

文章编号: 1005-0906(2007)05-0001-05

玉米对亚洲玉米螟抗性的 QTL 分析

于永涛, 宋燕春, 黎 裕, 石云素, 王天宇

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘 要: 对玉米的亚洲玉米螟抗性进行遗传剖析对抗虫育种有重要意义。本研究以自 330 × K36 的 F₂₃ 群体 (114 个家系) 为材料, 利用 SSR 标记对玉米的亚洲玉米螟抗性进行了数量性状位点 (QTL) 分析。结果表明, 基于叶片侵害度性状检测到 6 个 QTL, 分别位于染色体 4、6、7 和 10 上; 基于茎秆虫孔数性状检测到 4 个 QTL, 分别位于染色体 1、5、8 (2 个) 上; 基于茎秆隧道长度性状检测到 2 个 QTL, 位于染色体 1 和 8 上; 以隧道长度 / 虫孔数为鉴定性状检测到 2 个 QTL, 位于染色体 7 和 10 上。这些 QTL 所能解释的表型变异在 10.3% ~ 21.5% 之间。大部分 QTL 的作用方式为部分显性。

关键词: 玉米; 抗亚洲玉米螟; 分子标记; QTL

中图分类号: S513.034

文献标识码: A

QTL Associated with Resistance to Asian Corn Borer (*Ostrinia Furnacalis*) in Maize

YU Yong-tao, SONG Yan-chun, LI Yu, SHI Yun-su, WANG Tian-yu

(Institute of Crop Science, CAAS, Beijing 100081, China)

Abstract: Genetic dissection of resistance to Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*, ACB) is of great importance to maize breeding for insect resistance. In the present study quantitative trait loci (QTL) analysis on the resistance to Asian corn borer was carried out, using SSR markers and a population including 114 F₂₃ families derived from the cross of Zi330 × K36. Six QTL were identified for leaf feeding damage on chromosome 4, 6, 7 and 10. Four QTL were identified for number of holes per stalk on chromosome 1, 5 and 8 (two). Two QTL were identified for stalk tunneling length on chromosome 1 and 8. Two QTL were identified for tunneling length per hole on chromosome 7 and 10. These QTL explained 10.3% – 21.5% of the phenotypic variance. Partial dominance was the major mode of gene action in resistance to Asian corn borer in maize.

Key words: Maize; Resistant asian corn borer; Molecular marker; QTL

亚洲玉米螟 (*Ostrinia furnacalis*, 缩写 ACB) 的危害是造成我国玉米产量损失的重要因素之一。育种家们多年来一直致力于抗性品种的选育工作。近年来, 我国已形成了比较完善的玉米抗螟性鉴定与评价标准。由于该性状为数量性状, 受数量性状位点 (QTL) 控制, 遗传机制复杂, 人工选育往往费时费力。借助分子标记检测进行辅助育种则可以显著提高

育种效率。因而, 发掘玉米种质资源中影响 ACB 抗性的 QTL 是深入研究抗螟性、选育抗性品种的重要途径。

对控制抗性的基因及数量性状位点 (QTL) 进行检测和研究, 还有助于解析抗性的遗传机制并揭示抗性的理化基础。国内一些学者已经对玉米体内的一些次生代谢物质对亚洲玉米螟生长发育的影响进行了研究 (如丁布等)。然而, 玉米抗螟性遗传基础复杂, 除了与抗性有关外, 还可能涉及其它生理机制。例如, 在国外对欧洲玉米螟 (ECB) 抗性进行的 QTL 研究中发现, 玉米幼嫩叶片对玉米螟的抗性主要与抗性有关, 而茎秆的抗性则可能与茎秆中的细胞壁成分尤其是纤维和木质素等密切相关。进行 ACB 抗性 QTL 检测可以在全基因组范围内发掘控

收稿日期: 2007-05-09; 修回日期: 2007-07-20

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2006BAD13B03)、北京市自然科学基金 (5012010) 和国际原子能机构项目 (10757/R0)

作者简介: 于永涛 (1976-), 男, 河北肃宁人, 博士后。

黎 裕和王天宇为本文通讯作者。Tel: 010-62186632

制这些理化机制的基因区域,为深入研究奠定分子基础。

在利用 H21 × Mo17 的 F_{23} 群体对 ACB 抗性进行的研究中已经检测到了一些 QTL。然而,不同玉米种质中可能存在不同的抗性基因源。为了发掘更多的抗性遗传位点,本研究中利用了另一个 F_{23} 群体(自 330 × K36)进行了 QTL 检测。K36 是一个选自具有丰富遗传基础的基础材料冀库 6 号的自交系,抗虫性优良,能够从中检测出更多的抗性遗传位点,为抗性分子育种和解析抗虫遗传机制提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料来源与群体构建

自 330 是一个抗病性强、适应性广的优良骨干自交系,在我国玉米生产中被广泛应用。该自交系对亚洲玉米螟相对敏感;K36 是一个由河北邢台农科院选育的抗虫性强的自交系,在对玉米螟抗性多年鉴定中均表现出了较高的抗性。2001 年配制杂交组合自 330 × K36,结合海南南繁,获得 114 个 F_{23} 家系,构建成作图群体。

1.2 田间抗螟性鉴定

自 330 × K36 的亲本及 F_{23} 家系分别于 2002 年和 2003 年在北京中国农科院作物所试验农场进行了 2 个年度的田间抗螟性鉴定。

在小喇叭口期(11 片叶)后进行人工接虫。玉米螟卵块购自中国农业科学院植物保护研究所。在虫卵处于黑头期时,对玉米进行接虫,每株在心叶丛内接两块玉米螟黑头卵(约 60 粒左右)。为保证接虫效果,隔 5~7 d 再接 1 次,接种后 1 周内注意保持田间湿度,提高卵块孵化率。接虫 30 d 后,进行叶片侵害度田间鉴定。经肉眼观察叶片虫孔数及虫孔大小,采用 9 级国际分级标准方法进行记载。玉米成熟后测量植株高度,剥秆统计茎秆虫孔数,剖秆测量茎秆玉米螟钻蛀隧道长度。为了更准确地评估抗性,增加单位虫孔数所产生的茎秆隧道长度为检测指标。取所有调查单株的平均值为该家系的性状值。

1.3 基因型鉴定

在玉米长至 6 片叶时田间取样。取样时,从各家系的 15 株上每株剪取上部第二片叶的叶尖部分,混合后作为该家系样品,以重建 F_2 基因型。提取 DNA 采用 CTAB 法。

从 MaizeGDB 数据库中选取 400 对 SSR 引物(针对每条染色体各选取 40 对引物,其图谱位置比

较均匀地分布于染色体上)进行合成。从中筛选在亲本间有清晰差异的引物,通过 PCR 在所有 F_{23} 家系中进行基因型检测。电泳采用变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,银染法检测。记录数据时,带型与自 330 相同的记为 1,与 K36 相同记为 2,杂合的记为 3。

1.4 统计分析

对表型数据进行重复间的方差分析,如果差异不显著,则取其平均值作为性状鉴定值,然后进行基本统计量分析。对基因型数据在统计每个 SSR 位点多态性带型的基础上排除掉偏分离严重的 SSR 位点,将其余的 SSR 位点用 MAPMAKER/EXP Version 3.0 软件构建遗传连锁图谱,用中国科学院遗传发育研究所开发的 GeneMap 软件绘图。QTL 分析应用 PlabQTL Version 1.2 软件进行复合区间作图,采用的 LOD 值为 2.5。

根据 Edwards 等的建议,QTL 的基因作用方式用 DR 比值(即显性效应与加性效应的比值的绝对值)大小进行评估。如果 $DR \leq 0.2$,则基因效应为加性;如果 $0.2 < DR \leq 0.8$,则基因效应为部分显性;如果 $0.8 < DR \leq 1.2$,则基因效应为显性;如果 $DR > 1.2$,则基因效应为超显性。每个 QTL 所解释的表型变异率(R^2)用 PlabQTL Version 1.2 软件分析得到。

2 结果与分析

2.1 抗螟性田间鉴定指标分析

4 个检测指标的基本统计量统计结果显示,叶片侵害度和隧道总长度/虫孔数在年度间变化不大,但茎秆虫孔数和茎秆隧道长度两个指标在 2003 年的鉴定值要明显低于 2002 年的鉴定值。另外,相关性分析发现,除茎秆虫孔数和茎秆隧道长度之间相关系数较高外(2002 年 0.895 1;2003 年 0.830 6),其它各指标间相关性较低。

经过对峰度、偏度等统计值的分析发现,叶片侵害度(2002)与隧道总长度/虫孔数(2003)2 个指标在群体中偏离正态分布,其它指标符合正态分布。为了保证提高 QTL 检测准确度,对这两个性状进行自然对数转换,转换后呈正态分布,可以用来进行 QTL 检测。

2.2 连锁图谱的构建

在 400 对 SSR 引物中共筛选到在亲本间有明显差异且在作图群体中能稳定扩增出多态性带的引物 90 对。这些引物都大致符合 1:2:1 的分离比例,用来构建连锁图谱。最后得到的连锁图由 90 个 SSR 标记组成(图 1)。总长度为 1 534.5 cM,平均距离 17.2 cM。

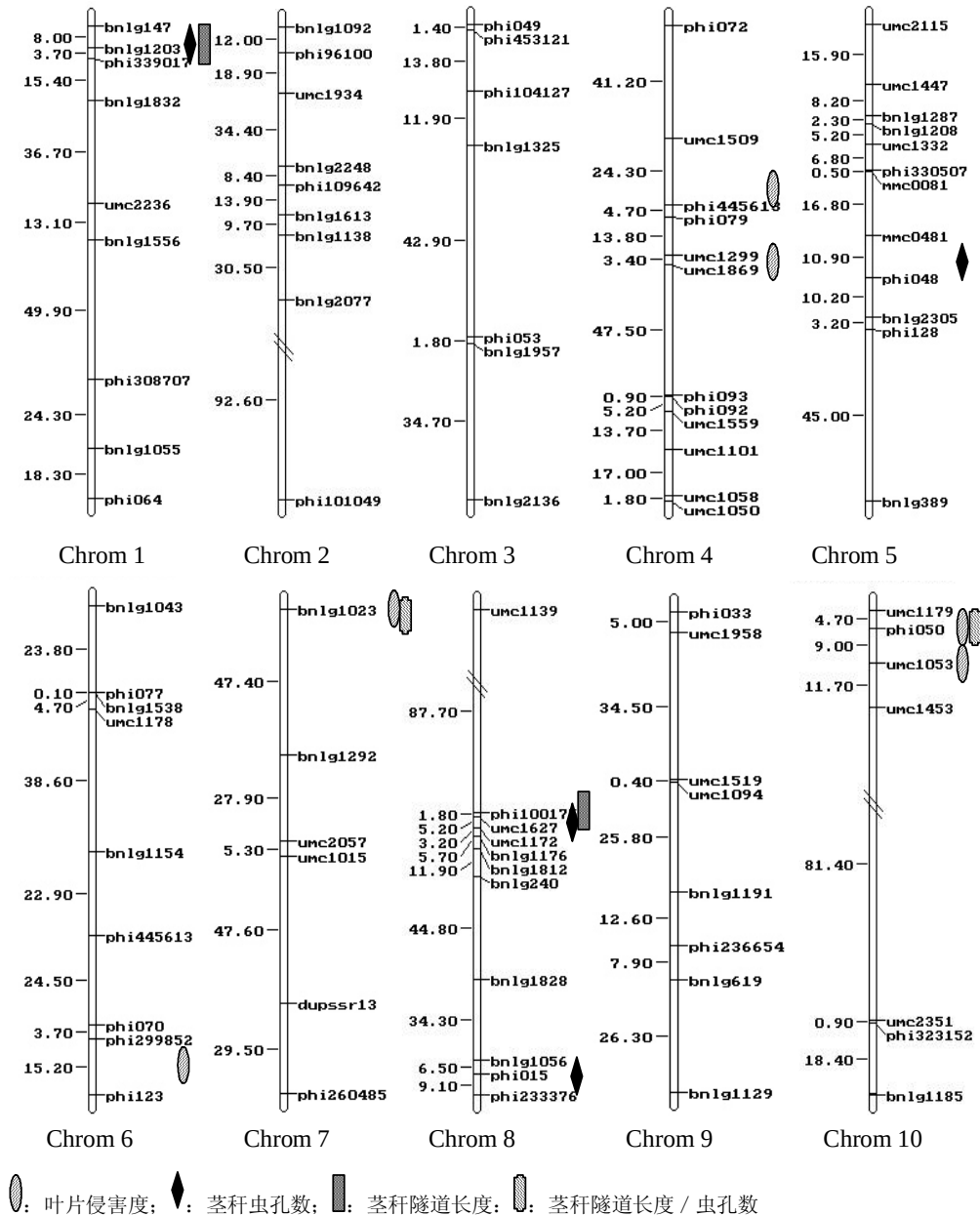


图 1 利用自 330 × K36 F₂₃ 群体构建的遗传连锁图

Fig.1 The linkage map constructed based on the Zi330 × K36 F₂₃ population

2.3 QTL 分析

在 2002 年度检测中,针对 4 个鉴定指标,共检测到 10 个 QTL,分别位于染色体 1、4、6、8 和 10 上(表 1)。其中,针对茎秆虫孔数和茎秆隧道长度指标,在染色体 1 和 8 上检测到的 QTL 处于同一区域或者高度重叠,这与 2 个指标在表型数据统计中表现出的高度相关性是一致的。这些 QTL 所能解释的表型变异在 10.5% ~ 21.5% 之间变化。基因效应以部分显性为主,仅有个别 QTL 表现为加性效应或者显性效应,没有检测到超显性的 QTL。

在 2003 年度检测中共检测到 4 个 QTL,分别

位于 4、7 和 10 号染色体上。这些 QTL 中的 3 个表现为加性效应,1 个为显性效应,所能解释的表型变异在 10.3% ~ 16.8% 变化(表 1)。在这 4 个 QTL 中,染色体 4.06 和 10.04 处的 QTL 和 2002 年的相应 QTL 位置相近(图 1),一定程度上显示出了不同环境下的可重复性。7.01 处的两个 QTL 由于所处区域标记密度低,因而为假阳性的可能性较高,还需要通过其它研究加以验证。对茎秆虫孔数和隧道长度 2 个指标均没有检测到相应 QTL。同时考虑到这两个指标在 2003 年鉴定值偏低的试验结果认为,第二年检测到 QTL 较少的原因可能是由于气候及其它一些

环境因素的影响,致使玉米在生长后期(茎秆危害高峰期)受虫害较轻,影响了 QTL 检测能力。

表 1 利用自 330 × K36 群体对亚洲玉米螟抗性检测到的 QTL 及其遗传效应
Table 1 Summary of QTL detection and genetic effects for Resistance to ACB in Zi330 × K36 population

年 份 Year	性 状 Trait	染色体位置 Chrom./bin	QTL 位置 QTL position	LOD	解释的表型变异 (%) Variance explained	基因效应 Gene effect		基因作用方式 Gene action	等位基因来源 Source allele
						加性效应 Additive	显性效应 Dominance		
2002	叶片侵害度	4.02/03	umc1509+19	2.74	10.5	-0.032	0.018	PD	K36
		6.07	phi299852+14.0	2.96	11.3	-0.028	0.000	A	K36
		10.03	umc1179+2.0	2.86	11.0	-0.026	0.015	PD	K36
	茎秆虫孔数	1.02/03	bnlg147+2.0	5.42	19.8	-0.089	0.048	PD	K36
		5.07	mmc0481+6.0	3.80	14.2	-0.076	0.052	PD	K36
		8.04/05	umc1172+1.0	5.99	21.5	-0.091	-0.060	PD	K36
		8.08	bnlg1056+5.0	3.83	14.3	0.143	0.035	PD	自 330
	隧道长度	1.02/03	bnlg147+2.0	5.53	20.2	-0.092	0.083	D	K36
		8.03/04	umc1627+0.0	5.50	19.9	-0.098	-0.058	PD	K36
隧道长 / 虫孔	10.03	umc1179+0.0	2.90	11.2	0.034	-0.006	A	自 330	
2003	叶片侵害度	4.06	umc1299+2.0	4.30	16.8	-0.045	0.001	A	K36
		7.01	bnlg1023+0.0	2.92	11.9	-0.037	0.004	A	K36
		10.04	umc1053+0.0	2.54	10.3	0.032	0.004	A	自 330
	隧道长 / 虫孔	7.01	bnlg1023+6.0	2.71	11.1	-0.032	-0.037	D	K36

注:QTL 位置为峰的位置,用位点加上从该位点向长臂方向的遗传距离(cM)表示;A 为加性效应,PD 为部分显性,D 为显性效应,OD 为超显性。
Note: Position of QTL peak is indicated by locus + centimorgans from that locus toward the end of the long arm.
A: additive; PD: partial dominance; D: dominance; OD: overdominance.

3 结论与讨论

在本研究中,通过 2 年检测,针对 4 个抗性鉴定指标共得到 14 个 QTL。将这些 QTL 与其它相关研究所得 QTL 相比较,可以得到一些更有价值的遗传信息。

来自不同作图群体的共有抗性 QTL 由于可信度高,而且在不同种质中存在,因而在以后的分子标记辅助选择中也有更大的应用价值。本研究中对自 330 × K36 的 F₂ 群体的检测结果与在 H21 × Mo17 群体中得到的 ACB 抗性 QTL 比较,发现一些 QTL 在 2 个群体中处于相同或相近的区域 (H21 × Mo17 群体中的 1.03、4.02、8.02、8.05、10.05 的 QTL 和本研究中的 1.02/03、4.02/03、8.03/04、10.03、10.04)。这些 QTL 占到所有检测到的 QTL 的 61%。考虑到群体大小、SSR 图谱、QTL 作图方法、环境条件等各方面差异对 QTL 检测结果的影响,这些相同或相近区域的 QTL 有可能代表着相同的遗传位点。

尽管国内对 ACB 抗性 QTL 的研究尚处于起步阶段,但在国外针对另一种玉米螟 — 欧洲玉米螟 (ECB) 进行的类似研究已较为深入。B73 × Mo47 和

D06 × D408 的 F₂ 群体、B73 × De811 的 F₂ 与 RIL 群体、B73 × B52 的 F₂ 与 RIL 群体等先后被用于 ECB 抗性 QTL 作图。将本研究所得结果与这些 ECB 抗性 QTL 比较后发现,在 5.07、6.07 处的 QTL 与 D06 × D408 群体中的 QTL 区域重叠,在 1.02/03、5.07、6.07、8.03/04 区段的 QTL 与 B73 × Mo47 群体中的相应区域的 QTL 位置相近,10.03/04 处的 QTL 与 B73 × B52 群体中的 QTL 位于同一区域。另外,本研究所检测到的 QTL 和西南玉米螟(SWCB)和甘蔗螟(SCB)抗性相关研究中的 QTL 也有处于相近区域。例如 1.02/03 处的 QTL 与在 SWCB 抗性研究中检测到的 QTL 位于同一区域;5.07、8.05、10.03/04 处的 QTL 则与 SCB 抗性研究中检测到的 QTL 处于相近位置,这些多效性 QTL 的存在都暗示着玉米对 ACB 和 ECB、SWCB、SCB 的抗性间可能存在某些共同的抗性机制。从抗性机理角度分析,无论是毒性物质丁布还是起到耐害作用的纤维素、木质素等生化物质,其抗性对各类玉米螟都应有效的,这也正是在各类螟类的 QTL 研究中能够检测到大量多效性 QTL 的根本原因。

本研究在 4.02/03 区段检测到的影响叶片侵害

度的 QTL 与玉米对 ACB 的抗生性有关。Klum 等曾发现生化物质丁布(DIMBOA)在抑制 ECB 幼虫对玉米幼嫩叶片的侵食中起作用。在国内对 ACB 的研究中,一些学者也已就此进行了初步研究并得出了类似结论。研究表明,丁布合成所必需的 *bx1* 位点就位于 4.02/03 区段。Jampatong 等曾在该位点区域内检测到影响 ECB 抗性的 QTL。于永涛曾利用另一个 F₂ 作图群体 H21 × Mo17 对 ACB 抗性 QTL 进行了检测,并在 4.02 ~ 4.03 区域检测到一个 QTL,但该 QTL 是检测茎秆抗性而得到的,本研究用自 330 × K36 群体再次在 4.02/03 区段检测到 QTL 的存在,并且是影响叶片侵害度的 QTL,这为揭示丁布在 ACB 抗生性中的作用提供了更有力的证据。

在 ECB 抗性研究中也发现,丁布主要是抑制幼虫对叶片的侵食,而与茎秆的玉米螟抗性并不相关,因为仅仅在玉米幼嫩叶片中存在高浓度的丁布,其含量会随着植株的生长成熟而下降。因而,玉米茎秆的抗性可能存在其它机制。近几年来,Cardinal 和 Krakowsky 等相继用 QTL 定位的方法对 ECB 抗性与叶鞘、茎秆中细胞壁成分之间的关系进行了研究。比较后发现,本研究在 5.07、8.08 处检测到的茎秆抗性 QTL 与这些研究中影响茎秆细胞壁成分尤其是纤维和木质素等生化物质的 QTL 处于相同或相近区域,而且在这些区域也存在影响 ECB 抗性的 QTL。这些结果表明,本研究所用群体的茎秆抗性也可能与细胞壁中的纤维和木质素等成分有关,这些物质可能会因为增加茎秆强度和坚硬度而使玉米螟难以侵食。

玉米螟抗性与其它农艺性状之间的关系尤其茎秆隧道长度与株高之间的相关性一直受到关注。将本研究所得隧道长度 QTL 与先前用该群体检测到的影响株高的 QTL 进行了比较,没有发现处于相同或相近位置的 QTL,在于永涛完成的另一群体的 ACB 抗性 QTL 研究中,隧道长度与株高间也没有检测到相同位置的 QTL,只检测到分别位于染色体 4 上的 QTL 位置相近(距离约 30 cM),而且两指标间相关系数较低(0.2784)。表明玉米茎秆隧道长度与株高之间相关性较低。这个结果与另一项 ECB 抗性研究中的结果类似,该研究中仅仅检测到一个或两个指标共有的 QTL 区域,而且两指标间的相关系数也只有 0.29。这些结果表明,株高仅能够从物理学角度限制玉米螟钻蛀茎秆隧道的长度,而并非与其拥有同样的生理遗传机制。

在群体中成功检测到 QTL 的前提是两个亲本

中存在导致目标性状差异的不同等位基因。然而,并非所有抗性 QTL 中的抗性等位基因都来自于抗性亲本,虽然敏感亲本总体上表现敏感,但仍可能含有抗性等位基因。本研究中,尽管抗性亲本 K36 贡献了大部分的抗性 QTL 等位基因,但在 14 个 QTL 中仍有 3 个抗性来源于敏感亲本自 330。这个结果与其它类似研究所得结论一致。另外,K36 是邢台农科院培育的抗虫自交系,其主要来源是由多个美国杂交种复交而成的基础材料冀库 6 号。因而,K36 的抗 ACB 基因源与在 ECB 抗性研究中的抗 ECB 基因源还很可能有相近的遗传背景。

在以后的研究中,可以通过进一步加大标记密度对这些 QTL 进行精细定位,进而可以用于分子标记辅助选择,或者与该基因组区域的遗传信息综合起来分析,推断出可能存在的功能基因甚至进行基因克隆,从而更深入地解析抗性机制。

参考文献:

- [1] 何康来,王振营,周大荣,等. 玉米抗螟性鉴定方法与评价标准[J]. 沈阳农业大学学报,2000,31(5):439-443.
- [2] 曾清田. 不同叶龄玉米叶部组织 DIMBOA (2,4-dihydroxy-7-methoxy-(2H)-1,4-benzoxazin -3(4H)-one)之含量与其对亚洲玉米螟之抗性关系[J]. 植保会刊,1989,31:34-43.
- [3] 阎凤鸣,李松岗,许崇任. 丁布对亚洲玉米螟的拒食作用及生长发育的影响[J]. 北京大学学报,1996,32:254-260.
- [4] 张荣,王蕴生,关维久. 玉米心叶中丁布(DIMBOA)含量对亚洲玉米螟抗性的初步研究[J]. 吉林农业科学,1985(3):66-70.
- [5] Jampatong C, McMullen M D, Barry B D, et al. Quantitative trait loci for first- and second-generation European corn borer resistance derived from the maize inbred Mo17[J]. Crop Sci, 2002, 42: 584-593.
- [6] Cardinal A J, Lee M. Genetic relationships between resistance to stalk-tunneling by the European corn borer and cell-wall components in maize population B73 × B52[J]. Theor. Appl. Genet., 2005, 111: 1-7.
- [7] Krakowsky M D, Lee M, Holland J B. Genotypic correlation and multivariate QTL analyses for cell wall components and resistance to stalk tunneling by the European corn borer in maize [J]. Crop Sci., 2007, 47: 485-488.
- [8] 于永涛,宋燕春,黎裕,等. 玉米种质资源 H21 和 Mo17 抗亚洲玉米螟的 QTL 分析[J]. 植物遗传资源学报,2003,4(2):94-98.
- [9] 田志刚,张书申,田俊芹. 邢抗系列抗虫玉米品种(系)的特性鉴定及分析[J]. 河北农业科学,2004,8(4):64-67.
- [10] Saghai-Maroo M A, Soliman K L, Jorgensen R A, et al. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics [J]. Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 1984, 81: 8014-8018.
- [11] Bassam B J, Caetano-Anolles G, Gresshoff P M. Fast and sensitive silver staining of DNA in polyacrylamide gels[J]. Anal Biochem, 1991, 196: 80-83.

(上接第 5 页)

- [12] Lander E S, Green P, Abrahamson J, et al. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations[J]. Genomics, 1987, 1: 174–181.
- [13] Utz, H F, Melchinger A E. PlabQTL: A program for composite interval mapping of QTL[J]. Journal of Agricultural Genomics, 1996, 2: 1–5.
- [14] Edwards M D, Stuber C W, Wendel J F. Molecular–marker–facilitated investigations of quantitative trait loci in maize[J]. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action. Genetics, 1987, 116(1): 113–125.
- [15] Bohn M, Schulz B, Kreps R, et al. QTL mapping for resistance against the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* H.) in early maturing European dent germplasm[J]. Theor. Appl. Genet., 2000, 101: 907–917.
- [16] Krakowsky M D, Brinkman M J, Woodman–Clikeman W L, Lee M. Genetic components of resistance to stalk tunneling by the European corn borer in maize[J]. Crop Sci., 2002, 42: 1309–1315.
- [17] Krakowsky M D, Lee M, Woodman–Clikeman W L, et al. QTL mapping of resistance to stalk tunneling by the European corn borer in RILs of maize population B73 × De811[J]. Crop Sci., 2004, 44: 274–282.
- [18] Schön C C, Lee M, Melchinger A E, et al. Mapping and characterization of quantitative trait loci affecting resistance against second–generation European corn borer in maize with the aid of RFLPs [J]. Heredity, 1993, 70: 648–659.
- [19] Cardinal A J, Lee M, Natalya Sharopova, et al. Genetic mapping and analysis of quantitative trait loci for resistance to stalk tunneling by the European corn borer in maize[J]. Crop Sci., 2001, 41: 835–845.
- [20] Groh S, González–de–León D, Khairallah M M, et al. QTL mapping in tropical maize: III Genomic regions for resistance to *Diatraea* spp. and associated trait in two RIL populations[J]. Crop Sci., 1998, 38: 1062–1072.
- [21] Bohn M, Khairallah M M, Jiang C, et al. QTL Mapping in Tropical Maize: II Comparison of Genomic Regions for Resistance to *Diatraea* spp[J]. Crop Sci., 1997, 37: 1892–1902.
- [22] Klun J A, Tipton C L, Brindley T A. 2,4–dihydroxy–7–methoxy–2H–1,4–benzoxazin–3 (4H)–one (DIMBOA), an active agent in the resistance of maize to the European Corn Borer[J]. J. Econ. Entomol, 1967, 60: 1529–1533.
- [23] Klun J A, Robinson J F. Concentration of two 1,4–benzoxazinones in dent corn at various stages of development of the plant and its relation to resistance of the host plant to the European Corn Borer [J]. J. Econ. Entomol, 1969, 62: 214–220.
- [24] Klun J A, Guthrie W D, Hallauer A R, Russell W A. Genetic nature of the concentration of 2,4–dihydroxy–7–methoxy–2H–1,4–benzoxazin–3 (4H)–one and resistance to the European Corn Borer in a diallel set of eleven maize hybrids[J]. Crop Sci., 1970, 10: 87–90.
- [25] Simcox K D, Weber D F. Location of the benzoxazinless (bx1) locus in maize by monosomic and B–A translocational analysis[J]. Crop Sci., 1985, 25: 827–830.
- [26] 于永涛, 张吉民, 石云素, 等. 利用不同群体对玉米株高和叶片夹角的 QTL 分析[J]. 玉米科学, 2006, 14(2): 88–92.

(责任编辑: 朴红梅)