chang Shi-Hui^{**}, Tian Hong-Li^{**}, Yi Hong-Mei, Wang Lu, Ren Jie, Fan Ya-Ming, Liu Ya-Wei, Wang Feng-Ge^{*}, and Zhao Jiu-Ran^{*}

Maize Research Institute, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences / Key Laboratory of Crop DNA Fingerprinting Innovation and Utilization of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs (Co-construction by Ministry and Province) / Beijing Key Laboratory of Maize DNA Fingerprinting and Molecular Breeding, Beijing 100097, China

本研究由农业生物育种国家科技重大专项(2022ZD04019), 北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJCX20230303)和北京学者项目(BSP041)资助。

This study was supported by the Biological Breeding-National Science and Technology Major Project (2022ZD04019), the Science and Technology Innovation Capacity Building Project of BAAFS (KJCX20230303), and the Beijing Scholars Program (BSP041).

^{*} 通信作者(Corresponding authors): 赵久然, E-mail: maizezhao@126.com; 王凤格, E-mail: gege0101@163.com

^{**} 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 杨扬, E-mail: caurwx@163.com; 常诗惠, E-mail: changshihui0225@163.com; 田红丽, E-mail: tianhongli9963@163.com

Received (收稿日期): 2025-10-31; Accepted (接受日期): 2026-01-22; Published online (网络出版日期): 2026-02-04.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20260204.0901.002>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Abstract: Analyzing the genetic diversity of maize varieties approved at the national level across different ecological regions reveals patterns of genetic differentiation among regional germplasms. This provides a theoretical basis for elite germplasm screening and region-specific variety breeding. In this study, 273 nationally approved common maize varieties were analyzed. Sixteen field phenotypic traits and genetic variation parameters based on 40 SSR markers were statistically evaluated. Cluster analysis and association analysis of phenotypic and genotypic data were conducted to explore the relationships among phenotypes, genotypes, and environmental factors in common maize. The results showed significant differences in growth period and regional trial yield across ecological regions, with F values of 2484.95 and 472.83, respectively. Genetic diversity was relatively high in the Xi-Nan spring-sowing region (XN), with a gene diversity index of 0.72. Phenotypic clustering divided 325 variety records into four groups: Group X1 mainly included varieties from the Dong-Hua-Bei (DHB) and Xi-Bei (XB) spring-sowing regions; Group X2 was dominated by varieties from the Bei-Fang (BF) early-maturity spring-sowing region; Group X3 included varieties from the XN region; and Group X4 mostly comprised varieties from the Huang-Huai-Hai (HHH) summer-sowing and Dong-Nan (DN) spring-sowing regions. Phenotypic differentiation among ecological regions followed clear trends: DHB and XB varieties were characterized by medium-late maturity and tall stalks; BF by early maturity and medium short stalks; XN by medium maturity and medium stalks; and HHH and DN by early maturity and medium stalks. Notably, XN, HHH, and DN regions experienced relatively high disease pressure. Principal component analysis (PCA) of phenotypic traits showed that the first two components explained 69.0% of the total variance, with clear group separation, supporting the validity of the phenotypic classifications. Genotypic clustering also divided the 273 varieties into four groups. In Group Y1, the predominant heterosis patterns were Reid $\times$ X and Improved Reid $\times$ X; in Group Y2, X $\times$ Tangsipingtou (Huangzaosi-derived lines); and in Group Y4, Improved Reid $\times$ Tangsipingtou. Genotypic PCA demonstrated a cumulative contribution of 57.9% from the first two components, with clear intra-group cohesion and significant inter-group differentiation, confirming the reliability of the genotypic groupings. Association analysis between genotypes and phenotypes revealed a weak correlation, likely due to the design objectives of molecular marker selection. Maize varieties from different ecological regions in China exhibit distinct regional differentiation in field performance and parental heterosis groups, resulting in a well-defined correspondence among ecological zones, trait expression, and genetic background. This pattern reflects region-specific breeding goals that prioritize yield stability and efficient resource utilization.

Keywords: maize; nationally approved varieties; ecological regions; phenotypic data; genotypic data; genetic diversity

玉米(*Zea mays* L.)作为我国种植面积最大的农作物,在保障粮食安全、支撑畜牧业发展以及提供工业原料等方面具有重要作用^[1]。我国生态类型多样,不同玉米种植区环境差异显著,导致品种选育目标呈现出明显的区域化特征。分析各生态区审定推广品种的遗传多样性,对于实现因地制宜品种布局、提升育种效率具有重要意义^[2]。国家品种审定通过多点区域试验评估品种的丰产性、稳产性、抗逆性与品质,科学划定了其适宜推广区域。根据中国种业大数据平台统计,2014—2019年间通过国家审定玉米品种类型中普通玉米占88.6%。普通玉米作为粮食、饲料与工业原料的重要来源,因其广泛的应用需求,在国家品种审定中占据主导地位。深入探究国家审定普通玉米的遗传多样性,对加速培育突破性新品种、推动玉米产业高质量发展具有重要意义。

当前,作物遗传多样性分析主要基于表型或基因型单一数据类型。如 Zhao 等^[3]、Chaudhary 等^[4]和孙博微等^[5]通过对作物的表型性状进行变异频率统计、相关性分析及聚类分析,将材料划分为不同形态差异特征类群,识别了品种间的形态变异规律。表型数据反映了品种在特定环境下的综合性状表现,是基因型与环境互作效应(G $\times$ E)的直观体现,

广泛用于评估品种的适应性^[6-7],但其易受环境波动影响^[8],难以准确推断遗传变异特征。相比之下,基因型数据可稳定揭示基因组水平变异信息,适用于解析品种的遗传背景分化^[9-10]。例如, Wu 等^[11]、Yin 等^[12]通过对作物的基因型数据进行遗传参数统计、聚类分析、主成分分析及群体结构分析,将样本划分为不同遗传差异特征类群,识别了种群间的遗传变异规律。

目前,虽然已有研究报道单独利用表型数据或基因型数据分别分析玉米品种的遗传多样性^[7,10,13-14],但将两种类型整合的系统性研究仍较少。此外,从生态区角度揭示普通玉米品种遗传多样性的研究尚不充分,难以对其基因型、表型与环境间的关联进行全面解析。近年来发展了结合表型与基因型数据评估农作物遗传多样性的分析方法,例如,薛亚鹏等^[15]、柯会锋等^[16]通过分析田间性状表现与遗传变异特征,不仅兼顾了育种的应用价值与遗传基础,也为解释基因型与表型间的联系提供了有效途径。

本研究选取2014—2019年间通过国家审定的273个普通玉米品种,通过分析其田间表型与基因型数据,从生态区角度分析遗传多样性,旨在探究不同生态区品种的形态特征与遗传变异关联,为普通玉米育种中亲本选配与种质优化利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料来自 2014—2019 年间通过国家审定(以下简称国审)、品种类型为普通玉米并且具有标准样品的 273 个品种,具体品种信息和原始数据参见《国审玉米品种(2014—2017 年) SSR 指纹图谱》^[17]与《国审玉米品种(2018—2019 年) SSR 指纹图谱》^[18]。本文参照 2014—2019 年《国家普通玉米品种试验实施方案》中的试验区组,将供试材料来源划分为 6 个生态区,包括来自北方早熟春播区(含极早熟)、东华北春播区(含早熟、中早熟、中熟、中晚熟)、黄淮海夏播区(含京津唐夏播区)、西北春播区、西南春播区以及东南春播区。

1.2 试验方法

1.2.1 表型数据分析 由于试验材料中存在一个玉米品种参加多个试验区组且通过国家审定的情况,本研究实际分析的表型数据品次数为 325 个。以最大程度利用现有表型数据并保障数据质量可靠性为目标,本研究设置了 3 条筛选规则(数据缺失率小于 20%、数值为离散型且辛普森指数大于 0.65、数值为连续型且变异系数小于 20%),从试验材料审定公告提取出来的 39 个表型中筛选出了数据质量较高的 16 个表型,分别为生育期、株高、穗位高、叶片数、花药颜色、种植密度、穗长、百粒重、区域试验产量、籽粒容重、粗脂肪含量、粗蛋白含量、赖氨酸含量、粗淀粉含量、茎腐病抗性以及穗腐病抗性。所有表型数据采集方法具体见 2014—2019 年《国家普通玉米品种试验实施方案》的鉴定方法说明。

表型数据的预处理分为以下 3 步:首先,使用 OriginPro 2021 软件对不同生态区间的表型数据进行统计分布和单因素方差分析(One-way ANOVA);其次,采用 IBM SPSS Statistics 27 软件的多重插补方法对 16 个表型的缺失值进行填补;最后,利用 OriginPro 2021 软件将数据归一化处理,以便后续分析。

表型数据的聚类分析步骤如下:首先,使用 IBM SPSS Statistics 27 软件对归一化后的表型数据构建欧式距离矩阵;其次,采用 Power Marker V3.25 软件^[19]的邻接法(neighbor-joining, NJ)进行系统发育树分析;最后,应用 EvolView V3.0 软件^[20]实现多个分组结果的可视化与渲染。另外,利用 OriginPro

2021 软件对表型数据的距离矩阵进行主成分分析(principal component analysis, PCA)并绘制散点图。

1.2.2 基因型数据分析 基因型数据采集设计了 3 组平行试验,样品 DNA 制备、SSR 核心引物选择、PCR 扩增、PCR 产物荧光毛细管电泳检测以及基因型数据采集等试验流程参考行业标准《玉米品种鉴定技术规程 SSR 标记法》(NY/T 1432-2014)以及相关文献^[21]。通过指纹合并算法进行基因型数据整合,获得 273 个国审品种 40 个 SSR 位点的标准指纹图谱。

试验材料的杂种优势模式根据杨扬等^[22]提出的“完全分子标记法”,将其基因型数据输入“农作物杂种优势模式鉴定软件 V1.0 (HPAnalyzer)”,通过杂种优势模式权重库计算试验材料在所有杂种优势模式下的得分值,推测出所有国审品种的杂种优势模式,其结果不区分正反交。

基因型数据的基因多样性分析利用 Power Marker V3.25 软件对试验样品的 SSR 指纹进行不同生态区品种的基因型总数、等位变异总数、基因多样性、杂合度、多态性信息含量(polymorphism information content, PIC)计算。在统计基因多样性指标时,当国审品种存在扩区时不做重复统计,只将其归入第一次通过国家审定所在生态区。基因型数据的聚类分析首先基于 Rogers's 1972 距离构建遗传距离矩阵;其次采用邻接法进行系统发育树分析;最后采用和表型相同的方法和软件进行分组结果渲染和主成分分析。基因型总数的计算公式如下:

$$G = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n g_{ij}$$

式中, m 是同一生态区的品种数量, n 是基因型数据包含的位点数量, g 为不重复的基因型数量,当第 i 个品种的第 j 个位点的基因型与该区其他品种的相同位点的基因型都不一样时 $g_{ij} = 1$, 否则 $g_{ij} = 0$ 。

1.2.3 表型数据与基因型数据的关联分析 表型与基因型的原始数据间相关性采用 OriginPro 2021 软件进行分析和热图绘制。表型和基因型的系统发育树的联系使用 Dendroscope 软件的 Tanglegram 算法进行分析,并根据 2 种分组结果进行映射,绘制表型到基因型聚类分组的缠结图。

2 结果与分析

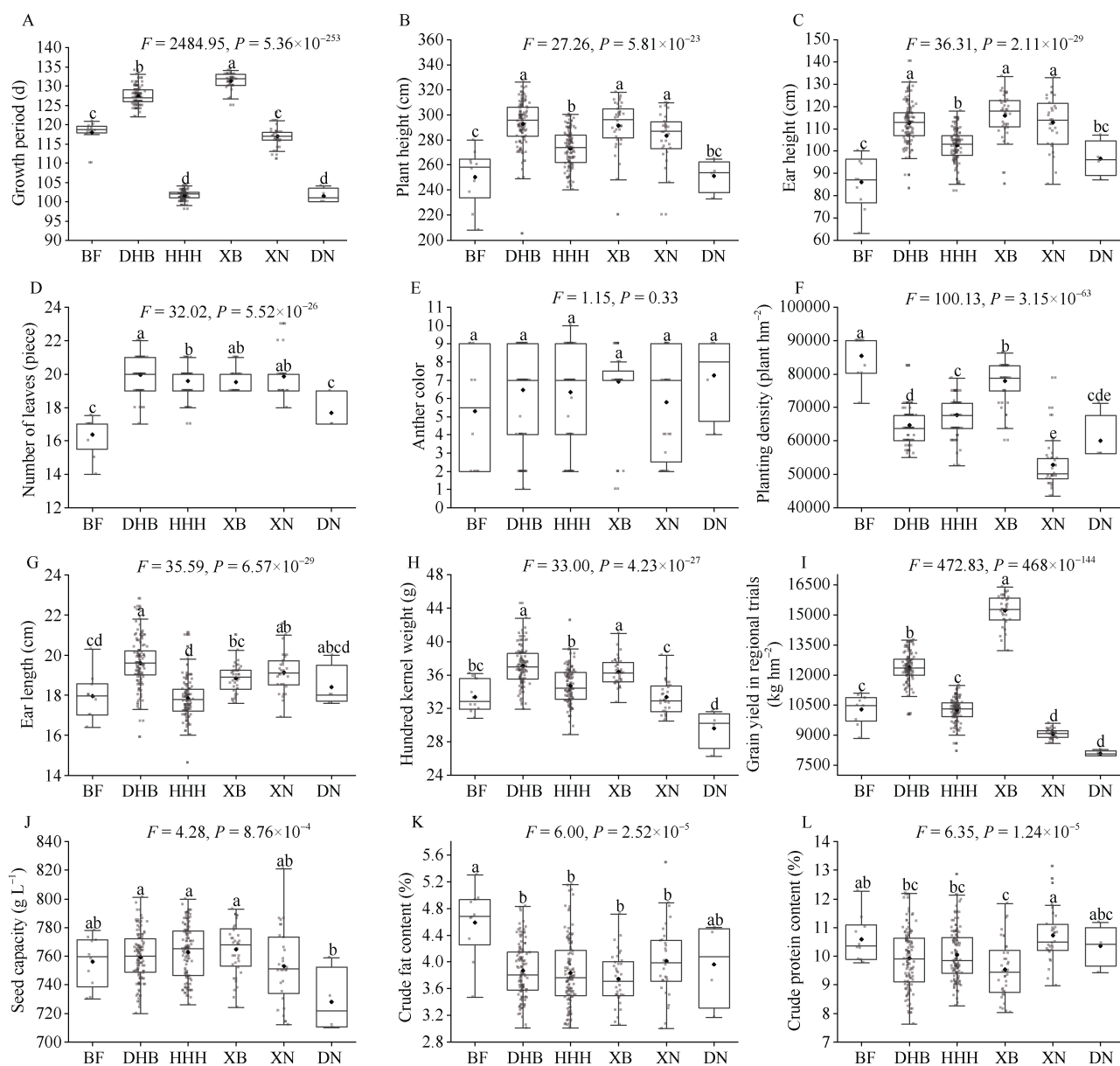
2.1 数据概况

2.1.1 不同生态区品种表型的组间差异显著性分析

本研究首先分析了普通玉米国审品种表型数据在不同生态区之间差异的显著性(图 1), 16 个表型的 F 值分布范围为 1.15~2484.95。以生态区为分组条件, 生育期和区域试验产量的组间差异极显著且组内分布集中, 生育期的统计分布表现为北方早熟春播区和西南春播区、黄淮海夏播区和东南春播区分别相似, 区域试验产量的统计分布表现为北方早熟春播区和黄淮海夏播区、西南春播区和东南春播区分别相似。花药颜色的统计分布表现为组间差异不显著、组内分布分散。种植密度的统计分布虽然组内较为集中, 但组间差异显著。株高、穗位高、叶片数、穗长、百粒重、籽粒容重、粗脂肪含量、粗蛋白含量、赖氨酸含

量、粗淀粉含量、茎腐病抗性和穗腐病抗性的统计分布表现为组间差异显著、组内分布分散。

2.1.2 不同生态区品种基因型的遗传变异多样性分析 为了探究不同生态区间普通玉米国审品种的遗传变异多样性, 对其基因型数据的等位基因频率与多态性进行统计(表 1)。6 个生态区的总基因型与总等位变异数量差异规律相似, 其中西南春播区的基因型和等位变异数量显著高于西北春播区; 基因多样性变化范围为 0.59~0.72, 其中西南春播区最高、东南春播区最低; 基因型杂合度的变化范围为 67%~72%, 不同生态区差异较小; PIC 值变化范围为 0.53~0.69, 其规律和基因多样性基本一致。



(图 1)

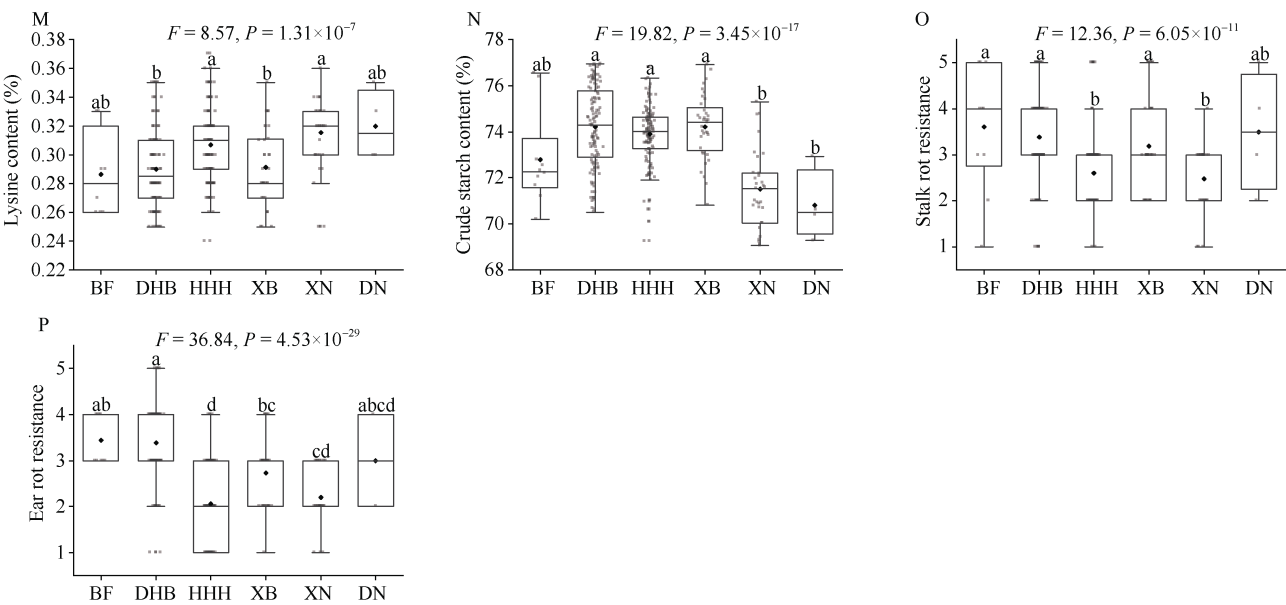


图 1 不同生态区国审玉米品种表型的统计分布差异

Fig. 1 Differences in the statistical distribution of phenotypes of nationally approved maize varieties in different ecological regions

A–P 依次为不同生态区玉米品种的生育期、株高、穗位高、叶片数、花药颜色、种植密度、穗长、百粒重、区域试验产量、籽粒容重、粗脂肪含量、粗蛋白含量、赖氨酸含量、粗淀粉含量、茎腐病抗性和穗腐病抗性的统计分析图。横坐标代表不同生态区。BF: 北方早熟春播区; DHB: 东北北春播区; HHH: 黄淮海夏播区; XB: 西北春播区; XN: 西南春播区; DN: 东南春播区。图 1-O 和图 1-P 中, 纵坐标数值 1 到 5 分别代表高感、感、中抗、抗、高抗。

A–P represent the statistical distribution of growth period, plant height, ear height, number of leaves, anther color, planting density, ear length, hundred kernel weight, grain yield in regional trials, seed capacity, crude fat content, crude protein content, lysine content, crude starch content, stalk rot resistance and ear rot resistance across different ecological regions. The horizontal axis represents ecological regions. BF: Bei-Fang early-maturity spring-sowing region; DHB: Dong-Hua-Bei spring-sowing region; HHH: Huang-Huai-Hai summer-sowing region; XB: Xi-Bei spring-sowing region; XN: Xi-Nan spring-sowing region; DN: Dong-Nan spring-sowing region. In Figures 1-O and 1-P, vertical axis values 1 to 5 represent highly susceptible, susceptible, moderately resistant, resistant, and highly resistant, respectively.

表 1 不同生态区国审玉米品种的遗传变异多样性比较

Table 1 Comparison of genetic variation diversity in nationally approved maize varieties across different ecological regions

生态区 Ecological region	样本数 Sample number	基因型总数 Total number of genotypes	等位变异总数 Total number of alleles	基因多样性 Gene diversity	杂合度 Heterozygosity (%)	多态性信息含量 PIC
北方早熟春播区 Northern early-maturity spring-sowing region	10	248	219	0.66	68	0.62
东北北春播区 Northeast and North spring-sowing region	108	672	342	0.63	68	0.59
黄淮海夏播区 Huang-Huai-Hai summer-sowing region	103	586	325	0.64	69	0.59
西北春播区 Northwest spring-sowing region	24	337	238	0.61	68	0.57
西南春播区 Southwest spring-sowing region	25	503	327	0.72	67	0.69
东南春播区 Southeast spring-sowing region	3	97	133	0.59	72	0.53

PIC: polymorphism information content.

2.2 不同生态区品种的表型聚类分析

325 个国审品次的普通玉米表型数据通过聚类分析分为 X1、X2、X3 和 X4 4 组(图 2-A)。表型聚类不同分组间的表型规律表现为: X1 组的生育期平均 128 d, 株高平均 292.59 cm, 区域试验产量平均

13,032.52 kg hm⁻², 粗淀粉含量平均 74.2%, 茎腐病、穗腐病抗性水平主要表现为抗、高抗; X2 组的生育期平均 114 d, 株高平均 257.56 cm, 区域试验产量平均 10,167.16 kg hm⁻², 粗脂肪含量平均 4.79%, 茎腐病抗性水平为高抗、抗, 穗腐病抗性水平为中抗、

抗; X3 组的生育期平均 117 d, 株高平均 286.72 cm, 区域试验产量平均 9118.39 kg hm⁻², 赖氨酸含量平均 0.32%, 茎腐病、穗腐病抗性水平主要表现为感、中抗; X4 组的生育期平均 102 d, 株高平均 271.96 cm, 区域试验产量平均 10,150.30 kg hm⁻², 粗淀粉含量平均 73.77%, 茎腐病、穗腐病抗性水平主要表现为高感、感。

国审玉米品种的审定生态区分组与本研究的表型聚类结果呈现高度一致性。同一生态区的绝大多

数品种所属的表型聚类组别相同(表 2), 二者的对应关系具体如下: 东北春播区以及西北春播区的全部品种归为 X1 组; 90.0%的北方早熟春播区品种归为 X2 组; 87.1%的西南春播区品种归为 X3 组; 95.9%的黄淮海夏播区品种、东南春播区的全部品种归为 X4 组。除东南春播区的品种, 其余 5 个生态区的品种在表型系统发育树上的分布有群聚现象(图 2-A)。

为验证表型聚类分组的可靠性, 对表型数据进行主成分分析(图 2-B), 主成分 1、2 分别提供了

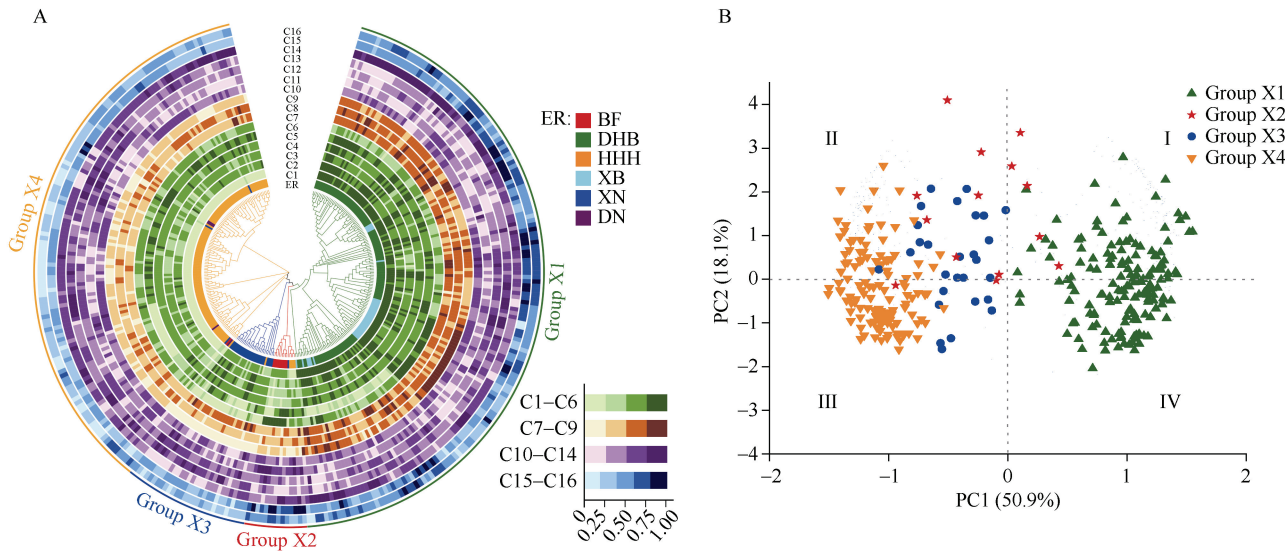


图 2 国审玉米品种表型数据的聚类分析

Fig. 2 Cluster analysis of phenotypic data of nationally approved maize varieties

A: 表型数据系统发育树; B: 基于欧式距离矩阵的主成分分析图。分支标注从内圈向外分别为生态区(ER)、生育期(C1)、株高(C2)、穗位高(C3)、叶片数(C4)、花药颜色(C5)、种植密度(C6)、穗长(C7)、百粒重(C8)、区域试验产量(C9)、籽粒容重(C10)、粗脂肪含量(C11)、粗蛋白含量(C12)、赖氨酸含量(C13)、粗淀粉含量(C14)、茎腐病抗性(C15)、穗腐病抗性(C16)。C: 环。缩写同图 1。
A: phylogenetic tree based on phenotypic data; B: principal component analysis based on the Euclidean distance matrix. Branch labels from the innermost to the outer circle represent: ecological region (ER), growth period (C1), plant height (C2), ear height (C3), number of leaves (C4), anther color (C5), planting density (C6), ear length (C7), hundred kernel weight (C8), grain yield in regional trials (C9), seed capacity (C10), crude fat content (C11), crude protein content (C12), lysine content (C13), crude starch content (C14), stalk rot resistance (C15), and ear rot resistance (C16). C: circle. Abbreviations are the same as those given in Fig. 1.

表 2 不同生态区的表型聚类分组品种数统计表

Table 2 Summary of the number of variety records grouped by phenotypic clustering in different ecological regions

生态区 Ecological region	X1 组 Group X1	X2 组 Group X2	X3 组 Group X3	X4 组 Group X4
北方早熟春播区 Northern early-maturity spring-sowing region	—	9	—	1
东北春播区 Northeast and North spring-sowing region	119	—	—	—
黄淮海夏播区 Huang-Huai-Hai summer-sowing region	—	4	1	118
西北春播区 Northwest spring-sowing region	38	—	—	—
西南春播区 Southwest spring-sowing region	—	1	27	3
东南春播区 Southeast spring-sowing region	—	—	—	4

50.9%、18.1%的贡献率。PCA 图中的数据点分布与表型聚类分组的关系基本吻合, X1 组分布在第 I、IV 象限中, X4 组分布在第 II、III 象限中, 二者分布相对集中, 有明显界限且几乎无重叠, X2 和 X3 组主要分布在 X1 和 X4 组之间, 其分布则较为分散, 且与其他分组存在交叉区域。

2.3 不同生态区品种的基因型聚类分析

273 个国审品种的基因型数据经过聚类分析划分为 Y1、Y2、Y3 和 Y4 4 组(图 3-A)。基因型聚类 4 个分组与杂种优势模式鉴定结果具有较高一致性, 具体表现为: Y1 组以瑞德群×X 群、改良瑞德群×X 群为主, 其占比分别为 39.5%和 35.0%; Y2 组有 59.5%的品种为 X 群×塘四平头群; Y3 组的模式较为复杂, 有 18.3%的品种属于改良瑞德群×瑞德群, 有 11.7%的品种属于 P 群×旅大红骨群; Y4 组有 84.2%的品种为改良瑞德群×塘四平头群。

结合图 3-A 与表 3 可知, 不同生态区品种的基因型聚类分组规律为: 北方早熟春播区品种分布在 Y3 组, 其亲本以兰卡斯特群和混合群 2 为主; 东北春播区、西北春播区品种主要属于 Y1、Y2 组, 其亲本主要为 X 群、瑞德群和改良瑞德群; 黄淮海夏播区品种主要属于 Y1、Y2、Y4 组, 其亲本主要为 X 群、改良瑞德群、塘四平头群和瑞德群; 西南春播区品种主要分布在 Y3 组, 其亲本以旅大红骨群、

P 群、瑞德群和改良瑞德群为主; 东南春播区品种归于 Y3、Y4 组, 其亲本主要为改良瑞德群和塘四平头群。

为验证基因型聚类分组的可靠性, 对基因型数据进行主成分分析(图 3-B), 主成分 1、2 分别提供了 46.9%、11.0%的贡献率。PCA 图中的数据点分布与基因型聚类分组的关系基本一致, Y1 组分布在第 I、II、III 象限中, Y2 组分布在第 III、IV 象限中, Y3 组主要分布在第 I 象限中, Y4 组主要分布在第 IV 象限中, Y1、Y2 和 Y4 组的分布存在明显界限且无重叠, Y3 组与 Y1、Y2 和 Y4 组分别存在交叉分布, 部分数据点重叠。

2.4 国审品种表型和基因型的关联分析

为挖掘不同数据来源的聚类分组联系, 对国审品种表型和基因型系统发育树的分组和拓扑结构进行对比。虽然整体上 2 种聚类分组结果并未建立一一对应关系, 但部分分组呈现相似的映射关系。如图 4 所示, X1 和 X4 组品种分散映射到 Y1、Y2 和 Y3 组, 说明这 2 组品种的遗传背景较为复杂; 而 X2 和 X3 组品种集中映射到 Y3 组, 表明这两组品种的遗传背景表现单一, 同时具有一定的相似性。

为进一步探究表型数据与遗传信息间的关联表达, 对 16 个表型与 40 个 SSR 位点进行相关性分析(图 5)。整体上大部分表型和 SSR 位点的相关性极弱

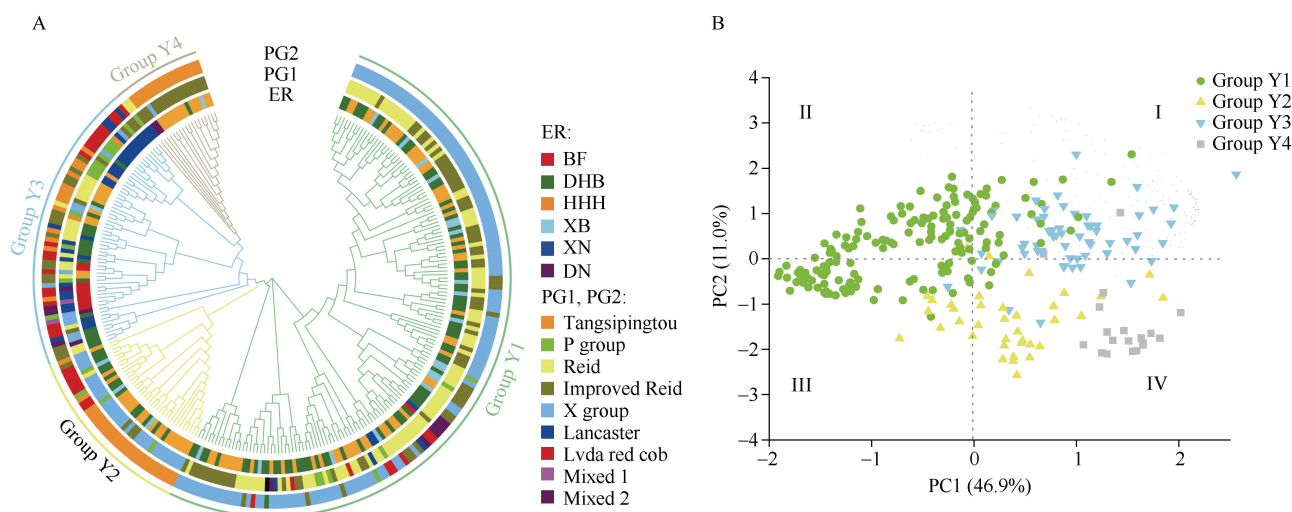


图 3 国审玉米品种基因型数据的聚类分析

Fig. 3 Cluster analysis of genotypic data of nationally approved maize varieties

A: 基因型数据系统发育树; B: 基于 Rogers's 1972 距离矩阵的主成分分析图。分支标注从内圈向外分别为生态区(ER)、亲本杂种优势群 1 (PG1)、亲本杂种优势群 2 (PG2); 亲本杂种优势群包括塘四平头、P 群、瑞德、改良瑞德、X 群、兰卡斯特、旅大红骨、混合群 1 和混合群 2。缩写同图 1。

A: phylogenetic tree based on genotypic data; B: principal component analysis based on Rogers's 1972 distance matrix. Branch labels from the inner circle to the outer circle are: ecological region (ER), parental heterosis group 1 (PG1), parental heterosis group 2 (PG2); the parental heterosis groups include Tangsipingtou, P group, Reid, Improver Reid, X group, Lancaster, Lvda red cob, Mixed 1 and Mixed 2. Abbreviations are the same as those given in Fig. 1.

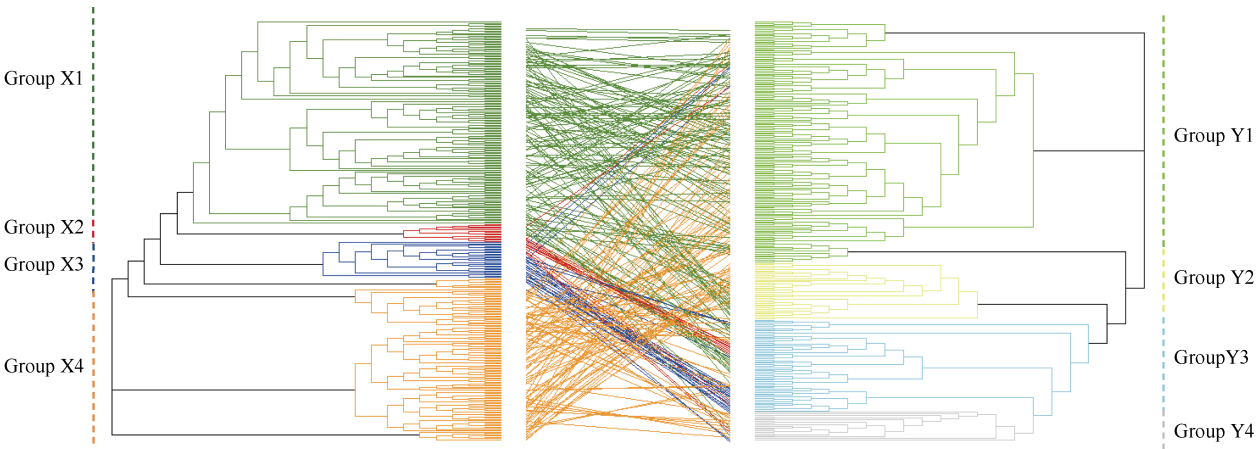


图 4 表型与基因型数据的系统发育树缠结图

Fig. 4 Phylogenetic tanglegram of phenotypic versus genotypic data

左边是基于表型数据的系统发育树, 右边是基于基因型数据的系统发育树。X1–X4 组为表型聚类分组, Y1–Y4 组为基因型聚类分组。
The left side shows the phylogenetic tree based on phenotypic data, and the right side shows the tree based on genotypic data. Groups X1–X4 are phenotypic clustering groups, and groups Y1–Y4 are genotypic clustering groups.

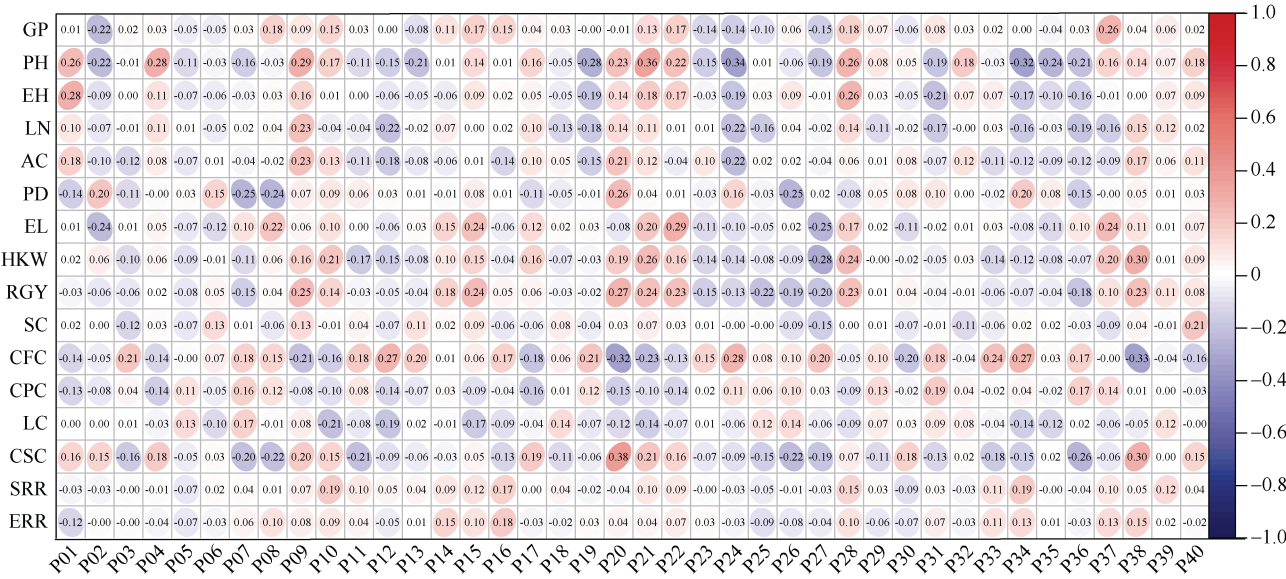


图 5 表型与基因型数据间的相关性

Fig. 5 Correlation between phenotypic and genotypic data

GP: 生育期; PH: 株高; EH: 穗位高; LN: 叶片数; AC: 花药颜色; PD: 种植密度; EL: 穗长; HKW: 百粒重; RGY: 区域试验产量; SC: 籽粒容重; CFC: 粗脂肪含量; CPC: 粗蛋白含量; LC: 赖氨酸含量; CSC: 粗淀粉含量; SRR: 茎腐病抗性; ERR: 穗腐病抗性。P01–P40 代表基因型数据的 40 个 SSR 标记。

GP: growth period; PH: plant height; EH: ear height; LN: number of leaves; AC: anther color; PD: planting density; EL: ear length; HKW: hundred kernel weight; RGY: grain yield in regional trials; SC: seed capacity; CFC: crude fat content; CPC: crude protein content; LC: lysine content; CSC: crude starch content; SRR: stalk rot resistance; ERR: ear rot resistance. P01–P40 represent the 40 SSR markers of genotypic data.

表 3 不同生态区的基因型聚类分组品种数统计表

Table 3 Summary of the number of varieties grouped by genotypic clustering in different ecological regions

生态区 Ecological region	Y1 组 Group Y1	Y2 组 Group Y2	Y3 组 Group Y3	Y4 组 Group Y4
北方早熟春播区 Northern early-maturity spring-sowing region	1	—	9	—
东北春播区 Northeast and North spring-sowing region	75	14	18	1
黄淮海夏播区 Huang-Huai-Hai summer-sowing region	59	20	11	13

(表 3)

生态区 Ecological region	Y1 组 Group Y1	Y2 组 Group Y2	Y3 组 Group Y3	Y4 组 Group Y4
西北春播区 Northwest spring-sowing region	19	3	1	1
西南春播区 Southwest spring-sowing region	3	—	20	2
东南春播区 Southeast spring-sowing region	—	—	1	2

或无相关，少量表型和位点存在弱相关性，例如，株高与位点 P21 呈弱正相关，与位点 P24、P34 呈弱负相关；穗长与位点 P22 呈正相关；百粒重与位点 P38 呈弱正相关；粗脂肪含量与位点 P20、P38 呈弱负相关；粗淀粉含量则与位点 P20、P38 呈弱正相关。

3 讨论

3.1 国审品种不同分组之间的关系

本研究依据 16 个田间表型和 40 个 SSR 指纹图谱对 2014—2019 年间通过审定的 273 个国审品种分别进行聚类分析和联合分析，其中，田间表型数据分析结果代表了玉米品种表型多样性的分组(简称表型分组)，SSR 指纹图谱分析结果代表了玉米品种基因型多样性的分组(简称基因型分组)。不同的生态环境条件造就了不同的种植制度，依据不同的种植制度划分出了不同的生态区，因此品种适宜推广的生态区代表了环境因素对玉米品种的分组(简称环境分组)。本文结合玉米品种所属的生态区信息，对表型、基因型以及环境 3 种分组结果之间的关系进行剖析。总体上，分组结果一致性最高的是表型和环境(图 2-A)，其次是表型和基因型(图 4)，最低的是环境和基因型(图 3-A)。根据 3 种分组结果的关系，本文认为王晓鸣等^[23]的观点可以进一步完善为：作物表型剖析为基因型效应、环境效应、基因型与环境互作效应以及残差，但在基因型固定的条件下，决定表型性状表达程度的是环境效应以及基因型与环境的互作效应。

3.2 表型分组与环境分组的规律分析

表型分组与环境分组结果的高度一致与不同气候条件下的育种目标和种植模式有显著差异有关。表型 X1 组包括东北春播区与西北春播区的所有品种，普遍具有生育期长、株型高大、产量高、粗淀粉含量高、对茎腐病和穗腐病抗性良好的特性。这与当地采用一年一茬的种植模式并且具有光热资源丰富、昼夜温差大及生育后期干燥等生态条件密不可分^[24-25]。而西北春播区依托更长的日照时数、

更大的昼夜温差、水肥一体化技术的广泛应用以及生育期持续干燥的气候条件，支撑了更高的种植密度与单产水平。表型 X2 组以北方早熟春播区玉米品种为主，其典型特征为早熟、中矮秆、中高种植密度，单产潜力较低且病害较轻，这主要与该区热量资源有限、需选用特定品种以确保安全成熟密切相关^[26]。表型 X3 组以西南春播区玉米品种为主，主要表现为中熟、中高秆、中低种植密度、产量较低且病害较重。受弱光高湿与地形破碎制约，种植密度偏低且病害严重，难以实现密植增产。需重点聚合抗病、耐密、耐荫性状，以培育出适应山地环境的品种^[27]。表型 X4 组以黄淮海夏播区与东南春播区品种为主，具有生育期短、株型中等、耐密性强、产量潜力高、病害压力大等特点，这类表现与本区域玉米关键生育期内气候的高温高湿以及重茬复种制度紧凑等特点相关，需要选育耐密、抗病品种以实现高产稳产目标^[28]。北方早熟春播区、东南春播区通过国审的普通玉米品种数量稀少，其分析结果的参考性有待后续研究提升。受“完全分子标记法”中参考自交系选择和种质利用时代变迁的影响，本文推测的个别杂交种亲本类群情况的准确性也有待后续研究提升。

3.3 表型分组与基因型分组的规律分析

表型与基因型系统发育树的拓扑结构对比结果表明，二者整体相似度较低，2 种分组未呈现出明显的对应关系。同时，表型与基因型数据相关性普遍极弱，仅少量表型与位点间存在弱相关性。表型与基因型数据关联较弱有以下 2 个原因：(1) 本文使用的这套 SSR 标记的应用领域是品种纯度鉴定^[29]、真实性检测^[30]以及种质资源类群划分^[31]等遗传背景分析，如果应用于全基因组关联分析则标记数量达不到所需水平。(2) 虽然有 26 个 SSR 标记定位于基因编码区，但数量性状相关遗传变异主要富集于非编码调控区域^[32]，并且存在控制不同区域品种同一性状的基因与这些位点距离较远的原因。SNP 标记

在基因组中具有高密度、均匀分布、覆盖区域广等特点, 主要应用于全基因组关联分析^[33]、基因组选择育种^[34]及数量性状位点定位^[35-36]。随着高通量分子检测平台的发展和 Maize-6H60K^[37]等高密度 SNP 芯片的普及, 基于同一套 SNP 数据同步开展品种鉴定与全基因组关联分析将成为可能。

另外对部分 SSR 标记与目标性状呈弱相关性的原因进行探究, 通过基因注释发现 P20、P21 和 P38 的物理位置分别定位到 *ZmIAA9*、*ZmZCN8* 和 *ZmPYL8* 3 个功能基因的外显子区域, 其参与的激素信号通路可能以微效方式影响目标性状。一方面, *ZmIAA9* 作为 Aux/IAA 类生长素信号抑制蛋白, 其低表达可解除对 ARF 的抑制^[38], 从而增强生长素信号, 促进籽粒淀粉合成^[39], 并引导有限碳源优先分配至淀粉合成路径, 最终导致脂肪含量相对降低。另一方面, *ZmPYL8* 作为 ABA 受体, 主要介导生长抑制与成熟促进信号^[40], 其活性增强可能优先缩短有效灌浆期或抑制高能耗的脂肪合成, 而对淀粉积累影响较小, 从而导致籽粒中脂肪含量相对降低、淀粉比例升高。此外, *ZmZCN8* 的主要功能是作为成花素调控开花时间^[41], 其表达减弱可能致使开花延迟, 从而延长营养生长期, 间接促进株高增加。

3.4 环境分组和基因型分组的规律分析

基因型聚类分析结果发现, 玉米品种的基因型分组与其生态区划分的吻合度较低。表明品种的遗传结构分化与其生态环境之间并不存在严格的对应关系, 同一生态区内品种遗传背景表现多样化。这一现象反映出育种过程中更加注重目标性状(如高产、耐密、抗病)的聚合, 而非单纯依赖地域适应性的定向选择。人为干预下的基因流动(如骨干亲本广泛共享、跨区引种)打破了遗传结构与环境因素的耦合关系, 导致同一生态区品种遗传基础趋于复杂化, 而不同生态区间品种的遗传基础趋于重叠化。这种趋势在提升品种广适性的同时, 也对区域适应性提出了更高要求。特别是在气候变化加剧的背景下, 环境波动性增强, 导致表型稳定性下降, 传统基于生态环境分区的育种策略面临挑战。因此, 需要充分重视和利用基因型与环境互作效应, 并结合生态相似性与遗传相似性进行分区优化, 进一步为品种区域化布局提供科学依据^[42]。

4 结论

本研究结果表明, 273 份国审玉米品种的适宜推

广生态区分组与田间表型聚类分组高度一致, 而 SSR 标记聚类分组与杂种优势模式鉴定结果有较高一致性。基因型分组与环境分组、表型分组存在部分相似的映射关系, 主要表现为相同生态区的普通玉米品种在表型和亲本杂种优势类群的趋同性。这是由于不同生态区普通玉米品种的选育普遍遵循“在确保稳产性的前提下, 最大化利用种质资源”的育种导向, 导致生长环境近似的普通玉米品种在田间表现与遗传背景方面呈现规律性。该规律不仅反映了现代育种的区域化布局, 也为不同生态区育种材料的定向组配提供了理论参考。

References

- [1] 李少昆, 赵久然, 董树亭, 等. 中国玉米栽培研究进展与展望. 中国农业科学, 2017, 50: 1941–1959.
Li S K, Zhao J R, Dong S T, et al. Advances and prospects of maize cultivation in China. Sci Agric Sin, 2017, 50: 1941–1959 (in Chinese with English abstract).
- [2] 杨扬, 王风格, 赵久然, 等. 中国玉米品种审定现状分析. 中国农业科学, 2014, 47: 4360–4370.
Yang Y, Wang F G, Zhao J R, et al. Analysis of the current situation of accredited maize varieties in China. Sci Agric Sin, 2014, 47: 4360–4370 (in Chinese with English abstract).
- [3] Zhao Y, Fang J Q, Gislum R, et al. Genetic diversity analysis of phenotypic and agronomic traits in oat germplasm resources. Front Plant Sci, 2025, 16: 1670684.
- [4] Chaudhary D, Gore P G, Wankhede D P, et al. Morphological variability and genetic diversity assessment of agronomic traits in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) core collection using multivariate analysis. Genet Resour Crop Evol, 2025, 72: 6027–6042.
- [5] 孙博微, 邳植, 李胜男, 等. 国外引进甜菜品种的表型性状遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2026, 27: 351–361.
Sun B W, Pi Z, Li S N, et al. Analysis of phenotypic trait genetic diversity in foreign sugar beet varieties. J Plant Genet Resour, 2026, 27: 351–361 (in Chinese with English abstract).
- [6] 张盼, 卢道文, 孙海潮, 等. 近年国审玉米品种品质性状演变及不同生态区间差异分析. 玉米科学, 2025, 33(5): 27–34.
Zhang P, Lu D W, Sun H C, et al. The evolution of quality traits and differences between different regions for maize hybrids recently approved in China. J Maize Sci, 2025, 33(5): 27–34 (in Chinese with English abstract).
- [7] 李清超, 张登峰, 杨珊, 等. 326 份玉米种质资源多样性分析. 甘肃农业大学学报, 网络首发[2024-07-03], <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=GSND20240701001&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ>.
Li Q C, Zhang D F, Yang S, et al. Diversity analysis of 326 maize germplasm resources. J Gansu Agric Univ, Published online [2024-07-03], <https://kns.cnki.net/KCMS/detail/detail.aspx?filename=GSND20240701001&dbname=CJFD&dbcode=CJFQ> (in Chinese with English abstract).
- [8] 贺乔乔, 周希希, 王业文, 等. 基于 SNP 和表型性状的籼稻种

- 质资源遗传多样性研究. 中国农业大学学报, 2023, 28(8): 80–93.
- He Q Q, Zhou X X, Wang Y W, et al. Genetic diversity of Indica rice germplasm resources based on SNP and phenotypic markers. J China Agric Univ, 2023, 28(8): 80–93 (in Chinese with English abstract).
- [9] 杨扬, 仇律雯, 田红丽, 等. 308 个糯玉米审定品种 SSR 标记遗传多样性分析. 植物遗传资源学报, 2022, 23: 169–176.
- Yang Y, Qiu L W, Tian H L, et al. Genetic diversity analysis of 308 waxy maize varieties by SSR markers. J Plant Genet Resour, 2022, 23: 169–176 (in Chinese with English abstract).
- [10] 易红梅, 任洁, 王璐, 等. 2014–2019 年国家玉米区域试验参试组合 DNA 指纹检测及遗传多样性分析. 华北农学报, 2020, 35(3): 87–93.
- Yi H M, Ren J, Wang L, et al. DNA fingerprinting and genetic diversity analysis of national maize regional trials in 2014–2019. Acta Agric Boreali-Sin, 2020, 35(3): 87–93 (in Chinese with English abstract).
- [11] Wu M L, Bai Y Y, Huang L W, et al. SSR marker-based genetic diversity and relationship analyses of *Stephania tetrandra* S. Moore. Plant Mol Biol Report, 2024, 42: 675–687.
- [12] Yin J W, Zhao H, Wu X T, et al. SSR marker based analysis for identification and of genetic diversity of non-heading Chinese cabbage varieties. Front Plant Sci, 2023, 14: 1112748.
- [13] 李婷婷, 郭瑞, 王江浩, 等. 河北省玉米地方种质资源表型多样性分析. 玉米科学, 2025, 33(8): 1–11.
- Li T T, Guo R, Wang J H, et al. Phenotypic diversity analysis of maize landrace germplasm in Hebei province. J Maize Sci, 2025, 33(8): 1–11 (in Chinese with English abstract).
- [14] 田红丽, 赵紫薇, 杨扬, 等. 290 个吉林省审定玉米品种 SSR-DNA 指纹构建及遗传多样性分析. 作物学报, 2022, 48: 2994–3003.
- Tian H L, Zhao Z W, Yang Y, et al. Construction of SSR-DNA fingerprints and genetic diversity analysis of 290 maize varieties approved in Jilin province, China. Acta Agron Sin, 2022, 48: 2994–3003 (in Chinese with English abstract).
- [15] 薛亚鹏, 辛旭霞, 王若楠, 等. 国内外谷子资源农艺、品质性状差异分析以及遗传多样性研究. 作物学报, 2024, 50: 2468–2482.
- Xue Y P, Xin X X, Wang R N, et al. Analysis of agronomic, quality traits and genetic diversity of domestic and foreign foxtail millet resources. Acta Agron Sin, 2024, 50: 2468–2482 (in Chinese with English abstract).
- [16] 柯会锋, 苏红梅, 孙正文, 等. 棉花现代品种资源产量与纤维品质性状鉴定及分子标记评价. 作物学报, 2024, 50: 280–293.
- Ke H F, Su H M, Sun Z W, et al. Identification for yield and fiber quality traits and evaluation of molecular markers in modern cotton varieties. Acta Agron Sin, 2024, 50: 280–293 (in Chinese with English abstract).
- [17] 周泽宇, 张力科, 王风格, 等. 国审玉米品种(2014–2017 年) SSR 指纹图谱. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2021. pp 1–369.
- Zhou Z Y, Zhang L K, Wang F G, et al. SSR fingerprint maps of maize varieties approved by nation (2014–2017). China Agricultural Science and Technology Press, 2021. pp 1–369 (in Chinese).
- [18] 周泽宇, 晋芳, 刘丰泽, 等. 国审玉米品种(2018–2019 年) SSR 指纹图谱. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2021. pp 1–283.
- Zhou Z Y, Jin F, Liu F Z, et al. SSR fingerprint maps of maize varieties approved by nation (2018–2019). China Agricultural Science and Technology Press, 2021. pp 1–283 (in Chinese).
- [19] Liu K J, Muse S V. PowerMarker: an integrated analysis environment for genetic marker analysis. Bioinformatics, 2005, 21: 2128–2129.
- [20] Subramanian B, Gao S H, Lercher M J, et al. Evolview v3: a webserver for visualization, annotation, and management of phylogenetic trees. Nucleic Acids Res, 2019, 47: W270–W275.
- [21] 王风格, 杨扬, 易红梅, 等. 中国玉米审定品种标准 SSR 指纹库的构建. 中国农业科学, 2017, 50: 1–14.
- Wang F G, Yang Y, Yi H M, et al. Construction of an SSR-based standard fingerprint database for corn variety authorized in China. Sci Agric Sin, 2017, 50: 1–14 (in Chinese with English abstract).
- [22] 杨扬, 田红丽, 易红梅, 等. 基于分子标记技术的玉米品种杂种优势模式鉴定方法. 科学通报, 2025, 70: 3191–3202.
- Yang Y, Tian H L, Yi H M, et al. Heterosis pattern detection method of maize single-cross hybrids via molecular marker. Chin Sci Bull, 2025, 70: 3191–3202 (in Chinese with English abstract).
- [23] 王晓鸣, 邱丽娟, 景蕊莲, 等. 作物种质资源表型性状鉴定评价: 现状与趋势. 植物遗传资源学报, 2022, 23: 12–20.
- Wang X M, Qiu L J, Jing R L, et al. Evaluation on phenotypic traits of crop germplasm: status and development. J Plant Genet Resour, 2022, 23: 12–20 (in Chinese with English abstract).
- [24] 杨国航, 孙世贤, 张春原, 等. 东北早熟春玉米区玉米生产现状和发展趋势. 玉米科学, 2007, 15(4): 143–145.
- Yang G H, Sun S X, Zhang C Y, et al. Current production status and prospect development of maize in northeast early maturity spring maize area. J Maize Sci, 2007, 15(4): 143–145 (in Chinese with English abstract).
- [25] 苗永茂, 李丽君, 王海霞, 等. 西北春玉米组品种试验现状分析. 中国种业, 2021(12): 45–48.
- Miao Y M, Li L J, Wang H X, et al. Analysis on the present situation of spring maize variety test in Northwest China. China Seed Ind, 2021(12): 45–48 (in Chinese).
- [26] 曹冬梅, 丁明亚, 方继友. 我国北方早熟玉米区高密度、超高密度栽培的品种选择. 农业科技通讯, 2007(12): 56–59.
- Cao D M, Ding M Y, Fang J Y. Variety selection of high-density and ultra-high-density cultivation in early-maturing corn areas in northern China. Bull Agric Sci Technol, 2007(12): 56–59 (in Chinese).
- [27] 熊志国, 肖春华, 肖强. 西南地区玉米种植现状及应对措施. 四川农业科技, 2024(6): 48–50.
- Xiong Z G, Xiao C H, Xiao Q. Present situation and countermeasures of maize planting in southwest China. Sichuan Agric Sci Technol, 2024(6): 48–50 (in Chinese).
- [28] 周进宝, 杨国航, 孙世贤, 等. 黄淮海夏播玉米区玉米生产现状和发展趋势. 作物杂志, 2008(2): 4–7.
- Zhou J B, Yang G H, Sun S X, et al. Current situation and prospect of maize production in the Huang-Huai-Hai summer maize region. Crops, 2008(2): 4–7 (in Chinese with English abstract).
- [29] 王然, 隋冬华, 张冬雪, 等. 利用 SSR 技术鉴定玉米杂交种乡糯 4 的种子纯度. 黑龙江农业科学, 2025(3): 7–11.
- Wang R, Sui D H, Zhang D X, et al. Identification of seed purity of edible maize hybrid Xiangnuo 4 using SSR technology.

- Heilongjiang Agric Sci, 2025(3): 7–11 (in Chinese with English abstract).
- [30] 郭奕生, 何德银. SSR 分子标记在玉米品种真实性鉴定上的应用. 广东农业科学, 2014, 41(12): 12–15.
Guo Y S, He D Y. Application of SSR molecular markers in authenticity identification of maize varieties. Guangdong Agric Sci, 2014, 41(12): 12–15 (in Chinese with English abstract).
- [31] 刘志斋, 吴迅, 刘海利, 等. 基于 40 个核心 SSR 标记揭示的 820 份中国玉米重要自交系的遗传多样性与群体结构. 中国农业科学, 2012, 45: 2107–2138.
Liu Z Z, Wu X, Liu H L, et al. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize inbred lines revealed by 40 core simple sequence repeats (SSRs). Sci Agric Sin, 2012, 45: 2107–2138 (in Chinese with English abstract).
- [32] Li X R, Zhu C S, Yeh C T, et al. Genic and nongenic contributions to natural variation of quantitative traits in maize. Genome Res, 2012, 22: 2436–2444.
- [33] 刘丽华, 刘阳娜, 周悦, 等. 基于高效 SNP 芯片的小麦产量相关性状全基因组关联分析. 麦类作物学报, 2023, 43: 1404–1416.
Liu L H, Liu Y N, Zhou Y, et al. Genome-wide association analysis of wheat yield related traits based on efficient SNP array. J Triticeae Crops, 2023, 43: 1404–1416 (in Chinese with English abstract).
- [34] 邱树青, 陆青, 喻辉辉, 等. 水稻全基因组选择育种技术平台构建与应用. 生命科学, 2018, 30: 1120–1128.
Qiu S Q, Lu Q, Yu H H, et al. The development and application of rice whole genome selection breeding platform. Chin Bull Life Sci, 2018, 30: 1120–1128 (in Chinese with English abstract).
- [35] 徐翠, 许理文, 葛建镛, 等. 利用高密度 SNP 芯片定位玉米雄穗分枝数 QTL. 植物遗传资源学报, 2022, 23: 832–841.
Xu C, Xu L W, Ge J R, et al. QTL mapping of the tassel branch number using high-density SNP array in maize. J Plant Genet Resour, 2022, 23: 832–841 (in Chinese with English abstract).
- [36] 武炳瑾, 简俊涛, 张德强, 等. 利用 90k 芯片技术进行小麦穗部性状 QTL 定位. 作物学报, 2017, 43: 1087–1095.
Wu B J, Jian J T, Zhang D Q, et al. QTL mapping for spike traits of wheat using 90k chip technology. Acta Agron Sin, 2017, 43: 1087–1095 (in Chinese with English abstract).
- [37] Tian H L, Yang Y, Yi H M, et al. New resources for genetic studies in maize (*Zea mays* L.): a genome-wide Maize6H-60K single nucleotide polymorphism array and its application. Plant J, 2021, 105: 1113–1122.
- [38] Wang Y J, Deng D X, Bian Y L, et al. Genome-wide analysis of primary auxin-responsive Aux/IAA gene family in maize (*Zea mays* L.). Mol Biol Rep, 2010, 37: 3991–4001.
- [39] 王艳芳, 李红, 张立军, 等. 春玉米籽粒灌浆期 IAA 对淀粉积累的作用及其机制的研究. 化学与生物工程, 2006, 23(3): 35–37.
Wang Y F, Li H, Zhang L J, et al. Effect and mechanism of IAA to starch accumulation in grain during grain-filling stage in spring maize. Chem Bioeng, 2006, 23(3): 35–37 (in Chinese with English abstract).
- [40] He Z H, Zhong J W, Sun X P, et al. The maize ABA receptors ZmPYL8, 9, and 12 facilitate plant drought resistance. Front Plant Sci, 2018, 9: 422.
- [41] Guo L, Wang X H, Zhao M, et al. Stepwise *cis*-regulatory changes in *ZCN8* contribute to maize flowering-time adaptation. Curr Biol, 2018, 28: 3005–3015.e4.
- [42] 潘光堂, 杨克诚, 高世斌. 发展西南玉米现代生态育种之我见. 作物学报, 2022, 48: 2427–2434.
Pan G T, Yang K C, Gao S B. Insights on developing modern corn ecological breeding in southwest China. Acta Agron Sin, 2022, 48: 2427–2434 (in Chinese with English abstract).