

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00235

在干旱和正常水分条件下玉米穗部性状 QTL 分析

谭巍巍^{1,2} 李永祥^{2,**} 王 阳^{2,**} 刘 成³ 刘志斋^{2,4} 彭 勃² 王 迪²
张 岩² 孙宝成³ 石云素² 宋燕春² 杨德光^{1,*} 王天宇² 黎 裕^{2,*}

¹ 东北农业大学农学院, 黑龙江哈尔滨 150030; ² 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ³ 新疆农业科学院粮食作物研究所, 新疆乌鲁木齐 830000; ⁴ 西南大学农学院, 重庆 400716

摘 要: 穗部性状与产量密切相关, 因此对其进行遗传剖析可为玉米高产育种提供理论基础, 尤其是对干旱胁迫下的稳产有重要意义。本研究以玉米骨干亲本黄早四分别与自交系掖 478 和齐 319 进行杂交, 构建了两套 F_{2:3} 群体(分别记为 Y/H 和 Q/H)。在正常水分灌溉和干旱胁迫下对穗长、穗粗、轴粗、穗行数、行粒数、穗粒重和穗重等 7 个穗部性状进行了表型鉴定, 采用基于混合线性模型的单环境分析和相同处理水平的联合分析方法进行了 QTL 分析。结果表明, 在干旱胁迫下, 2 个群体的亲本及 F_{2:3} 家系的各性状值均低于正常水分条件, 且穗粒重与穗长、穗重、穗粗呈正相关。在干旱胁迫下和正常水分条件下, 通过两种检测方法共定位到 75 个玉米穗部性状 QTL, 其中 Y/H 群体共定位了 20 个 QTL, 分布在第 1、第 2、第 5、第 6、第 7、第 10 染色体上; Q/H 群体共定位了 55 个 QTL, 分布在第 2、第 3、第 4、第 5、第 6、第 7、第 9、第 10 染色体上; 但是在干旱条件下两群体分别只检测到 4 个和 19 个 QTL, 明显低于正常水分条件下检测到的 QTL 数目。通过联合分析只检测到 3 个 QTL 与环境发生显著互作和 6 对 QTL 存在上位性互作效应, 说明玉米穗部性状的遗传基础较为复杂。同时还发现, Y/H 群体在正常灌溉与干旱条件下检测到 2 个一致性的 QTL, 分别是 *qKRE1-5-1* 和 *qKRE1-7-1*, 对表型变异解释的变化范围是 6.15%~19.48%; Q/H 群体检测到 3 个一致性 QTL, 分别是 *qKRE2-5-1*、*qGW2-10-1* 和 *qKRE2-3-1*, 对表型变异解释的变化范围是 7.14%~16.65%, 说明这些 QTL 受环境影响较小, 能够稳定遗传, 可以作为分子标记辅助选择的候选区间应用于玉米穗部性状抗旱性改良。

关键词: 玉米; 穗部性状; 干旱胁迫; QTL 分析

QTL Mapping of Ear Traits of Maize under Different Water Regimes

TAN Wei-Wei^{1,2}, WANG Yang^{2,**}, LI Yong-Xiang^{2,**}, LIU Cheng³, LIU Zhi-Zhai^{2,4}, PENG Bo², WANG Di², ZHANG Yan², SUN Bao-Cheng³, SHI Yun-Su², SONG Yan-Chun², YANG De-Guang^{1,*}, WANG Tian-Yu², and LI Yu^{2,*}

¹ College of Agronomy, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; ² Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ³ Institute of Food Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830000, China; ⁴ Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract: Ear traits are closely associated with maize yield. Therefore, genetic dissection of ear traits can provide clues to maize high-yield breeding and is especially important in breeding for drought tolerance. In this study, seven ear related traits including ear length (EL), ear diameter (ED), row number (KRN), kernel number per row (KRE), grain yield per ear (GW), cob diameter (AD) and weight per ear (EW), were investigated using two sets of F_{2:3} populations, which were derived from crosses of Ye478×Huangzaosi (Y/H) and Qi319×Huangzaosi (Q/H), respectively. The two populations were evaluated under different water conditions in Xinjiang in 2007 and 2008. The results showed that those ear traits under drought were phenotypically lower than those under normal water regime and ear length, ear diameter, weight per ear had positive correlation with GW. A total of 75 QTL were identified under different water regimes using mixed linear model with two methods of single-experiment analysis and water regime joint analysis, including 20 QTLs for Y/H and 55 QTLs for Q/H. The QTL detected in Y/H were located on chromosome 1,

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2011CB100100, 2009CB118401), 国家高技术研究发展计划(863 计划)项目(2006AA10Z188, 2009AA10AA03)和国家自然科学基金重点项目(30730063)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 杨德光, E-mail: ydgl@tom.com; 黎裕, E-mail: yuli@mail.caas.net.cn, Tel: 010-62131196

第一作者联系方式: E-mail: weiwei20098@yeah.net, wan791109@163.com ** 与第一作者同等贡献

Received(收稿日期): 2010-06-13; Accepted(接受日期): 2010-09-25.

2, 5, 6, 7, and 10, and the QTL detected in Q/H were distributed on chromosome 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, and 10. However, only four and nineteen QTLs were identified in the two populations under drought stress respectively, significantly lower than that detected under normal water regime. Meanwhile, in the joint analysis, only three QTLs had significant interaction with environments and six QTLs had epistatic interaction, showing that the genetic feature of ear traits was complex. In Y/H, two congruent QTLs, *qKRE1-5-1* and *qKRE1-7-1*, were detected under different water levels, with the phenotypic contribution from 6.15% to 19.48%, while in Q/H, three congruent QTLs, *qKRE2-5-1*, *qGW2-10-1*, and *qKRE2-3-1*, were detected under different water levels, with the phenotypic contribution from 7.14% to 16.65%. These results implied that these QTL were little influenced by environment and could stably expressed, which might be used in marker-assisted selection.

Keywords: Maize; Ear traits; Drought stress; Quantitative trait loci

近几年,我国玉米的播种总面积已超过水稻,成为第一大农作物,玉米生产在维护粮食安全、促进工业及畜牧业发展中都具有举足轻重的作用。玉米生产受各种生物与非生物胁迫的制约,据统计,每年因干旱和水资源不足所导致的产量损失近 20%~30%,干旱已成为影响玉米生产最重要的非生物胁迫因子^[1]。从中国玉米的生产布局来看,近 80% 玉米种植主要分布在北方春播玉米区、黄淮海夏播玉米区以及西南丘陵玉米区,这些地区都存在着灌溉水资源严重不足的特点,生产中更多的是依靠自然降雨^[2]。因此增强玉米的抗旱能力已经成为我国玉米生产所面临的亟待解决问题之一。随着分子生物学技术的快速发展,尤其是分子标记技术的广泛应用,为干旱胁迫下产量相关性状的遗传剖析提供了一种途径,不仅可以发掘出控制目标性状的染色体区段,而且对于表型贡献率较大的区间,还可通过精细定位和图位克隆进行深入的遗传研究,为抗旱分子育种奠定基础。

玉米穗部相关性状在玉米产量构成中具有突出的作用。研究发现,玉米产量与穗长、穗粗、轴粗、穗行数、行粒数、穗重以及穗粒重等性状存在极显著或显著相关性^[3-5],因此,穗部性状在很大程度上决定了玉米的产量表现。玉米穗部性状在不同的干旱胁迫条件下,表现出较大的遗传变异^[6],因此检测和鉴定控制玉米穗部相关性状的定量性状位点(QTL)对提高玉米产量以及改良抗旱性均具有重要的指导意义。因此许多学者对玉米穗部性状进行了遗传剖析,并定位了一些与产量相关的 QTL,如 Frova 等^[7]在干旱和正常水分条件下分别定位到 6 个穗长 QTL 和 4 个穗重 QTL; Guo 等^[8]在干旱条件下在第 6、第 7、第 10 染色体上分别检测到 1 个与穗行数相关的 QTL,对表型的总贡献率为 5.7%; Lu 等^[9]利用综 3×87-1 组合的重组近交系(RIL)群体在干旱和正常灌溉条件下检测到 5 个一致性 QTL,分别与穗长、行粒数及穗重相关。通过整合比较以往的

这些研究结果不难发现,由于穗部相关性状的遗传力较低,受环境影响较大,且各个试验所用的材料、统计方法和群体大小等互不相同,致使不同研究检测出的 QTL 数目和座位存在较大差异,尤其是在干旱条件下这些差异更为明显,很难直接应用于玉米的抗旱育种。因此在相同或具有共性的遗传背景下进行玉米穗部相关性状的 QTL 定位分析,并进行正常水分与干旱定位结果的对比研究,可以为深入研究玉米的抗旱基因调控机制、开展抗旱育种提供更为有力的帮助。本研究以中国典型的优良玉米自交系黄早四为公共亲本,分别与掖 478 和齐 319 杂交和自交,构建了 2 套 $F_{2:3}$ 群体,作为研究材料,在干旱和正常灌溉条件下,通过两年的田间试验,对穗长、穗粗、轴粗、穗行数、行粒数、穗重和穗粒重等 7 个目标性状进行了 QTL 分析,剖析其遗传特性,以期这些性状在玉米的抗旱性改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 作图群体构建

以适应性广泛、综合性状优良、配合力高的玉米骨干亲本黄早四为基础材料,分别与优良玉米自交系掖 478 和齐 319 进行杂交,最终构建了 2 个 $F_{2:3}$ 家系,其中掖 478×黄早四的 $F_{2:3}$ 群体(Y/H)包括 235 个家系,而齐 319×黄早四的 $F_{2:3}$ 群体(Q/H)包括 230 个家系。

1.2 田间试验及统计分析

2007 和 2008 年,在新疆农业科学院乌鲁木齐试验场对两套 $F_{2:3}$ 家系及其亲本进行干旱胁迫和正常灌溉处理。干旱胁迫处理中,从出苗到开花前 15 d 每隔 10 d 左右进行一次灌溉,花期前 15 d 时停水,使植株在开花期遇上干旱胁迫,花期结束后灌浆期灌溉 2 次以保证籽粒形成。正常灌溉条件下,除自然降雨外,水分不足时就进行一次灌水。单行区,行长 4 m,株距 30 cm,行距 60 cm,设 2 次重复。成熟后每行收获 5 株果穗用于穗部相关性状的考察,所

考察的性状包括穗长、穗粗、轴粗、穗行数、行粒数、穗重和穗粒重等 7 个性状, 考察的标准参照石云素等制定的《玉米种质资源描述规范和数据标准》^[10] 进行。对 Y/H 群体穗部相关性状的数据分析时, 只包括了目标性状在 2008 年的表型数据。数据统计分析是采用 SAS 软件 Version 8.1 (SAS Institute 2000) 中的 GLM 模块进行 7 个穗部性状的方差分析, 利用 CORR 模块计算这些性状之间及其与产量之间的 Pearson 相关系数, 并对这些相关系数进行统计检验。应用随机模型^[11]来估计广义遗传力: 广义遗传力(h^2)=基因型方差(V_G)/表型方差(V_P) $\times 100\%$, 表型方差(V_P)=基因型方差(V_G) + 环境方差(V_E)。

1.3 遗传连锁图的构建及 QTL 定位

根据玉米数据库(<http://www.maizegdb.org/>)的遗传图谱信息, 从中挑选出覆盖玉米全基因组的 SSR 标记进行亲本间多态性引物的筛选, 利用筛选出的 159 对和 194 对共显性标记分别对 Y/H 群体和 Q/H 群体进行遗传连锁作图, 应用的 QTL 作图软件是 Mapmaker Version 3.0 (LOD>3.0)^[12]。

利用基于线性混合模型的 Network 2.0 作图软件^[13], 对 7 个穗部性状进行 QTL 定位和遗传效应分析。在进行 QTL 定位分析时, 采用 2 种不同的分析策略, 即单环境分析与联合分析, 其中联合分析又包括正常灌溉下的联合分析与干旱处理下的联合分析。为确定显著 QTL, F 值的阈值利用排列检验方法, 在 $\alpha = 0.01$ 显著水平下进行 1 000 次的随机性检验。QTL 的效应值采用贝叶斯方法^[14]估算。基因互作方式根据 Stuber 等^[15]的标准进行判断, 即当显性效应与加性效应的绝对值之比在 0~0.2 时定义为加性(A), 在 0.2~0.8 范围内定义为部分显性(PD), 0.8~1.2 范围内定义为显性(D), 大于 1.2 定义为超显性(OD)。定位到的 QTL 位点, 则按照 McCouch 等^[16]提出的原则进行命名, 即 q+性状名称缩写+群体代码+染色体名称+QTL 在染色体上序号。在本研究中, 群体代码 1 代表 Y/H, 2 代表 Q/H。

2 结果与分析

2.1 穗部性状的表型分析

从表 1 可以看出, 在正常水分条件下 2 个群体穗部性状整体表现均好于干旱胁迫, 两种不同水分处理条件下的各性状值间存在着极显著或显著差异。方差分析表明, 在同一年的相同水分处理条件下, 2 个群体重复间差异不显著, 而家系间各性状表现存

在极显著差异。亲本掖 478 的穗长、轴粗、穗重和穗粒重在正常水分条件和干旱条件下的变化范围大于黄早四, 而齐 319 的穗长、穗粗、穗重和穗粒重的变化范围也大于黄早四, 表明黄早四对干旱胁迫的敏感程度小于掖 478 和齐 319。广义遗传力分析表明(表 2), 在干旱条件下两群体穗部各性状之间的遗传力大小不一, 在 Y/H 群体中, 穗行数的遗传力最高, 为 64.7%, 而穗粗遗传力最低, 为 48.4%; 在 Q/H 群体中, 轴粗的遗传力最高, 为 51.5%, 穗重的遗传力最低, 为 39.0%。

7 个穗部性状的相关分析结果显示, 在 Y/H 群体中, 两种水分处理条件下, 穗粒重与穗粗、穗重及穗长呈极显著或显著正相关; 在干旱条件下穗粒重与轴粗呈负相关($P < 0.01$)。在 Q/H 群体中, 2 种水分处理条件下, 穗粒重与其他 6 个性状均存在极显著正相关, 而在正常灌溉条件下穗粒重与轴粗、行粒数相关不显著。两群体中行粒数与穗长呈显著或极显著正相关, 穗行数与轴粗极显著负相关或相关性不显著(表 3)。

2.2 遗传图谱的构建

在 Y/H 群体中, 一共有 159 个共显性 SSR 标记表现出稳定的多态性, 利用这些标记所构建连锁图谱总长 3 168.90 cM, 平均间距为 20.19 cM, 标记间距较大的区域主要集中在第 3、第 5、第 7、第 10 染色体上。在 Q/H 群体中, 194 个多态性 SSR 标记所构建的连锁图谱总长为 2 493.70 cM, 标记间的平均间距为 12.8 cM, 标记区间较大的区域主要集中在第 3、第 4、第 10 染色体上。

2.3 单环境下的穗部性状 QTL 定位

在正常灌溉条件下, Y/H 群体的 7 个目标性状除行粒数没有检测到 QTL 外, 其余 6 个性状共检测到 10 个 QTL(表 4 和图 1)。其中穗行数检测到 4 个 QTL, 分布在第 5、第 6、第 7、第 10 染色体上, 解释表型变异率为 5.32%~14.38%, 以 *qKRE1-5-1* 对表型的贡献率最大, 基因互作方式是部分显性, 增效等位基因来源于黄早四; 穗粒重和穗重各检测到 1 个 QTL, 均位于第 1 染色体上, 解释的表型变异分别是 10.04%、11.28%, 增效等位基因均来自于掖 478。轴粗在 2007 和 2008 年各检测到 1 个 QTL, 分别位于第 2、第 5 染色体上(表 4 和图 1), 对表型变异的贡献率分别是 6.17%和 7.82%, 基因作用方式以加性效应为主, 增效等位基因分别来自掖 478 和黄早四(表 4); 穗长和穗粗也各检测到 1 个 QTL, 分别位于第

表 1 干旱和正常条件下亲本和 F_{2:3} 家系穗部性状的表现
Table 1 Performance of ear traits for the parents and the F_{2:3} families under drought and normal water conditions

环境 Environ	性状 Trait	亲本 Parent		Y/H F _{2:3} 群体 F _{2:3} family		
		掖 478 Ye478	黄早四 Huangzaosi	平均值 Mean	最小值 Min	最大值 Max
正常灌溉 Normal condition (8th Jul)	穗长 EL (cm)	14.98 a/15.08 a	12.63 b/13.26 b	15.56±1.20 A/15.33±1.66 A	7.81/8.00	22.8/20.45
	穗粗 ED (cm)	4.04 a/4.13 a	4.30 a/4.19 a	4.71±0.80 A/4.2±0.34 B	3.30/2.25	4.90/6.35
	轴粗 AD (cm)	2.78 a/2.80 a	3.15 a/2.94 a	2.96±0.52 A/2.76±0.25 B	1.40/1.40	3.40/3.35
	穗行数 KRE	13.20 a/12.70 a	12.70 a/12.31 a	12.60±1.36 A/12.15±1.39 B	9.60/8.40	17.80/16.80
	行粒数 KRN	26.50 A/24.60 A	23.40 A/21.89 AB	28.86±3.16 A/27.48±3.88 B	19.70/14.13	41.40/37.70
	穗重 EW (g)	98.45 A/101.20 A	89.76 B/88.68 B	133.18±30.61 A/101.86±22.49 B	80.11/33.21	209.42/166.96
	穗粒重 GW (g)	84.58 A/79.37 A	78.68 A/70.08 A	108.28±24.85 A/84.06±19.98 B	65.10/22.62	265.55/139.50
干旱胁迫 Drought condition (8th Jul)	穗长 EL (cm)	— /13.00 b	— /11.92 b	— /12.19±2.81 B	— /20.85	— /1.00
	穗粗 ED (cm)	— /3.68 b	— /3.69 b	— /3.66±0.56 C	— /2.48	— /6.40
	轴粗 AD (cm)	— /2.51 a	— /2.87 a	— /2.62±0.65 C	— /0.88	— /7.13
	穗行数 KRE	— /11.55 a	— /11.68 a	— /11.54±1.29 C	— /11.00	— /36.00
	行粒数 KRN	— /19.73 B	— /16.09 C	— /21.00±4.67 C	— /8.00	— /16.00
	穗重 EW (g)	— /56.60 C	— /45.18 C	— /48.91±17.34 C	— /6.50	— /90.59
	穗粒重 GW (g)	— /31.12 B	— /33.58 B	— /61.40±0.68 C	— /0.13	— /3.48

环境 Environ	性状 Trait	亲本 Parent		Q/H F _{2:3} 群体 F _{2:3} familiy		
		齐 319 Qi319	黄早四 Huangzaosi	平均值 Mean	最小 Min	最大值 Max
正常灌 Normal condition (8th Jul)	穗长 EL (cm)	11.51 B/14.38 A	11.92 B/12.00 B	12.01±2.02 C/15.81±1.84 A	8.60/9.45	26.52/19.60
	穗粗 ED (cm)	4.04 a/4.10 a	4.07 a/3.98 a	4.36±0.49 A/3.93±0.30 C	2.85/3.41	5.45/5.15
	轴粗 AD (cm)	2.57 B/3.13 A	2.26 B/2.88 A	2.53±0.22 D/3.28±0.25 A	1.90/2.60	3.20/4.20
	穗行数 KRE	12.73 B/12.68 B	13.40 A/12.80 B	13.34±1.24 B/14.00±1.17 A	11.20/9.80	18.25/17.80
	行粒数 KRN	17.28 B/16.98 B	20.90 A/22.20 A	24.98±3.46 B/25.97±3.84 A	13.90/13.10	32.90/34.20
	穗重 EW (g)	72.76 A/65.46 A	73.53 A/80.82 A	104.48±30.43 A/96.88±28.07 B	11.60/23.50	188.50/170.90
	穗粒重 GW (g)	51.93 A/52.02 A	57.24 A/62.82 A	76.68±23.56 A/73.03±22.16 A	5.20/11.10	143.80/129.40
干旱胁迫 Drought condition (8th Jul)	穗长 EL (cm)	9.81 C/9.52 C	10.89 BC/11.60 B	13.43±2.08 B/12.61±5.06 C	8.45/7.83	20.60/18.75
	穗粗 ED (cm)	3.65 b/3.27 b	3.69 b/3.50 b	4.15±0.38 B/3.57±1.42 C	2.75/1.30	5.67/5.75
	轴粗 AD (cm)	2.46 B/2.50 B	2.87 A/2.75 A	2.92±0.30 B/2.79±1.20 C	1.90/1.00	4.29/4.00
	穗行数 KRE	12.80 B/11.70 C	11.68 C/10.50 C	13.86±1.26 B/12.66±4.90 C	11.00/9.00	17.20/16.35
	行粒数 KRN	17.93 B/16.95 B	16.09 C/14.00 C	22.59±3.83 C/19.25±8.00 D	10.17/9.67	35.00/33.00
	穗重 EW (g)	42.50 B/29.45 B	33.40 B/39.80 B	64.29±18.48 C/46.60±16.65 D	9.34/3.95	164.90/76.55
	穗粒重 GW (g)	34.58 B/27.69 B	30.58 B/30.07 B	55.90±17.87 B/36.63±22.10 C	12.50/16.72	149.17/99.70

A、B、C 表示在 $P<0.01$ 水平下差异显著; a、b、c 表示在 $P<0.05$ 水平下差异显著; Y/H: 掖 478 与黄早四杂交组合的群体, Q/H: 齐 319 与黄早四杂交组合的群体。
A or B or C indicate significant difference at $P<0.01$; a or b or c indicate significant difference at $P<0.05$. EL: ear length; ED: ear diameter; AD: cod diameter; KRE: row number per ear; KRN: kernel number per row; EW: ear weight; GW: grain weight; Y/H: the population of Ye478×Huangzaosi; Q/H: the population of Qi319×Huangzaosi.

1、第 5 染色体上, 能解释 8.00%、18.21% 的表型变异, 基因作用方式是以加性效应为主, 增效等位基因分别来自于掖 478 和黄早四。
在干旱胁迫条件下, Y/H 群体 7 个穗部性状只检测到 4 个 QTL, 其中穗行数检测到 3 个 QTL, 分布在第 5、第 6、第 7 染色体上, 表型贡献率的变异范

围 6.15%~19.48%, 其中以位于第 5 染色体上的 *qKRE1-5-1* 对表型的贡献率最大, 增效等位基因来源于黄早四, 基因作用方式是部分显性; 穗重在干旱条件下检测到 1 个 QTL, 位于第 1 染色体上, 对表型的贡献率为 12.26%, 增效等位基因来源于掖 478。

表 2 联合分析中 2 个 F_{2:3} 群体穗部相关性状的偏度、峰度及遗传力Table 2 Skewness, kurtosis, and broad sense heritability of ear traits for the two F_{2:3} populations by joint analysis

环境 Environ	性状 Trait	Y/H 群体 Y/H population			Q/H 群体 Q/H population		
		偏度	峰度	遗传力 h^2 (%)	偏度	峰度	遗传力 h^2 (%)
		Skewness	Kurtosis	Broad sense heritability	Skewness	Kurtosis	Broad sense heritability
正常水分条件 Normal condition	穗长 EL	-0.65	2.94	57.4	0.24	2.27	64.2
	穗粗 ED	-0.23	4.87	50.6	0.1	1.02	62.7
	轴粗 AD	1.04	2.67	54.2	0.15	-0.80	52.8
	穗行数 KRE	0.27	0.35	69.7	0.12	0.24	73.6
	行粒数 KRN	0.04	0.75	63.8	-0.37	0.30	68.1
	穗重 EW	1.01	4.70	59.5	-0.03	-0.04	70.1
	穗粒重 YW	0.83	3.60	41.3	-0.15	-0.16	78.3
干旱胁迫条件 Drought condition	穗长 EL	-0.78	0.82	56.9	0.21	0.08	49.5
	穗粗 ED	1.74	5.10	48.4	-0.14	1.40	39.8
	轴粗 AD	-0.41	3.60	56.2	-0.18	2.90	51.5
	穗行数 KRE	0.41	0.45	64.7	-0.04	-0.18	47.1
	行粒数 KRN	0.18	-0.41	61.1	-0.02	-0.24	46.4
	穗重 EW	-0.13	-0.96	55.4	0.56	-0.51	39.0
	穗粒重 YW	0.46	-0.29	51.0	0.67	1.97	47.7

缩写同表 1。Abbreviations as in Table 1.

表 3 玉米穗部性状的相关分析

Table 3 Correlation analysis of ear traits in maize

	穗长 EL	穗粗 ED	轴粗 D	穗行数 KRE	行粒数 RN	穗重 EW	穗粒重 GW
(Y/H 群体)							
穗长 EL	1	0.29***/-0.18**	0.18**/-0.4***	-0.06/0	0.69***/0.36***	0.52***/0.12	0.49***/0.17*
穗粗 ED	0.29***/0.28***	1	0.68***/0.81***	0.57***/0.09	0.03/0.27***	0.30***/-0.50***	0.25**/0.35***
轴粗 AD	0.18**/0.19***	0.66***/0.62***	1	-0.48***/-0.29***	0.09/0.66***	0.22**/-0.47***	0.09/-0.25**
穗行数 KRE	-0.06/0.14*	0.04/0.10	-0.08/0	1	-0.11/0.66***	0.69***/0.09	0.71***/-0.07
行粒数 KRN	0.69**/0.65***	0.57***/0.47***	0.47***/0.45	-0.11/0.20**	1	0.69***/0.09	0.71***/-0.07
穗重 EW	0.52***/0.43***	0.31***/0.35***	0.22**/0.22***	0.69***/0.59***	0.16*/0.33***	1	0.93***/0.52***
穗粒重 GW	0.49***/0.45***	0.26***/0.30***	0.10/0.30***	0.71***/0.57***	0.11/0.31***	0.93***/0.55***	1
(Q/H 群体)							

*, **, ***表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平下呈显著或极显著相关；斜线左边是正常水分条件下的相关系数，斜线右边干旱胁迫条件下的相关系数：Y/H：掖 478 与黄早四杂交组合的群体，Q/H：齐 319 与黄早四杂交组合的群体。缩写同表 1。

*, **, ***: significant difference at $P<0.05$, $P<0.01$, and $P<0.001$, respectively; left of slash indicates the correlation coefficients at normal water condition, and right of slash indicates the correlation coefficients under drought stress; Y/H: the population of Ye478×Huangzaosi, Q/H: the population of Qi319×Huangzaosi. Abbreviations as in Table 1.

Q/H 群体的 7 个目标性状在正常灌溉条件下两年共检测到 18 个 QTL，主要分布在第 5、第 7、第 10 染色体上，解释的表型变异范围是 6.46%~15.63% (表 5 和图 2)。其中穗长仅在 2008 年检测到 1 个 QTL (*qEL2-10-1*)，位于第 10 染色体上，基因互作方式是部分显性，对表型的贡献率为 15.63%，增效等位基因来自于齐 319；穗粗共检测到 2 个 QTL，分别位于第 5、第 10 染色体上，对表型的贡献率分别是 8.7%、10.4%，增效等位基因均来自于齐 319。轴粗在 2007

和 2008 年各检测到 2 个 QTL，分布在第 2、第 5、第 7 染色体上，以加性效应为主要基因作用方式，对表型的贡献率 7.10%~14.60%。穗行数共检测到 3 个不同的 QTL，分别位于第 3、第 4、第 5 染色体上，以 *qKRE2-5-1* 和 *qKRE2-3-1* 对表型的贡献率最大，均超过 10%，增效等位基因均来源于齐 319，且 *qKRE2-3-1* 在两年均被检测到。穗粒重共检测到 2 个不同 QTL，且在两年中均连续被检测到，分别位于第 7、第 10 染色体上，对表型的贡献率为 6.46%~

13.10%，基因作用方式以超显性及显性效应为主，增效等位基因分别来自于齐 319 和黄早四。行粒数在 2007 和 2008 年分别检测到 1 个 QTL，均位于第 7 染色体上，基因作用方式均为加性效应，对表型的贡献率分别是 11.8%、10.01%。穗重只在 2008 年检测到 1 个 QTL，位于第 7 染色体上，对表型的贡献率是 11.8%，增效等位基因来源于黄早四。

Q/H 群体的 7 个穗部性状在干旱胁迫条件下共检测到 10 个 QTL，不均匀地分布在第 2、第 3、第

6、第 9、第 5、第 10 染色体上，解释的表型变异范围是 5.71%~16.65% (表 5 和图 2)。其中穗长在干旱条件下检测到 2 个 QTL，分别位于第 2、第 9 染色体上，对表型的贡献率分别是 9.03%、7.87%。穗粗、轴粗在 2007 和 2008 年各定位到 1 个 QTL，均分布在第 5 染色体上，对表型的贡献率是 12.12%和 11.22%，增效等位基因均来自于齐 319。穗行数两年共检测到 3 个 QTL，分布在第 3、第 5、第 6 染色体上，对表型的贡献率是 5.72%~12.68%。行粒数共定

表 4 在正常灌溉和干旱胁迫条件下 Y/H 群体穗部性状 QTL 定位结果
Table 4 QTL detected for seven ear traits under different water conditions in the Y/H population

性状 Trait	QTL	Bin	标记区间 Interval	位置 Position	置信区间 Range	A	D	基因作用方式 Gene action	贡献率 h^2
2007 年正常水分条件 Single environment analysis for normal condition in 2007									
轴粗 AD	<i>qAD1-2-1</i>	2.05	umc1003–umc1535	123.1	54.6–130.9	0.2	0.01	A	6.17
穗重 EW	<i>qEW1-1-1</i>	1.1	umc1009–umc1331	474.8	448.9–482.8	14.7	0.03	A	11.28
穗行数 KRE	<i>qKRE1-5-1</i>	5.04	umc2066–bnlg2323	43.3	39.3–52.8	–0.8	–0.33	PD	14.38
	<i>qKRE1-6-1</i>	6.05	nc013–phi299852	200.1	181.1–239.1	0.5	0.01	A	5.32
	<i>qKRE1-7-1</i>	7.02	umc1016–bnlg1094	18.0	8.0–26.7	0.5	0.02	A	6.16
	<i>qKRE1-10-1</i>	10.03	umc1336–umc2016	184.7	176.7–197.3	0.6	0.31	PD	8.84
穗粒重 GW	<i>qGW1-1-1</i>	1.1	umc1009–umc1331	474.8	449.9–484.8	11.3	0.40	A	10.04
2008 年正常水分条件 Single environment analysis for normal condition in 2008									
穗长 EL	<i>qEL1-1-1</i>	1.06	umc2236–bnlg1556	291.2	260.5–310.2	0.7	0.03	A	8.00
穗粗 ED	<i>qED1-5-1</i>	5.06	mmc0481–bnlg1847	137.2	123.2–152.2	–0.2	0.02	A	18.21
轴粗 AD	<i>qAD1-5-1</i>	5.05	mmc0081–mmc0481	96.7	76.1–111.7	–0.1	—	A	7.82
正常水分条件下联合分析 Joint environment analysis for normal condition									
轴粗 AD	<i>qAD1-2-1</i>	2.05	umc1003–umc1535	123.1	103.4–129.9	0.1	—	A	3.53
AE1=5.32	AE2= –5.3		h^2 (AE1%)=6.94%		h^2 (AE2%)=6.94%				
穗行数 KRE	<i>qKRE1-5-1</i>	5.04	umc2066–bnlg2323	43.3	25.2–50.8	–0.6	–0.30	PD	10.91
	<i>qKRE1-7-1</i>	7.02	bnlg1094–umc2057	20.7	20–26.7	0.5	—	A	6.58
	<i>qKRE1-10-1</i>	10.03	umc2016–umc1053	191.3	178.7–197.3	0.4	0.30	PD	5.41
穗重 EW	<i>qEW1-1-1</i>	1.1	umc1009–umc1331	474.8	453.3–483.3	6.5	—	A	4.08
穗粒重 GW	<i>qGW1-1-1</i>	1.1	umc1009–umc1331	474.8	447.9–483.8	5.8	—	A	5.42
AE1=4.1	AE2= –4.1		h^2 (AE1%)=5.72%		h^2 (AE2%)=5.12%				
干旱胁迫条件下 Single environment analysis for water-stressed condition									
穗行数 KRE	<i>qKRE1-5-1</i>	5.04	umc2066–bnlg2323	43.3	39.3–49.8	–0.8	–0.50	PD	19.48
	<i>qKRE1-6-2</i>	6.05	bnlg2249–nc012	146.3	137.9–171.1	0.6	0.30	PD	7.67
	<i>qKRE1-7-1</i>	7.02	umc1016–bnlg1094	18.0	8.0–26.7	0.5	–0.10	A	6.15
穗重 EW	<i>qEW1-1-2</i>	1.06	umc2236–bnlg1556	285.2	263.5–297.2	1.9	8.30	D	12.26

AE1、AE2 表示 2007、2008 年正常水分条件下 QE 互作效应; h^2 (AE1%)、 h^2 (AE2%)表示互作效应对表型的贡献率; —: 表示在 $P<0.05$ 水平下, 加性或显性效应值不显著。缩写同表 1。

AE1, AE2: QTL×environment interaction (QE interaction) in normal water condition of 2007 and 2008, respectively; h^2 (AE1%), h^2 (AE2%): the phenotypic contribution of QE interaction under normal water condition of 2007 and 2008, respectively; —: additive or dominant effect was not significantly different at $P<0.05$. Abbreviations as in Table 1.

表 5 在正常灌溉和干旱胁迫条件下 Q/H 群体穗部性状 QTL 的定位结果
Table 5 QTL detected for seven ear traits under different water conditions in the Q/H population

性状 Trait	QTL	Bin	标记区间 Interval	位置 Position	置信区间 Range	A	D	基因作用方式 Gene action	贡献率 $h^2(\%)$
2007 年正常水分条件下 Single environment analysis for normal condition in 2007									
轴粗 AD	<i>qAD2-2-1</i>	2.06	umc1080–bnlg1329	231.4	224.7–238.4	–0.1	—	A	14.60
	<i>qAD2-5-1</i>	5.02	bnlg565–umc2296	70.7	52.7–85.7	0.1	—	A	11.80
穗行数 KRE	<i>qKRE2-3-1</i>	3.07–3.08	umc1489–mmc0251	247.8	236.1–259.6	0.5	—	A	7.14
	<i>qKRE2-4-1</i>	4.08	umc2405–bnlg572	209.2	191.9–221.2	0.5	0.1	PD	8.70
	<i>qKRE2-5-1</i>	5.05	mmc0081–phi333597	180.3	174.6–185.3	0.6	–0.1	A	10.36
行粒数 KRN	<i>qKRN2-7-1</i>	7.03	bnlg1305–bnlg339	259.2	247.8–265.2	1.7	0.2	A	11.80
穗粒重 GW	<i>qGW2-7-1</i>	7.02	bnlg1094–bnlg1579	19.8	15.5–30.8	6.4	7.9	OD	6.46
	<i>qGW2-10-1</i>	10.03–10.04	umc1053–phi062	90.1	82.1–96.3	–9.6	9.6	D	12.38
2008 年正常水分条件下 Single environment analysis for normal condition in 2008									
穗长 EL	<i>qEL2-10-1</i>	10.03	umc1337–umc1179	47.5	33.5–61.4	0.8	0.7	PD	15.63
穗粗 ED	<i>qED2-5-1</i>	5.04	umc1332–umc1171	161.7	154.7–178.6	0.1	0.1	PD	8.71
	<i>qED2-10-1</i>	10.07	umc2172–bnlg1185	230.6	223.6–234.6	0.1	–0.2	OD	10.40
轴粗 AD	<i>qAD2-2-2</i>	2.07	umc2129–phi028289	254.7	245.9–263.7	–0.1	—	A	8.82
	<i>qAD2-7-1</i>	7.02	umc1016–umc1339	8.3	3.0–12.3	–0.1	0.04	PD	7.10
穗行数 KRE	<i>qKRE2-3-1</i>	3.08	mmc0251–umc2174	259.2	247.8–265.2	0.6	–0.6	D	15.56
行粒数 KRN	<i>qKRN2-7-2</i>	7.02	umc1016–umc1339	12.3	3.0–27.8	1.7	0.2	A	10.01
穗重 EW	<i>qEW2-7-1</i>	7.02	bnlg1094–bnlg1579	27.8	15.5–42.5	–10.5	—	A	11.80
穗粒重 GW	<i>qGW2-7-1</i>	7.02	bnlg1094–bnlg1579	27.8	16.5–36.8	9.7	—	A	11.51
	<i>qGW2-10-1</i>	10.03–10.04	phi062–umc1115	94.3	86.1–108.6	–5.8	14.3	OD	13.10
正常水分条件下的联合分析 Joint environment analysis for normal condition									
穗长 EL	<i>qED2-10-1</i>	10.03	umc1337–umc1179	45.5	34.5–67.4	0.7	0.6	D	9.60
穗粗 ED	<i>qED2-2-1</i>	2.06	umc1080–bnlg1329	230.4	224.7–235.4	–0.1	—	A	6.00
	<i>qED2-8-1</i>	8.01	umc1139–bnlg1194	9.0	0.0–19.0	–0.1	–0.2	OD	7.20
轴粗 AD	<i>qAD2-2-1</i>	2.06	umc1080–bnlg1329	232.4	225.7–237.4	–0.1	—	A	10.90
	<i>qAD2-5-1</i>	5.04	umc1990–umc1332	151.3	144.3–163.7	0.1	0.04	PD	3.81
	<i>qAD2-7-1</i>	7.02	umc1016–umc1339	8.3	3.0–13.3	–0.1	0.1	D	3.02
行粒数 KRN	<i>qKRN2-5-1</i>	5.03	umc1731–umc1860	122.2	113.2–131.2	–1.4	—	A	6.90
	<i>qKRN2-7-3</i>	7.03	umc1408–bnlg2271	84.9	79.9–84.9	1.3	0.9	PD	7.83
穗行数 KRE	<i>qKRE2-3-1</i>	3.08	mmc0251–umc2174	256.2	242.8–262.2	0.5	–0.3	PD	10.50
	<i>qKRE2-4-1</i>	4.08	umc2405–bnlg572	215.2	206.2–229.3	0.5	—	A	9.00
	<i>qKRE2-5-1</i>	5.05	mmc0081–phi333597	180.3	175.6–184.3	0.4	—	A	5.41
穗重 EW	<i>qEW2-2-1</i>	2.08	phi328189–bnlg1141	291.1	280.1–302.0	–9.2	6.9	PD	6.04
	<i>qEW2-7-2</i>	7.02	bnlg1094–bnlg1579	30.8	22.8–43.5	11.4	6.0	PD	8.12
	<i>qEW2-8-1</i>	8.06	umc2395–mmc0181	125.8	119.5–134.3	–4.4	8.3	OD	3.04
	<i>qEW2-10-1</i>	10.04	phi062–umc1115	94.3	86.1–98.3	–5.3	14.5	OD	7.41
穗粒重 GW	<i>qGW2-2-1</i>	2.08	phi328189–bnlg1141	291.1	281.1–302.0	–6.8	6.2	D	6.02
	<i>qGW2-7-1</i>	7.02	bnlg1094–bnlg1579	24.8	17.5–32.8	8.0	7.1	D	8.22
	<i>qGW2-10-1</i>	10.03–10.04	phi062–umc1115	92.3	87.1–97.3	–8.1	10.6	OD	11.20
2007 年干旱胁迫条件下 Single environment analysis for water-stressed condition in 2007									
穗长 EL	<i>qEL2-2-1</i>	2.04–2.05	bnlg1613–nc131	168.0	161.0–175.8	0.9	0.4	A	9.03
	<i>qEL2-9-1</i>	9.05	umc2371–umc2345	133.3	122.6–142.3	0.5	1.1	OD	7.87
穗行数 KRE	<i>qKRE2-3-1</i>	3.08	mmc0251–umc2174	252.2	246.8–258.3	0.6	–0.1	A	12.68
	<i>qKRE2-6-1</i>	6.05	umc1250–umc1187	90.5	84.4–100.2	–0.3	0.5	OD	5.72

(续表 5)

性状 Trait	QTL	Bin	标记区间 Interval	位置 Position	置信区间 Range	A	D	基因作用方式 Gene action	贡献率 $h^2(\%)$
行粒数 KRN	<i>qKRN2-2-1</i>	2.04–2.05	bnlg1613–nc131	165.0	159–172.8	1.6	1.6	D	10.27
穗粒重 GW	<i>qGW2-10-1</i>	10.03	umc1381–umc1053	85.1	73.1–90.1	–5.3	8.2	OD	9.49
2008 年干旱胁迫条件下 Single environment analysis for water-stressed condition in 2008									
穗粗 ED	<i>qED2-5-2</i>	5.03	bnlg1700–umc1355	95.4	78.7–103.6	0.3	0.02	A	12.12
轴粗 AD	<i>qAD2-5-1</i>	5.04	umc1990–umc1332	145.3	141.8–152.3	0.2	0.05	PD	11.22
穗行数 KRE	<i>qKRE2-5-1</i>	5.05	mmc0081–phi333597	183.3	177.6–194.3	0.3	0.7	OD	9.04
穗重 EW	<i>qEW2-10-1</i>	10.03–10.04	phi062–umc1115	91.3	87.1–94.3	–9.0	–2.0	PD	16.65
干旱胁迫下的联合分析 Joint environment analysis for water-stressed condition									
穗长 EL	<i>qEL2-2-2</i>	2.03	umc1845–umc2248	125.5	105.6–137.3	0.7	0.5	PD	6.38
穗粗 ED	<i>qED2-5-3</i>	5.03	phi109188–umc1731	110.4	105.4–119.2	0.2	–0.02	A	4.55
AE1=–0.1	$h^2(AE1)=1.17\%$								
轴粗 AD	<i>qAD2-2-2</i>	2.05	nc131–umc1079	169.8	160.0–175.8	–0.1	0.07	PD	6.27
	<i>qAD2-5-1</i>	5.04	umc1990–umc1332	148.3	141.8–158.7	0.1	0.06	PD	5.73
穗行数 KRE	<i>qKRE2-3-1</i>	3.08	mmc0251–umc2174	252.2	247.8–262.2	0.5	–0.07	A	7.55
	<i>qKRE2-5-2</i>	5.04	umc2373–umc2066	140.5	126.2–148.3	0.4	0.3	PD	4.69
行粒数 KRN	<i>qKRN2-2-2</i>	2.04	bnlg1175–bnlg1613	152.7	146.7–158.7	1.2	1.7	OD	5.17
穗重 EW	<i>qEW2-10-1</i>	10.04	umc1053–phi062	87.1	82.1–90.1	–9.1	2.4	PD	1.68

AE1: 表示 2007 年正常水分条件下 QE 互作效应; h^2 (AE1%)表示互作效应对表型的贡献率; —: 表示在 $P<0.05$ 水平下, 加性或显性效应值不显著。缩写同表 1。

AE1: QTL×environment interaction (QE interaction) at normal water condition of 2007; h^2 (AE1%): the phenotypic contribution of QE interaction under normal water condition of 2007 and 2008, respectively; —: additive or dominant effect was not significantly different at $P<0.05$. Abbreviations as in Table 1.

位到 1 个 QTL, 位于第 2 染色体上, 对表型的贡献率是 10.27%, 增效等位基因来源于齐 319。穗粒重和穗重均在第 10 染色体上定位到 1 个 QTL, 对表型变异的贡献率分别是 9.46%和 16.65%, 增效等位基因来源于黄早四。

2.4 联合分析下穗部性状的 QTL 定位

在正常灌溉条件下, 通过联合分析 Y/H 群体 7 个穗部性状共检测到 6 个 QTL, 其中穗行数共检测到的 3 个 QTL, 而轴粗、穗重和穗粒重分别只定位到 1 个 QTL, 对表型的贡献率 3.53%~10.91%。与单环境分析相比, 联合分析中检测到的所有 QTL 在单环境分析中均被定位到相同或相近的染色体区域。而从解释表型变异率的程度上看, 联合分析检测到的 QTL 对表型的贡献率均略低于单环境分析。研究还发现, 只有 *qKRE1-5-1* 在两种方法中对表型变异的解释均超过 10%。除此以外, 还发现 *qAD1-2-1* (在 bin2.05 标记区间 umc1003–umc1535 内)和 *qGW1-1-1* (在 bin1.10 标记区间 umc1009–umc1331 内)与环境存在显著互作效应, 互作效应对表型的贡献率均大于 5% (表 4)。而在 Q/H 群体中 7 个目标性状在联合分析下共检测到 18 个 QTL, 其中轴粗、穗行数、穗重、

穗粒重检测到的 QTL 数目较多(均检测到 3 个或 4 个 QTL), 而穗长检测到的 QTL 最少(仅 1 个), 这些 QTL 主要分布在第 2、第 5、第 7、第 8、第 10 染色体上, 对表型的贡献率是 3.02%~11.20%。与单环境分析相比, 发现有 9 个 QTL 在联合分析也被定位到相近或相同的染色体区段, 其中 *qAD2-2-1*、*qGW2-10-1*、*qKRE2-3-1* 在两种检测方法中的遗传效应均较大, 对表型变异的解释均超过 10%, 且 *qAD2-2-1* 和 *qGW2-10-1* 的增效等位基因来源于黄早四, *qKRE2-3-1* 的增效等位基因则来源于齐 319 (表 5)。研究还发现, 联合分析在第 2、第 8 染色体上定位到的 QTL 数目明显多于单环境分析所定位到的, 且这些 QTL 的增效等位基因主要来源于黄早四。此外, 在正常灌溉联合分析中 Q/H 群体的穗部性状没有发现与环境发生明显互作的 QTL。

在干旱胁迫处理的联合分析中, Q/H 群体 6 个目标性状共检测 8 个 QTL, 其中穗粗和穗行数分别定位到 2 个 QTL, 其余目标性状只检测到 1 个 QTL, 分布在第 2、第 3、第 5、第 10 染色体上, 对表型的贡献率是 1.68%~7.55%。其中有 6 个 QTL 在单环境和联合分析中均被检测, 且在 bin5.03 标记区间 phi109188–

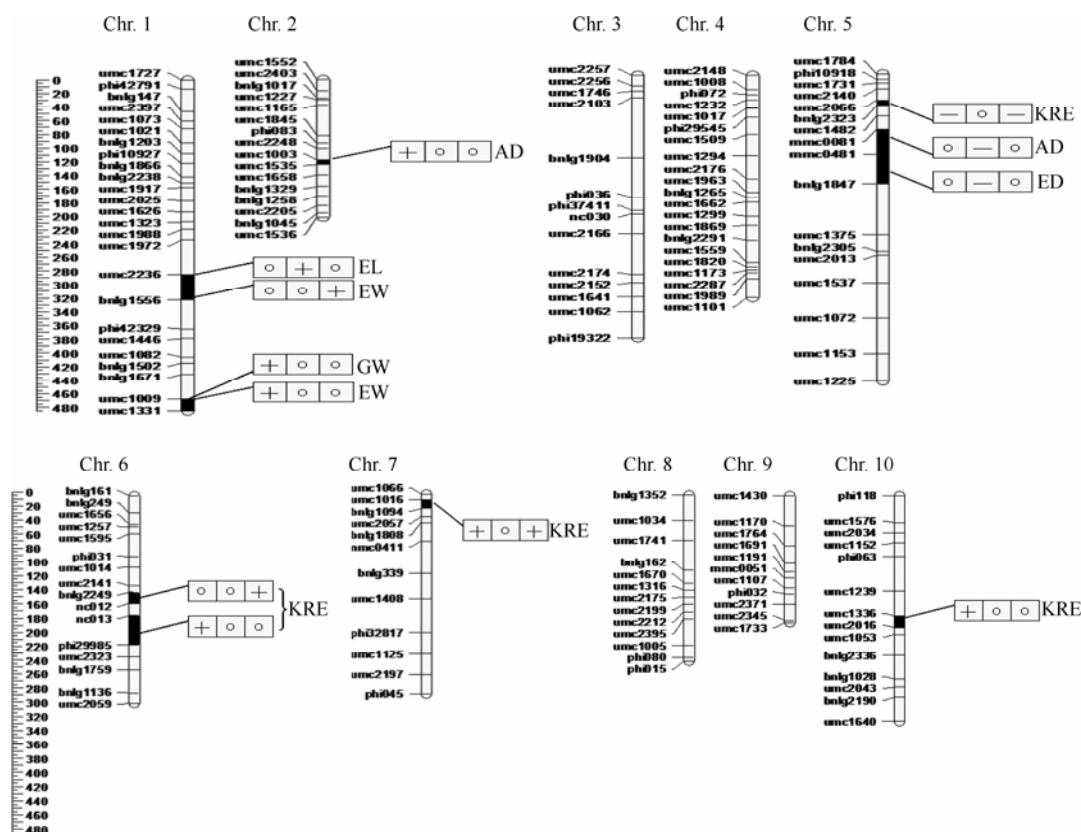


图 1 Y/H 群体的穗部性状 QTL 的分布(单环境分析)

Fig. 1 Locations of QTL for ear traits in the Y/H population by single environment analysis

小方框从左到右分别代表 2007、2008 年正常水分条件及 2008 年干旱胁迫条件; 方框内的“—”表示优良等位基因来源于黄早四, “+”表示优良等位基因来源于亲本掖 478, 0 表示在该环境下没有检测到 QTL。缩写同表 1。

Square from left to right indicates 2007 and 2008's normal water level and 2008's drought stress, respectively. “—” indicates allele from Huangzaosi, “+” indicated allele from YE 478, and 0 indicates that no QTL was detected in the given environment. Abbreviations as in Table 1.

umc1731 内的 *qED2-5-3* 与 2007 干旱环境存在着显著互作效应, 互作效应对表型的贡献率为 1.17% (表 5), 而其他目标性状 QTL 均与环境不存在显著互作。

2.5 穗部性状 QTL 的上位性分析

研究发现, 无论是在灌溉条件或是在干旱条件下, Y/H 群体与 Q/H 在单环境分析中均没有检测到上位性 QTL, 而在正常灌溉条件下的联合分析中共检测到 5 对上位性 QTL。其中在 Y/H 群体中共定位到 2 对与行粒数相关的上位性 QTL, 均位于第 1 染色体上, 分别在标记区间 umc1972–umc2236 与 umc1323–umc1988 及 umc1972–umc2236 与 bnlgl556–phi423298 内, 以加显互作方式为主, 对表型的贡献率分别为 3.19% 和 7.65%; 这 2 对 QTL 都是非主效 QTL 之间的互作, 即当它们单独存在时, 对表型的贡献率均非常小, 几乎检测不到, 只有 2 个 QTL 同时存在时, 共同发挥作用, 从而影响表型性状的变化(表 6)。在 Q/H 群体中, 共检测到 3 对上位性 QTL, 分别与穗行数和轴粗有关。其中与轴粗有关的上位

性 QTL 位于第 5 染色体与第 10 染色体之间, 属于主效与非主效 QTL 之间互作, 即当主效 QTL *qAD2-5-1* (位于 bin5.04, 标记区间 umc1990–umc1332 内) 单独存在时对表型变异的贡献率仅为 3.8%, 而当与另一个 QTL 发生上位性互作, 对表型的贡献率为 6.19% (表 5)。穗行数的 2 对上位性 QTL 分别位于第 1 染色体(phi423298–mmc00481)与第 2 染色体上(phi098–umc1227)及第 4 染色体(umc1164–phi29545)与第 9 染色体上(umc2342–umc2134)之间, 这 2 个 QTL 均属于非主效 QTL 之间的上位性互作, 对表型的贡献率分别为 7.04%、3.27%。而在干旱条件下的联合分析中, 只在 Q/H 群体中检测到 1 对控制穗重的上位性 QTL, 位于第 3 染色体与第 9 染色体上, 标记区间 bnlgl197–umc1489 与 umc1107–umc1519 内, 以加加上位性互作为主, 能解释 2.63% 的表型变异; 并且这对上位性 QTL 还与环境存在显著性互作, 互作类型为加加×环境互作, 其对表型变异的贡献率为 1.57% 和 1.51%。

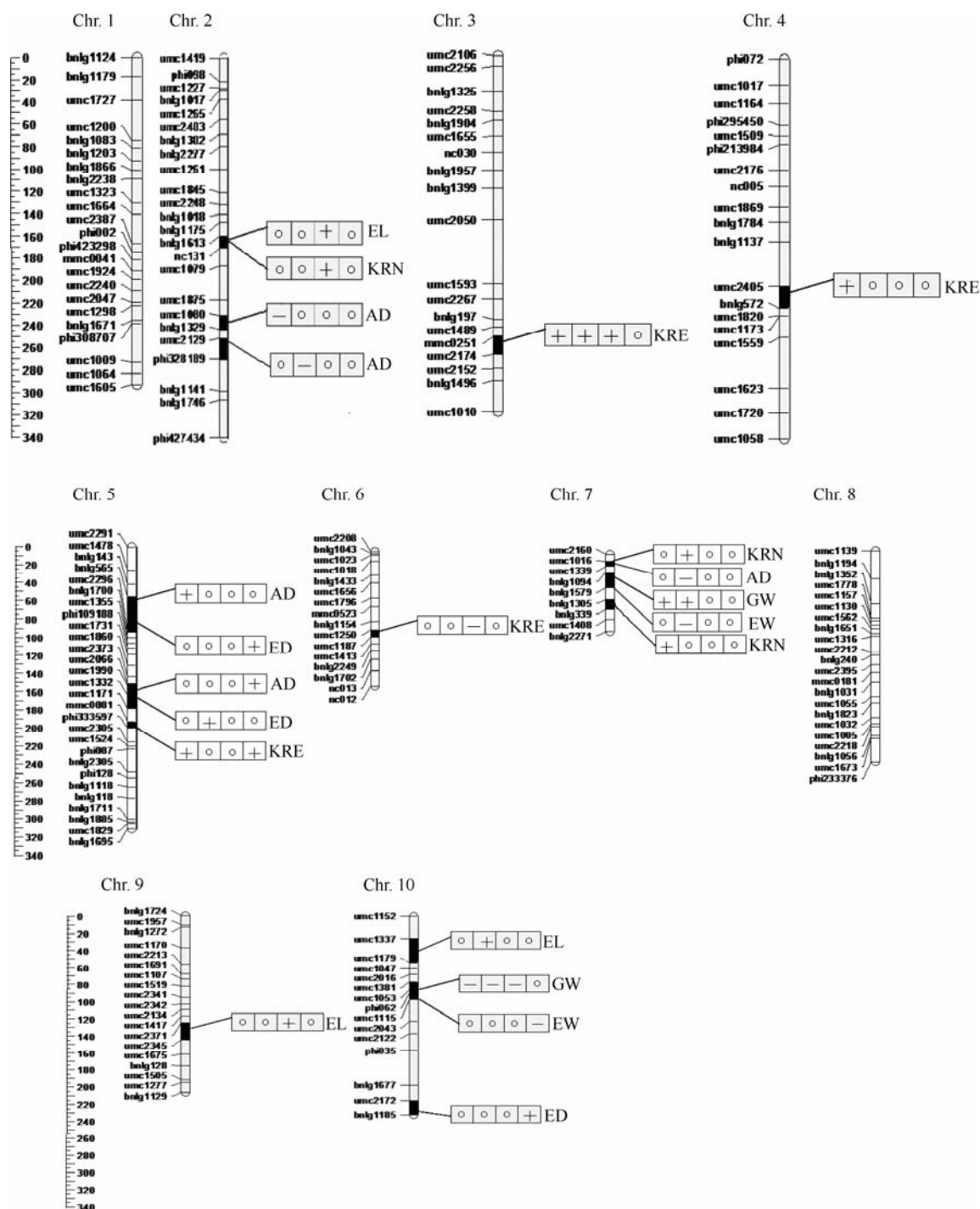


图 2 Q/H 群体的穗部性状 QTL 的分布(单环境分析)

Fig. 2 Locations of QTL for ear traits in the Q/H population by single environment analysis

从左到右分别代表 2007、2008 年正常水分条件及 2008 年干旱胁迫条件; 方框内的 “—” 表示优良等位基因来源于黄早四, “+” 表示优良等位基因来源于亲本齐 319, 表示在该环境下没有检测到 QTL。缩写同表 1。

Square from left to right indicates 2007 and 2008's normal water condition and 2007 and 2008's drought stress, respectively. “—” indicates allele from Huangzaosi, “+” indicates allele from Qi319, and indicates no QTL was detected in the given environment. Abbreviations as in Table 1.

3 讨论

3.1 不同水分条件下的一致 QTL

Tuberosa 等^[27]提出, 在不同环境条件下检测到

的相同性状 QTL, 如果标记区间相同或置信区间重叠, 且效应方向相同, 可认定为是同一 QTL。在本研究中, 对于干旱和正常水分条件下检测到的 QTL 进行对比分析, 发现有些染色体区段在干旱、正常水分

表 6 2 个群体穗部性状 QTL 的上位性分析

Table 6 Epistatic effects and digenic epistatic QTL×environment interaction effects of QTL for ear traits in the two populations

群体 Population	性状 Trait	染色体 Chrom.	标记区间 1 Interval 1	位置 1 Position 1	染色体 Chrom.	标记区间 2 Interval 2	位置 2 Position 2	AA	AD/DA	DD	贡献率 $h^2(\%)$		
											(AA)%	(AD)%	(DD)%
正常水分条件下 Normal condition													
Y/H	行粒数 KRN	1	umc1323– umc1988	213	1	umc1972– umc2236	264.5	–0.85	–3.0/–1.8	—	1.08	3.19	—
		1	umc1972– umc2236	264.5	1	bnlg1556– phi423298	342.4	—	–0.42	—	—	7.65	—
Q/H	轴粗 AD	5	umc1990– umc1332	151.3	10	umc2172– bnlg1185	220.6	–0.10	0.08	0.09	4.08	1.28	0.83
	穗行数 KRE	1	phi423298– mmc0041	182.9	2	phi098– umc1227	21.1	–0.26	–0.35/0.43	0.92	1.11	2.53	3.42
		4	umc1164– phi295450	55.3	9	umc2342– umc2134	103.6	0.30	–	0.45	1.5	–	0.82
干旱胁迫条件下 Drought condition													
Q/H	穗重 EW	3	bnlg197– umc1489	238.1	9	umc1107– umc1519	73.9	11.48	–9.44	—	2.11	0.12	0.4
AAE1=9.56		AAE2=–9.66		$h^2(\text{AAE1})=1.57\%$		$h^2(\text{AAE2})=1.51\%$							

AAE1、AAE2 表示在 2007 和 2008 干旱胁迫下的加性 QTL 与环境互作效应； $h^2(\text{AAE1}\%)$ 、 $h^2(\text{AAE2}\%)$ 表示在 2007、2008 干旱胁迫下互作 QTL 对表型的贡献率；—：表示在 $P<0.05$ 水平下效应值不显著；Y/H：掖 478 与黄早四杂交组合的群体，Q/H：齐 319 与黄早四杂交组合的群体。缩写同表 1。

AAE1, AAE2: epistatic QTL (additive)×environment interaction (QQ interaction) under drought stress of 2007 and 2008, respectively; $h^2(\text{AAE1}\%)$, $h^2(\text{AAE2}\%)$: the phenotypic contribution of QQ interaction under drought stress of 2007 and 2008, respectively; —: additive or dominant effect was not significantly different at $P<0.05$; Y/H: the population of Ye478×Huangzaosi, Q/H: the population of Qi319×Huangzaosi. Abbreviations as in Table 1.

条件下均具有相似的特点，如在 Y/H 群体中，在 bin5.04 标记区间 umc2066–bnlg2323 内，存在着与穗行数相关的 $qKRE1-5-1$ ，在正常水分条件、干旱胁迫下对表型的贡献率均大于 10%，增效等位基因来源于黄早四；在 bin7.02 标记区间 umc1016–bnlg1094 内，控制穗行数 $qKRE1-7-1$ ，在正常水分条件、干旱胁迫下均被检测到，对表型的贡献率均在 6%左右，增效等位基因来源于掖 478。而在 Q/H 群体中，位于 bin3.07–3.08 (标记 mmc0251 附近)和 bin5.05 (标记区间 mmc0081–phi333597)的 $qKRE2-3-1$ 和 $qKRE2-5-1$ 在干旱和正常水分条件均被检测到，增效基因均来自于齐 319，解释的表型变异范围是 7.14%~15.56%。同时还发现位于第 10 染色体，标记 umc1053 附近的 $qGW2-10-1$ 在正常和干旱两种水分条件下也被定位到相同的染色体区段上，增效基因来源于黄早四，在正常水分条件下对表型变异的解释达到 12.4% (2007 年)和 13.1%(2008 年)，而在干旱条件下则为 9.5%(表 5)。与前人研究结果相比，这些 QTL 位点与已有研究中相应性状 QTL 位点位于相同或相近染色体的区段，如在正常水分条件下，严建兵等^[17]和 Messmer 等^[18]在 bin5.04 和 bin7.02 染色体区域内分别检测到 1 个与穗行数相关的 QTL；类似情况还出现在 bin3.07–3.08、bin5.05 染色体区段上穗行数 QTL^[19-21]。

穗粒重在以往的研究中鲜见报道，但是它与产量存在显著的相关性(相关系数 $r=0.8$, $P<0.001$)。在以前的研究中，在 bin10.04 染色体区段内定位到多个与产量相关的 QTL，如在干旱条件下 Ribaut 等^[22]在该染色体区段定位到 1 个与产量相关的 QTL, Ajmone 等^[23]在正常水分条件下在该区域内也定位到 1 个产量 QTL。这些在不同水分条件和遗传背景下被多次定位到的 QTL，一方面说明它们受环境和遗传背景影响较小，能够比较稳定地遗传，为玉米的分子抗旱育种及相关性状的精细定位提供了可能。另一方面也说明玉米穗部性状在干旱和正常水分条件下可能受相同的遗传基因网络进行调控。

3.2 2 个群体间穗部性状 QTL 的比较

虽然本研究的 2 个群体中有些 QTL 与其他作图群体相应性状 QTL 定位在相同或相近染色体区段上，且 2 个群体还具有共同亲本黄早四，在一定程度上降低了遗传背景的干扰，但无论是利用单环境或联合分析 2 个群体所检测到的 QTL 在染色体上的分布、效应及基因作用方式等方面均存在着较大差异，即在 2 个群体中没有检测到相应性状的一致性 QTL。可能首先是由于亲本间的异质性导致 2 个群体的穗部性状 QTL 的位置、效应及作用方式等方面存在较大差异^[24]；其次可能是由于基因与环境互作及上位性互作引起 QTL 表达水平上的差异；三是所构建的

2 张连锁图谱中标记密度不同也是一个不可忽略的因素。

3.3 穗部性状的呈簇分布

许多研究^[25-26]发现,控制不同性状的 QTL 可定位在相同或相近的染色体区域,在本研究中也发现几个这样的重要染色体区段。如在正常水分条件下,在 Y/H 群体的第 1 染色体上标记区间 umc1009–umc1331 内包含与穗重和穗粒重相关的 QTL;而在 Q/H 群体的 bin7.02 内标记 bnlg1094 和 umc1016 附近,包含与轴粗、行粒数、穗粒重和穗重相关的 QTL;在 2007 年干旱条件下(Q/H),在 bin2.04–2.05 染色体区段内包含穗长和行粒数 QTL。对于玉米穗部性状的呈簇分布现象, Tuberosa 等^[27]和 Li 等^[20]认为这可能是由于一因多效或者是控制不同性状的基因存在紧密连锁关系。穗部相关性状 QTL 的这种富集现象可从遗传角度部分解释穗部性状间的较高相关性。

3.4 环境互作、上位性及遗传效应

表型分析结果显示,本试验中 2 个群体各性状在水、旱条件下差异较大,尤其是在干旱条件下,变化幅度更大,说明玉米穗部性状可能与环境存在显著的互作效应。但在本研究中通过联合分析方法对 7 个穗部相关性状进行 QTL 分析,在 2 个群体中仅检测到 3 个 QTL 与环境存在显著互作,分别与穗粗、轴粗和穗重相关,而大部分穗部相关性状 QTL 与环境互作不显著,这与 Moreau 等^[28]研究结果相反,与 Cockerham 和 Zeng^[29]的研究结果相似,他们利用 2 个独立的测交群体在 4 个环境中对产量及其相关性状进行研究,结果表明,虽然在不同环境下产量及其相关性状的表型差异较大,但是大部分 QTL 与环境之间互作不显著。产生这种现象的原因尚不清楚,可能是由于检测到的主效 QTL 的 QTL×E 互作效应比没有检测到的微效 QTL 效应还小造成的或者是统计软件检测功效所致^[24]。

近年来,通过分子标记作图和田间试验,在水稻^[30]、大豆^[31]、小麦^[32]等物种中发现了普遍存在上位性,尤其是对水稻的研究更为深入和全面,认为上位性对水稻产量性状的遗传和杂种优势具有重要作用。在玉米的数量性状遗传研究中,也有很多报道,如 Doebley 等^[33]和 Eta-Ndu 等^[34]的研究也表明有些数量性状 QTL 间存在显著的互作效应,如 Ma 等^[35]利用 1 个 RIL 群体在 4 个环境中对玉米产量、穗长、穗行数、粒重等 4 个性状进行上位性研究,共检测到 32 对主效 QTL 和 44 对上位性 QTL,其中 30.4%与

穗长相关的 QTL 存在上位性,14.3%与产量性状相关的 QTL 存在上位性。而在本研究中,2 个群体在干旱和正常水分条件下的 4 个环境共检测到 6 对上位性 QTL,分别与行粒数、穗行数、穗重、轴粗有关,对表型的贡献率大部分在 0.12%~3.50% 范围内,与主效 QTL 相比,大部分上位性 QTL 是微效 QTL,这些微效 QTL 很容易受遗传背景和环境的影响,因此在不同作图群体及不同的水分条件下检测到的上位性 QTL 均存在较大差异。虽然在本研究中检测到的上位性 QTL 数目、效应都较小,但是上位性对行粒数、穗行数、穗重及轴粗等 4 个性状的影响是真实存在的,也暗示着几个微效 QTL 互作对目标性状的影响可能与主效 QTL 有着同等重要作用,因此如何揭示和利用这些上位性 QTL 将是我们今后需要深入探讨的问题之一。

以往的研究结果^[36-37]表明,在干旱条件下控制产量及相关性状 QTL 的遗传效应主要是部分显性和超显性。本研究中,在干旱条件下, Q/H 群体利用单环境分析、联合分析检测到的 QTL 部分显性分别为 20%、55.6%,超显性分别为 40%、22.9%,加性效应分别 30%和 22.2%;而 Y/H 群体的单环境分析结果表明,显性作用方式占 25%,部分显性占 50%,加性效应占 25%。这些结果与前人研究基本一致^[17]。然而,在正常水分条件下的情况有较大差异,如在单环境分析中大部分 QTL 的基因互作方式是加性遗传效应为主,产生这种现象的原因尚不清楚,这可能是由于环境条件的变化造成表型值间差异所致。从以上结果可以看出,穗部相关性状不仅受主效基因位点控制,加性效应、显性效应及上位性效应均有存在,这就为分子标记辅助选择带来了不便,同时也证明在干旱条件下穗部性状 QTL 定位的困难性。

4 结论

本研究利用具有公共亲本黄早四的 2 个 F_{2:3} 群体在正常水分条件和干旱胁迫下对穗长、穗粗、穗行数、行粒数、轴粗、穗重、穗粒重等 7 个穗部性状进行 QTL 分析。结果表明,两群体的穗粒重与穗长、穗粗和穗重呈显著相关。在干旱和正常水分条件下,两群体共定位到了 75 个 QTL,主要集中分布在第 1、第 2、第 5、第 7、第 10 染色体上。在不同的水分条件下定位到的 QTL 存在很大差异,只有少数几个位点在干旱和正常水分条件下同时被检测到,如 *qKRE1-5-1*、*qKRE1-7-1*、*qKRE2-3-1*、*qKRE2-5-1*

和 *qGW2-10-1*, 这些对水分条件变化较为钝感的 QTL, 可作为玉米分子抗旱育种的候选染色体区段, 为玉米分子抗旱育种提供有益帮助。同时研究还发现有些控制不同性状的 QTL 也可被定位到相同或相近的染色体区域内, 这些区域对于深入研究穗部性状的遗传机制具有重要意义。

References

- [1] Qi W(齐伟), Zhang J-W(张吉旺), Wang K-J(王空军), Liu P(刘鹏), Dong S-T(董树亭). Effects of drought stress on the grain yield and root physiological traits of maize varieties with different drought tolerance. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2010, 21(1): 48–52 (in Chinese with English abstract)
- [2] Xiao J-F(肖俊夫), Liu Z-D(刘战东), Liu Z-G(刘祖贵), Chen Y-M(陈玉民), Liu X-F(刘小飞). Analysis on irrigation input problems and drought in growth period of maize in China. *J Irrigation & Drainage* (灌溉排水学报), 2009, 5: 21–24 (in Chinese with English abstract)
- [3] Liu Z-H(刘宗华), Tang J-H(汤继华), Wei X-Y(卫晓轶), Wang C-L(王春丽), Tian G-W(田国伟), Hu Y-M(胡彦民), Chen W-C(陈伟程). QTL mapping of ear traits under low and high nitrogen conditions in maize. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2007, 40(11): 2409–2417 (in Chinese with English abstract)
- [4] Blum A. Plant Breeding for Stress Environments. In: Boca Raton, USA: FL, CRC Press, 1988
- [5] Tang H(汤华), Huang Y-Q(黄益勤), Yan J-B(严建兵), Liu Z-H(刘宗华), Tang J-H(汤继华), Zheng Y-L(郑用琰), Li J-S(李建生). Genetic analysis of yield traits with elite maize hybrid—Yuyu 22. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(9): 922–926 (in Chinese with English abstract)
- [6] Cui Z-H(崔震海), Zhang L-J(张立军), Fan J-J(樊金娟), Ruan Y-Y(阮燕晔), Ma X-L(马兴林). Correlation analysis of grain yield and ear characters of maize during seedling stage with different water supply. *Acta Agric Boreali-Sin* (华北农学报), 2008, 23(1): 123–127 (in Chinese with English abstract)
- [7] Frova C, Krajewski P, N di Fonzo, Villa M, Sari-Gorla M. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers: I. Yield components. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 280–288
- [8] Guo J F, Su G Q, Zhang J P, Wang GY. Genetic analysis and QTL mapping of maize yield and associate agronomic traits under semi-arid land condition. *African J Biotech*, 2008, 12: 1829–1838
- [9] Lu G H, Tang J H, Yan J B, Ma X Q, Li J S, Chen S J, Ma J C, Liu Z X, E L Z, Zhang Y R, Dai J R. Quantitative trait loci mapping of maize yield and its components under different water treatments at flowering time. *J Integr Plant Biol*, 2006, 48: 1233–1243
- [10] Shi Y-S(石云素), Li Y(黎裕), Wang T-Y(王天宇), Song Y-C(宋燕春). Standard of Description for Maize Germplasm and Data (玉米种质资源描述规范和数据标准). Beijing: China Agriculture Press, 2006. pp 1–98 (in Chinese)
- [11] Knapp S J, Stroup W W, Ross W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. *Crop Sci*, 1985, 25: 192–194
- [12] Lander E S, Green P, Abrahanson J, Barlow A, Daly M J, Lincoln S E, Newberg L A. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1: 174–181
- [13] Yang J, Zhu J, Williams R W. Mapping the genetic architecture of complex traits in experimental populations. *Bioinformatics*, 2007, 23: 1527–1536
- [14] Wang C S, Rutledge J J, Gianola D. Bayesian analysis of mixed linear models via Gibbs sampling with an application to little size in Iberian pigs. *J Genet Sel Evol*, 1994, 26: 91–115
- [15] Stuber C W, Edwards M D, Wendel J F. Molecular marker facilitated investigations of quantitative trait loci in maize: II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci*, 1987, 27: 639–648
- [16] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, Paul E, Blinstrub M, Morishima H, Kinoshita T. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet Newsl*, 1997, 14: 11–13
- [17] Yan J B, Tang H, Huang Y Q, Zheng Y L, Li J S. Quantitative trait loci mapping and epistatic analysis for grain yield and yield components using molecular markers with an elite maize hybrid. *Euphytica*, 2006, 149: 121–131
- [18] Messmer R, Fracheboud Y, Bänziger M, Vargas M, Stamp P, Ribaut J M. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTL across environments for yield components and secondary traits. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 913–930
- [19] Sabadin P K, de Souza C L J, de Souza A P, Franco A A G. QTL mapping for yield components in a tropical maize population using microsatellite markers. *Hereditas*, 2008, 145: 194–203
- [20] Li Y L, Li X H, Li J Z, Fu J F, Wang Y Z, Wei M G. Dent corn genetic background influences QTL detection for grain yield and yield components in high-oil maize. *Euphytica*, 2009, 169: 273–284
- [21] Beavis W D, Smith O S, Grant D, Fincher R. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrosses and F₄ progeny from maize. *Crop Sci*, 1994, 34: 882–896
- [22] Ribaut J M, Jiang C, Gonzalez-de-Leon D, Edmeades G O, Hoisington D A. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize: 2. Yield components and marker-assisted selection strategies. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 887–896
- [23] Ajmone-Marsan P, Monfredini G, Ludwig W F, Melchinger A E, Franceschini P, Pagnotto G, Motto M. In an elite cross of maize a major quantitative trait locus controls one-fourth of the genetic variation for grain yield. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 415–424
- [24] Mihaljevic R, Utz H F, Melchinger A E. Congruency of quantitative trait loci detected for agronomic traits in tester crosses of five populations of European maize. *Crop Sci*, 2004, 44: 114–124
- [25] Upadyayula N, da Silva H S, Bohn M O, Rocheford T R. Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architec-

- ture. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 592–606
- [26] Li Y-X(李永祥), Wang Y(王阳), Shi Y-S(石云素), Song Y-C(宋燕春), Wang T-Y(王天宇), Li Y(黎裕). Correlation analysis and QTL mapping for traits of kernel structure and yield components in maize. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(2): 408–418 (in Chinese with English abstract)
- [27] Tuberosa R, Salvi S, Sanguineti M C, Landi P, Maccaferri M, Conti S. Mapping QTL regulating morpho-physiological traits and yield: case studies, shortcomings and perspectives in drought-stress maize. *Annu Bot*, 2002, 89: 941–963
- [28] Moreau L, Charcosset A, Gallais A. Use of trial clustering to study QTL \times environment effects for grain yield and related traits in maize. *Theor Appl Genet*, 2004, 110: 92–10
- [29] Cockerham C C, Zeng Z B. Design III with marker loci. *Genetics*, 1996, 143: 1437–1456
- [30] Luo L J, Li Z K, Mei H W, Shu Q Y, Tabien R, Zhong D B, Ying C S, Stansel J W, Khush G S, Paterson A H. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice: II. Grain yield components. *Genetics*, 2001, 158: 1755–1771
- [31] Johnson W C, Gepts P. The role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean \times Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Euphytica*, 2004, 125: 69–79
- [32] Wang J, van Ginkel M, Trethowan R, Ye G, Delacy I, Podlich D, Cooper M. Simulating the effects of dominance and epistasis on selection response in the CIMMYT wheat breeding program using QuCim. *Crop Sci*, 2004, 44: 1889–1892
- [33] Doebley J, Stec A, Gustus C. *Teosinte branched-1* and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance. *Genetics*, 1995, 141: 333–346
- [34] Eta-Ndu J T, Openshaw S J. Epistasis for grain yield in two F_2 populations of maize. *Crop Sci*, 1999, 39: 346–352
- [35] Ma X Q, Tang J H, Teng W T, Yan J B, Meng Y J, Li J S. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize. *Mol Breed*, 2007, 20: 41–51
- [36] Xiang D-Q(向道权), Cao H-H(曹海河), Cao Y-G(曹永国), Yang J-P(杨俊品), Huang L-J(黄烈健), Wang S-C(王守才), Dai J-R(戴景瑞). Constructure of SSR genetic linkage map and mapping of maize yield. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2001, 28(8): 778–784 (in Chinese with English abstract)
- [37] Albler B S B, Edwards M D, Stuber C W. Isoenzymatic identification of quantitative trait loci in across of elite maize inbreds. *Crop Sci*, 1991, 31: 267–274