

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.01435

## 基于多个相关群体的玉米雄穗相关性状 QTL 分析

杨钊钊<sup>1</sup> 李永祥<sup>1</sup> 刘 成<sup>2</sup> 刘志斋<sup>1</sup> 李春辉<sup>1</sup> 李清超<sup>1</sup> 彭 勃<sup>1</sup>  
张 岩<sup>1</sup> 王 迪<sup>1</sup> 谭巍巍<sup>1</sup> 孙宝成<sup>2</sup> 石云素<sup>1,\*</sup> 宋燕春<sup>1</sup> 王天宇<sup>1</sup>  
黎 裕<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; <sup>2</sup> 新疆农业科学院粮食作物研究所, 新疆乌鲁木齐 830000

**摘 要:** 为了解析玉米雄穗相关性状的遗传机制, 利用以黄早四为共同亲本组配的 11 个重组自交系群体, 对玉米雄穗一级分枝数、雄穗主轴长和雄穗干重 3 个性状进行 QTL 分析。经过对 11 个群体及亲本 2 年 3 点的田间鉴定, 单环境和联合环境下的玉米雄穗相关性状 QTL 定位, 及基因型与环境互作和上位性互作分析, 检测到 15 个在多环境下(5 个环境以上)稳定表达的“环境钝感”主效 QTL, 其中, 在染色体 bin3.04 区域, 齐 319 群体和旅 28 群体中都定位到 1 个主效雄穗一级分枝数相关 QTL, 其平均贡献率分别为 17.4% 和 14.4%, 并且 2 个群体的 QTL 标记区间高度重叠, 在 IBM2008 Neighbors 图谱上的重叠区间为 226.0~230.1。对比不同群体结果发现, 在 2 个群体以上都能检测到的一致性区间 21 个, 其中在第 2、第 3、第 6、第 8 染色体上的 5 个一致性区间在 3 个群体中可稳定表达。这些多环境和多个遗传背景下稳定表达的位点可作为玉米雄穗性状分子标记辅助选择、精细定位及基因克隆的候选位点。

**关键词:** 玉米; 雄穗相关性状; QTL

## QTL Analysis of Tassel-Related Traits in Maize (*Zea mays* L.) Using Multiple Connected Populations

YANG Zhao-Zhao<sup>1</sup>, LI Yong-Xiang<sup>1</sup>, LIU Cheng<sup>2</sup>, LIU Zhi-Zhai<sup>1</sup>, LI Chun-Hui<sup>1</sup>, LI Qing-Chao<sup>1</sup>, PENG Bo<sup>1</sup>, ZHANG Yan<sup>1</sup>, WANG Di<sup>1</sup>, TAN Wei-Wei<sup>1</sup>, SUN Bao-Cheng<sup>2</sup>, SHI Yun-Su<sup>1,\*</sup>, SONG Yan-Chun<sup>1</sup>, WANG Tian-Yu<sup>1</sup>, and LI Yu<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; <sup>2</sup> Institute of Food Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830000, China

**Abstract:** Maize tassel-related traits are of importance to maize production. QTLs for three tassel-related traits were mapped in 11 RIL populations with the common parent “Huangzaosi” under a single environment and across environments to understand genetic basis of maize tassels. Meanwhile, epistasis among QTLs and QTL by environment interactions (QEI) was analyzed. Totally 15 major constitutive QTLs were detected in at least five environments. Particularly, two constitutive QTLs were detected in bin 3.04 in the Qi 319 and Lü 28 populations, which had an overlapping interval of 226.0–230.1 on the IBM 2008 Neighbors map, with a quite high phenotypic variance explained, and the mean  $R^2$  of 17.4% and 14.4%, respectively. A total of 21 common QTLs were detected in more than two populations, of which five on chromosome 2, 3, 6 and 8 were found in three populations. The QTLs stably expressed under different environments or genetic backgrounds may play an important role in controlling maize tassel-related traits, and can be used as the candidates for fine mapping and positional cloning.

**Keywords:** Maize; Tassel-related traits; QTL

玉米是异花授粉作物, 雄穗性状对雌穗的授粉质量至关重要。然而, 雄穗和雌穗间对光合产物有

竞争关系, 大的雄穗将消耗更多的能量, 致使玉米雄穗分枝数和籽粒产量之间存在显著的负相关关

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2011CB100100, 2009CB118401)和国家自然科学基金项目(U1138304)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 石云素, E-mail: shiylunsu@mail.caas.net.cn

第一作者联系方式: E-mail: yangzhaozhao1@126.com

Received(收稿日期): 2012-01-13; Accepted(接受日期): 2012-04-20; Published online(网络出版日期): 2012-06-04.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120604.1009.012.html>

系<sup>[1-3]</sup>。从20世纪60年代到21世纪初,中国和美国先锋公司的玉米杂交种雄穗一级分枝数都呈现出减少的趋势<sup>[4]</sup>。但另一方面,玉米商业杂交种的种子生产却需要父本具有较大的雄穗,以降低制种风险和制种成本。因此,剖析玉米雄穗相关性状的遗传结构,对保持父本材料优良雄穗性状、促进玉米生产具有重要的指导意义。已有研究表明,玉米雄穗性状为多基因控制的数量遗传性状<sup>[5]</sup>。Mickelson等<sup>[6]</sup>利用B73×Mo17群体对玉米雄穗分枝数和雄穗角度的研究,定位到6个雄穗分枝数相关的QTL,其中位于第2染色体umc53a附近的QTL,贡献率达19.2%。Upadyayula等<sup>[7]</sup>研究发现2个雄穗分枝数和4个雄穗重相关的QTL。汤华等<sup>[8]</sup>利用豫玉22的F<sub>2:3</sub>家系对玉米雄穗分枝数进行QTL定位,检测到9个相关QTL。王迪等<sup>[9]</sup>利用2个相关的F<sub>2:3</sub>群体对玉米雄穗分枝数及干重进行QTL定位,发现7个雄穗相关的主效QTL。目前为止,主要利用双亲杂交群体进行QTL定位<sup>[10]</sup>,但相对于遗传变异广泛的玉米种质资源来说代表性较差,且单个双亲杂交群体在同一个位点最多只有2个等位变异,导致不能对多个等位变异进行比较。利用亲本来源广泛的多重作图群体进行QTL分析,能更好地解决单一双亲群体的这些不足,并且可以提高作图精度。本试验利用11个重组近交系群体开展雄穗相关性状的遗传研究,结合多年多点的表型鉴定,挖掘到在多环境和多遗传背景条件下稳定表达的QTL,为育种工作中进一步改良玉米雄穗相关性状提供了有用的信息。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验群体

K12、掖478、郑58、荻白、齐319、威风322、旅28、黄野四3、多229、Pa405、Mo17等11个玉米自交系分别和共同亲本黄早四杂交,然后连续自交7代,构建成11个RIL群体。其中,共同亲本黄早四是我国玉米骨干亲本之一,该系及其衍生自交系构成了我国玉米育种中的一个重要的父本类型杂种优势群<sup>[11]</sup>。黄早四的雄穗具有花药饱满、散粉量大,在阴雨天气下仍能较好授粉等特点,是黄淮海玉米主产区杂交种的重要父本。11个RIL群体中,齐319群体含有167个家系,Mo17群体含有151个家系,其他9个群体含有183或184个家系,共计1972个家系。

### 1.2 表型鉴定

2009年和2010年,将11个RIL群体及其亲本

种植于北京昌平、河南新乡和新疆乌鲁木齐进行表型鉴定。采用行长3 m、行距0.6 m、每行10株的随机区组试验设计,2次重复。在散粉后20 d调查雄穗主轴长和雄穗一级分支数,从每行的第3株起,连续调查5株。取下这5株的雄穗,置于纱网袋中风干后称取雄穗干重。

### 1.3 DNA提取及连锁图谱构建

采用CTAB法<sup>[12]</sup>提取每个株系及亲本的幼叶基因组DNA(混合提取每个株系10个单株的幼叶),然后利用787个SNP标记进行基因型鉴定,每个群体筛选到155到211个多态性标记不等。利用MapMaker/EXP3.0软件<sup>[13]</sup>构建每个群体的遗传图谱,采用Haldane函数<sup>[14]</sup>,图距单位为cM(centiMorgan)。

### 1.4 表型数据分析及QTL作图

利用SAS8.0软件中的PROC GLM程序对雄穗相关性状进行多环境下的方差分析。根据公式 $h^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2/n + \sigma_E^2/nr)$ ,计算联合环境下的雄穗相关性状广义遗传力,其中 $\sigma_G^2$ 、 $\sigma_{GE}^2$ 、 $\sigma_E^2$ 分别代表遗传方差、基因型与环境互作方差、误差方差, $n$ 代表环境数, $r$ 代表重复数<sup>[11]</sup>。利用SAS8.0软件中的PROC CORR程序计算联合环境下表型数据的Pearson相关系数。

采用2种QTL作图方法,一是利用基于完备区间作图方法(inclusive composite interval mapping, ICIM)的QTL IciMapping3.0软件<sup>[15-16]</sup>对每个群体进行单环境下的QTL作图,在不同环境下检测到的相同性状的QTL,如果处于同一标记区间或置信区间重叠且效应相同,认为它们是同一个QTL<sup>[17]</sup>。二是利用基于混合线性模型的QTL Network2.0软件<sup>[18]</sup>进行联合环境下的QTL与环境互作及上位性效应分析。通过1000次排列检验来确定QTL检验的临界值。根据路明等<sup>[19]</sup>将上位性互作分为SS(互作的2个基因座都存在显著效应)、NS(互作的2个基因座中的一个存在显著效应)、NN(互作的2个基因座都不显著)3类。最后将2种方法都检测到的QTL映射到IBM 2008 Neighbors图谱上。

## 2 结果与分析

### 2.1 表型分析

玉米雄穗性状在不同环境下差异明显。总体上看,北京和新疆试验点的表型值大于河南点的表型值。相同环境下,不同群体间的表型值差异显著。在3个雄穗相关性状中,雄穗一级分枝数的遗传力

表 1 11 个群体玉米雄穗相关性状在 6 个环境下的方差分析结果

Table 1 Genotype ( $\sigma^2_G$ ) and genotype  $\times$  environment variance ( $\sigma^2_{GE}$ ), and broad sense heritability estimates according to the joint variance analyses of the 11 populations

群体 Population	雄穗主轴长 TL			雄穗一级分枝数 TPBN			雄穗干重 TW		
	$\sigma^2_G$	$\sigma^2_{GE}$	$h^2$	$\sigma^2_G$	$\sigma^2_{GE}$	$h^2$	$\sigma^2_G$	$\sigma^2_{GE}$	$h^2$
K12	4.8**	2.7**	0.85	5.3**	1.3**	0.93	0.23**	0.12**	0.84
掖 478 Ye 478	9.5**	2.1**	0.92	10.9**	1.9**	0.95	0.49**	0.17**	0.87
郑 58 Zheng 58	11.5**	1.7**	0.95	5.5**	0.62**	0.95	0.39**	0.09**	0.90
获白 Huobai	5.2**	1.3**	0.90	10.0**	0.8**	0.94	0.24**	0.11**	0.86
齐 319 Qi 319	8.1**	2.2**	0.89	16.7**	2.6**	0.95	1.68**	0.61**	0.90
威风 322 Weifeng 322	9.6**	1.6**	0.93	8.9**	1.3**	0.96	0.36**	0.1**	0.90
旅 28 Lü28	4.4**	1.7**	0.88	12.4**	1.8**	0.95	0.41**	1.7**	0.88
黄野四 3 Huangyesi 3	3.9**	1.5**	0.87	11.5**	2.6**	0.92	0.16**	0.12**	0.74
多 229 Duo 229	8.2**	1.5**	0.94	11.8**	1.6**	0.95	0.63**	0.17**	0.89
Pa405	4.5**	0.8**	0.90	8.8**	0.67**	0.95	0.53**	0.16**	0.91
Mo17	8.5**	1.9**	0.90	9.0**	0.81**	0.96	0.58**	0.11**	0.92

\*\*代表  $P<0.01$  水平下差异显著。  
\*\*Significantly different at  $P>0.01$ . TL: tassel length; TPBN: tassel primary branch number; TW: tassel weight.

最高，为 0.92~0.96；雄穗主轴长的遗传力为 0.85~0.95，而雄穗干重的遗传力为 0.74~0.92 (表 1)。该结果与 Brown 等的结果相近<sup>[5]</sup>。

雄穗相关性状的 Pearson 相关分析表明，雄穗主轴长及雄穗一级分枝数都和雄穗干重极显著正相关，而雄穗主轴长和雄穗一级分枝数间相关性较差，表明主轴长和一级分枝数在遗传上相对独立(表 2)。

2.2 连锁图谱的构建

11 个群体中，除黄野四 3 和 K12 群体外，其余 9 个群体的标记数目在 165 个以上，平均为 179 个。遗传图谱中，最长群体为威风 322 组合，为 1 946.7 cM；最短为黄野四 3 群体，为 858.1 cM。标记间平

均图距最大的是威风 322 群体，平均图距为 10.03 cM；郑 58 群体最小，平均间隔为 7.48 cM。

2.3 QTL 检测

利用 IciMapping v3.0 软件对 11 个群体的玉米雄穗相关性状分别进行单环境下的 QTL 定位分析，检测到控制雄穗主轴长、雄穗一级分枝数和雄穗干重的 QTL 分别为 84、79 和 88 个，其中在 3 个及以上环境下都检测到的 QTL 数目分别为 21、33 和 18 个。群体间检测到的 QTL 数目变化较大，对于雄穗主轴长，各群体检测到的 QTL 数目在 5~10 个之间；对于雄穗一级分枝数，每个群体检测到 5~11 个不等；对于雄穗干重，每个群体检测到 5~14 个不等。

表 2 11 个群体的 3 个玉米雄穗相关性状之间的表型相关系数

Table 2 Phenotypic correlation coefficients among maize tassel related traits of 11 populations

群体 Population	主轴长/一级分枝数	主轴长/干重	一级分枝数/干重
	TTL/TPBN	TTL/TW	TPBN/TW
K12	0.14**	0.41**	0.31**
掖 478 Ye 478	0.09**	0.49**	0.26**
郑 58 Zheng 58	0.03	0.32**	0.31**
获白 Huobai	0.20**	0.46**	0.28**
齐 319 Qi 319	0.31**	0.52**	0.57**
威风 322 Weifeng 322	-0.02	0.39**	0.43**
旅 28 Lü 28	0.06**	0.46**	0.27**
黄野四 3 Huangyesi 3	0.01	0.35**	0.22**
多 229 Duo 229	0.02	0.46**	0.35**
Pa405	0.09**	0.39**	0.32**
Mo17	0.04	0.25**	0.47**

\*和\*\*分别代表在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。  
\* and \*\* indicate significance at  $P<0.05$  and 0.01, respectively. Abbreviations were the same as those in Table 1.

至少在 1 个环境下表型贡献率大于 10% 的 QTL 定义为主效 QTL, 在 70% 以上环境(5 个以上环境)均能检测到的 QTL 定义为环境钝感 QTL。3 个玉米雄穗相关性状中共检测到 15 个环境钝感的主效 QTL, 其中雄穗一级分枝数 QTL 11 个, 其余雄穗相关性状 QTL 各 2 个(表 3)。

雄穗一级分枝数检测到的 11 个环境钝感 QTL 分布于第 2、第 3、第 4、第 5、第 7 和第 8 染色体。在 bin3.04, 齐 319 和旅 28 群体各检测到 1 个雄穗一级分枝数 QTL, 并且这 2 个 QTL 的标记区间重叠, 在 IBM2008 图谱上的重叠区间为 226.0~230.1。齐 319 群体在 6 个环境条件下均能检测到这个位点, 贡献率为 13.5%~23.1%, 平均为 17.4%, 增效基因来自齐 319。旅 28 群体也能在 6 个环境中检测到该位点, 平均贡献率达 14.4%, 增效基因来自旅 28。多 229 群体在 bin5.07~5.08 检测到 1 个雄穗一级分枝数 QTL, 该位点在 6 个环境条件下均能被检测到, 平均贡献率达 20.9%, 增效基因来自多 229。对于雄穗主轴长及雄穗干重, 分别检测到 2 个环境钝感主效 QTL。郑 58 群体在 bin1.06 检测到 1 个玉米雄穗主轴长主效

QTL, 贡献率为 6.54%~16.2%, 平均为 9.86%, 增效基因来自黄早四。Mo17 群体在 bin2.04 检测到 1 个玉米雄穗主轴长主效 QTL, 贡献率为 8.18%~15.92%, 平均为 12.04%, 增效基因来自黄早四。齐 319 和 Pa405 群体分别在 bin3.06 和 bin6.01~6.02 检测到 1 个环境钝感主效 QTL, 平均贡献率分别为 13.24% 和 17.13%, 增效基因分别来源于齐 319 和黄早四。

## 2.4 QTL 与环境互作及上位性互作

利用 Network 2.0 软件, 对 11 个群体分别进行联合环境的 QTL 与环境互作及上位性互作分析。在联合环境下, 检测到 72 个雄穗主轴长 QTL, 其中 7 个与环境互作显著; 87 个雄穗一级分枝数 QTL 中 4 个与环境互作显著; 63 个雄穗干重 QTL 中 14 个与环境互作显著。利用 IciMapping v3.0 软件在单环境条件下检测到 15 个环境钝感主效 QTL, 在联合环境下只有 Mo17 群体在 bin2.04 检测到的雄穗主轴长 QTL 和齐 319 群体在 bin3.06 检测到的雄穗干重 QTL 与环境有显著性互作。

在联合环境下, 检测到 47 对雄穗主轴长上位性

表 3 在 11 个群体中检测到的玉米雄穗相关性状环境钝感的主效 QTL  
Table 3 Major QTL detected under at least five environments of the 11 populations

染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	环境 Environment	贡献率 $R^2$	效应 Additive effect	群体 Population
雄穗主轴长 Tassel length					
1	508.2~589.6	6	9.9	1.2	郑 58 Zheng 58
2	273.7~302.6	5	12.0	1.5	Mo17
雄穗一级分枝数 Tassel primary branch number					
2	28.1~77.7	6	12.3	1.2	Mo17
3	153.4~231.5	6	14.4	-1.5	旅 28 Lü 28
3	226.9~230.1	6	17.4	-1.9	齐 319 Qi 319
3	230.1~346.8	6	10.0	-1.1	威风 322 Weifeng 322
4	304.3~367.2	6	11.5	1.1	威风 322 Weifeng 322
4	535.5~574.8	5	11.3	0.9	郑 58 Zheng 58
5	500.7~528.7	6	11.3	-1.3	多 229 Duo 229
5	590.4~641.5	6	20.9	-1.8	多 229 Duo 229
7	365.4~412.1	5	9.7	-1.1	Mo17
8	128.6~156.6	5	12.3	1.3	荻白 Huobai
8	176.6~228.6	6	11.0	1.3	掖 478 Ye 478
雄穗干重 Tassel weight					
3	139.3~181.7	5	13.2	-0.6	齐 319 Qi 319
6	98.4~153.7	5	17.1	0.3	Pa405

标记区间指 QTL 两侧标记在 IBM 2008 Neighbors 图谱上的位置。贡献率和效应值均为不同环境下的平均值。效应为正代表来自黄早四的等位基因起增效作用, 效应为负代表自黄早四的等位基因起减效作用。

Marker interval refers to flanking markers of QTL positions on IBM 2008 Neighbors map.  $R^2$  and additive effect are the mean across environments. Positive additive effect indicates that the allele with increasing effect is contributed by Huangzaosi.

表 4 应用 Network2.0 对 11 个群体的主效 QTL 与环境的互作情况分析  
Table 4 Summary of interactions between major QTL detected in the 11 populations and environments (QE) using Network2.0 software

染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	贡献率 $R^2(\%)$		效应 Additive effect	群体 Population
		Q	QE		
雄穗主轴长 Tassel length					
2	171.5–197.2	0.5	15.5	−0.2	黄野四 3 Huangyesi 3
5	394.4–413.8	5.4	0.9	−1.2	郑 58 Zheng 58
6	153.7–211.5	1.5	10.1	0.5	黄野四 3 Huangyesi 3
8	330.4–353.3	5.2	2.4	−0.2	黄野四 3 Huangyesi 3
雄穗一级分枝数 Tassel primary branch number					
2	28.1–77.7	1.8	4.3	0.4	Mo17
7	439.9–518.9	4.1	5.7	−0.2	齐 319 Qi 319
8	128.6–156.6	2.8	8.7	−0.5	荻白 Huobai
8	199.1–228.6	5.5	9.4	−0.4	威风 322 Weifeng 322
8	199.1–200.3	6.4	23.3	−0.4	多 229 Duo 229
雄穗干重 Tassel weight					
1	257.9–323.1	3.8	1.8	−0.6	齐 319 Qi 319
1	508.2–589.6	12.7	14.7	−1.4	郑 58 Zheng 58
3	78.5–97.6	8.2	2.8	1.1	郑 58 Zheng 58
8	132.4–199.1	7.8	8.3	0.2	Mo17

标记区间指 QTL 两侧标记在 IBM 2008 Neighbors 图谱上的位置。Q 代表 QTL 的主效贡献率。QE 代表 QTL 与环境互作贡献率。效应为正代表来自黄早四的等位基因起增效作用, 效应为负代表自黄早四的等位基因起减效作用。  
Marker interval refers to flanking markers of QTL positions on IBM 2008 Neighbors map. Q refers to percentage of phenotypic variance explained by the QTL across environments. QE refers to percentage of phenotypic variance explained by QTL  $\times$  environment interactions across environments. Positive additive effect indicates that the allele with increasing effect is contributed by Huangzaosi.

互作位点, 58 对雄穗一级分枝数上位性互作位点, 29 对雄穗干重上位性互作位点。在这些位点中大多数为 NN 类型, 3 个性状中分别检测到 2、4 和 1 个 SS 类型及 6、7 和 2 个 NS 类型上位性互作位点。从基因效应上看, 上位性的贡献率普遍较小, 3 个性状中分别只有 4、3 和 2 对上位性互作位点的贡献率大于 5%, 最大的为雄穗主轴长在 K12 群体中检测到的 1 对, 贡献率为 7.5%。

2.5 群体间一致性 QTL

为便于比较, 将 2 种方法均能检测到的 QTL 映射到 IBM 2008 Neighbors 图谱上。一共得到 21 个一致性区间, 其中 5 个在 3 个群体中均能被检测到, 其余的均在 2 个群体中被检测到(图 1 和表 5)。在 bin3.04, 不仅齐 319 和旅 28 群体中均检测到雄穗一级分枝数 QTL, 而且掖 478 群体中也检测到 1 个雄穗一级分枝数 QTL, 来自黄早四的等位基因在这 3 个群体中都起减效作用, 其重叠区间在 IBM2008 Neighbors 图谱上的位置为 226.9~230.1。在 bin8.03 也检测到 1 个雄穗一级分枝数一致性区间, 在掖 478、威风 322 和多 229 群体中被检测到, 来自黄早

四的等位变异在所有群体中均起增效作用, 其重叠区间在 IBM 2008 Neighbors 图谱上的位置为 199.1~200.3。在 bin2.03 和 bin6.01–6.02, 都发现了与 3 个群体相关的雄穗主轴长一致性区间, 来自黄早四的等位基因在大部分群体中都起增效作用。在 bin3.02, 找到 1 个雄穗干重的一致性区间, 来自黄早四的等位基因在相关的 3 个群体中都起减效作用, 其重叠区间在 IBM 2008 Neighbors 图谱上的位置为 78.5~97.6。

3 讨论

3.1 玉米雄穗相关性状 QTL 定位

玉米雄穗相关性状 QTL 定位的研究已有诸多报道<sup>[6-9,20-21]</sup>。Mickelson 等<sup>[6]</sup>利用 B73 $\times$ Mo17 重组自交系(RILs)群体在 umc53a 附近检测到 1 个雄穗分枝数 QTL。本研究的 Mo17 群体在 bin2.01–2.02 同样检测到 1 个雄穗一级分枝数的环境钝感主效 QTL, 同时还发现来自 Mo17 的等位基因在 2 个群体中均起减效作用; 齐 319 群体和旅 28 群体均在 bin3.04 检测到 1 个在 6 个环境中稳定表达的雄穗一级分枝数

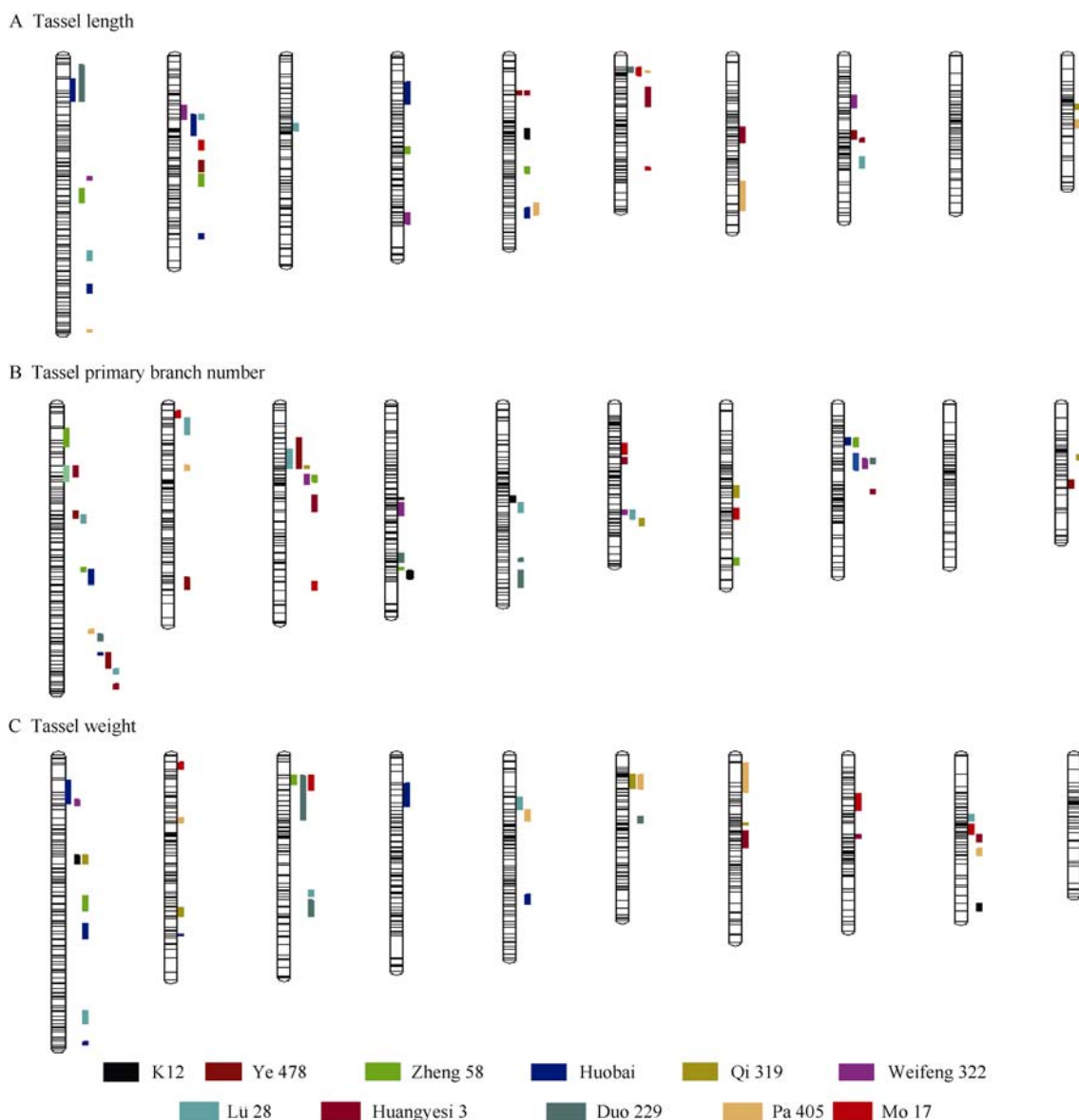


图 1 在 11 个群体中利用 2 种方法都检测到的雄穗相关性状 QTL 在 IBM 2008 Neighbors 图谱上的映射结果

Fig. 1 QTL detected using two methods for tassel related traits in the 11 populations were projected into IBM 2008 Neighbors map  
线代表 QTL 的标记区间, 不同颜色代表不同群体。

Lines indicate the marker interval of QTL; different colors indicate different populations.

QTL, 该 QTL 所在遗传区间与汤华等<sup>[8]</sup>和王迪等<sup>[9]</sup>的报道一致。齐 319 群体还在 bin3.06 区域检测到 1 个雄穗干重环境钝感主效 QTL, 与 Upadyayula 等<sup>[21]</sup>在 bin3.06–3.07 区域检测到的雄穗干重 QTL 位置相近; 威风 322 群体在 bin4.05–4.06 检测到的雄穗一级分枝数环境钝感主效 QTL, 与 Upadyayula 等<sup>[7]</sup>在 bin4.05 检测到的雄穗分枝数 QTL 的标记区间有重叠部分。

迄今为止, 已经发现一些和玉米雄穗性状相关的基因和位点, 例如 *ral*、*ra2*、*ra3*、*bif2*、*tdl*、*bd1* 等<sup>[22–24]</sup>, 它们对玉米雄穗的形态和结构发育有显著

的影响。本研究在这些基因位点附近同样检测到一些 QTL。例如, 齐 319 群体在 *ral* 基因位于的 bin7.02 区域, K12 群体和威风 322 群体在 *fea2* 基因附近, 均检测到雄穗一级分枝数 QTL, 但是这些 QTL 和已知基因间的关系还不确定。

本研究在不同群体中都检测到玉米雄穗相关性状的上位性互作, 但是每个群体检测到的结果都有很大的不同, 这个结果表明上位性互作和遗传背景密切相关<sup>[10]</sup>。上位性互作不仅发生在 2 个位点之间, 而且有的位点和多个位点存在上位性互作, 这说明上位性互作非常复杂。Buckler 等<sup>[25]</sup>利用 5 000 份重

表 5 与 3 个群体相关的一致性 QTL  
Table 5 Important QTL detected in three populations

染色体 Chromosome	重叠区间 Overlapping interval	群体 Population	平均贡献率 Mean $R^2$	加性效应 Additive effect
雄穗主轴长 Tassel length				
2	171.5–197.2	获白 Huobai	7.07	−0.82
		威风 322 Weifeng 322	15.44	1.52
		黄野四 3 Huangyesi 3	10.84	0.82
6	71.1–98.4	多 229 Duo 229	11.21	1.16
		Pa405	6.89	0.70
		Mo17	10.32	−1.26
雄穗一级分枝数 Tassel primary branch number				
3	226.9–230.1	掖 478 Ye 478	19.48	−1.91
		齐 319 Qi 319	17.42	−1.95
		旅 28 Lü 28	14.40	−1.53
8	199.1–200.3	掖 478 Ye 478	11.03	1.26
		威风 322 Weifeng 322	8.90	0.99
		多 229 Duo 229	8.02	1.25
雄穗干重 Tassel weight				
3	78.5–97.6	郑 58 Zheng 58	8.64	−0.24
		多 229 Duo 229	7.01	−0.32
		Mo17	9.99	−0.30

重叠区间指的是标记区间重叠的部分在 IBM 2008 Neighbors 图谱上的位置。贡献率和效应值均为不同环境下的平均值。效应为正代表来自黄早四的等位基因起增效作用, 效应为负代表自黄早四的等位基因起减效作用。

Overlapping interval is the interval overlapped among marker intervals in IBM 2008 Neighbors map.  $R^2$  and additive effect are the mean across environments. Positive additive effect indicates that the allele with increasing effect is contributed by Huangzaosi.

组自交系群体对玉米花期相关性状的上位性分析表明, 玉米花期相关性状的上位性互作贡献率很小, 这和本研究对玉米雄穗相关性状上位性分析结果相似。总之, 目前对玉米雄穗相关性状的上位性作用了解十分有限, 仍需深入研究。

3.2 不同群体间的比较

本研究表明, 虽然这 11 个群体有共同亲本黄早四, 但是不同群体检测到的一致性 QTL 仍然比较少。只检测到 5 个在 3 个群体中稳定表达的一致性 QTL 及 16 个在 2 个群体中稳定表达的一致性 QTL。其原因可能有 2 个方面, 一是等位变异多态性, 只有当双亲等位基因效应差异较大时, 才可能检测到 QTL; 二是上位性效应等, 但这方面的信息较少<sup>[26]</sup>。在 3 个群体中均能稳定表达的 5 个一致性 QTL 中, 其中 3 个来自黄早四的等位基因在这 3 个群体中作用方向一致, 这 3 个片段有可能是黄早四作为骨干亲本携带的重要片段。

4 结论

玉米雄穗相关性状是由主效及微效 QTL 共同控

制的, 同时存在着广泛的 QTL 与环境互作和上位性互作。得到 15 个环境钝感主效位点及 21 个一致性区间, 可以作为精细定位、基因克隆和分子标记辅助选择的候选位点。挖掘到黄早四在不同群体中起重要作用的位点, 为进一步改良和利用黄早四提供了一些有用的信息。

References

[1] Lambert R J, Johnson R R. Leaf angle, tassel morphology, and the performance of maize hybrids. *Crop Sci*, 1978, 18: 499–502

[2] Gerald K S, Miranda Filho J B, Vencovsky R. Estimates of genetic parameters of tassel characters in maize (*Zea mays* L.) and breeding perspectives. *Maydica*, 1985, 30: 1–14

[3] Monneveux P, Sanchez C, Tiessen A. Future progress in drought tolerance in maize needs new secondary traits and cross combinations. *J Agric Sci*, 2008, 146: 287–300

[4] Li Y, Ma X, Wang T, Li Y, Liu C, Liu Z, Sun B, Shi Y, Song Y, Carlone M, Bubeck D, Bhardwaj H, Whitaker D, Wilson W, Jones E, Wright K, Sun S, Niebur W, Smith S. Increasing maize productivity in China by planting hybrids with germplasm that responds favorably to higher planting densities. *Crop Sci*, 2011, 51: 2391–2400

[5] Brown P J, Upadhyayula N, Mahone G S, Tian F, Bradbury P J,

- Myles S, Holland J B, Flint-Garcia S, McMullen M D, Buckler E S, Rocheford T R. Distinct genetic architectures for male and female inflorescence traits of maize. *PLoS Genet*, 2011, 7: 1–14
- [6] Mickelson S M, Stuber C S, Senior L, Kaeppler S M. Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 × Mo17 population of maize. *Crop Sci*, 2002, 42: 1902–1909
- [7] Upadyayula N, Silva H S, Bohn M O, Rocheford T R. Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 592–606
- [8] Tang H(汤华), Yan J-B(严建兵), Huang Y-Q(黄益勤), Zheng Y-L(郑用琰), Li J-S(李建生). QTL mapping of five agronomic traits in maize. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2005, 32(2): 203–209 (in Chinese with English abstract)
- [9] Wang D(王迪), Li Y-X(李永祥), Wang Y(王阳), Liu C(刘成), Liu Z-Z(刘志斋), Peng B(彭勃), Tan W-W(谭巍巍), Zhang Y(张岩), Sun B-C(孙宝成), Shi Y-S(石云素), Song Y-C(宋燕春), Wang T-Y(王天宇), Li Y(黎裕). Major quantitative trait loci analysis of tassel primary branch number and tassel weight in maize (*Zea mays*). *Chin Bull Bot* (植物学报), 2011, 46(1): 11–20 (in Chinese with English abstract)
- [10] Blanc G, Charcosset A, Mangin B, Gallais A, Moreau L. Connected populations for testing for epistasis: an application in maize. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 206–224
- [11] Peng B, Li Y, Wang Y, Liu C, Liu Z, Tan W, Zhang Y, Wang D, Shi Y, Sun B, Song Y, Wang T, Li Y. QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize across multi-environments. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 1305–1320
- [12] Maroof M, Biyashev R M, Yang G P, Zhang Q, Allard R W. Extraordinarily polymorphic microsatellite DNA in barley: species diversity, chromosomal location and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91: 5466–5470
- [13] Lander E S, Green P, Abrahamsen J, Barlow A, Daley M, Lincoln S, Newburg L. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. *Genomics*, 1987, 1: 174–181
- [14] Haldane J B S. The combination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linked factor. *Genetics*, 1919, 8: 299–309
- [15] Li H, Ye G, Wang J. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. *Genetics*, 2007, 175: 161–174
- [16] Wang J-K(王健康). Inclusive composite interval mapping of quantitative trait genes. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(2): 1–7 (in Chinese with English abstract)
- [17] Liao Y-X(廖永祥), Wang J(王瑾), Zhou R-H(周荣华), Ren Z-L(任正隆), Jia J-Z(贾继增). Mining favorable alleles of QTLs conferring 1000-grain weight from synthetic wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(11): 1877–1884 (in Chinese with English abstract)
- [18] Yang J, Zhu J. Predicting superior genotypes in multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 100: 1268–1274
- [19] Lu M(路明), Zhou F(周芳), Xie C-X(谢传晓), Li M-S(李明顺), Xu Y-B(徐云碧), Warburton M, Zhang S-H(张世煌). Construction of a SSR linkage map and mapping of quantitative trait loci (QTL) for leaf angle and leaf orientation with an elite maize hybrid. *Hereditas* (遗传), 2007, 29(9): 1131–1138 (in Chinese with English abstract)
- [20] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for tassel traits in maize. *Crop Sci*, 1999, 39: 1439–1443
- [21] Upadyayula N, Wassom J, Bohn M O, Rocheford T. Quantitative trait loci analysis of phenotypic traits and principal components of maize tassel inflorescence architecture. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 1395–1407
- [22] Pressoir G, Brown P J, Zhu W, Upadyayula N, Rocheford T, Buckler E S, Kresovich S. Natural variation in maize architecture is mediated by allelic differences at the PINOID co-ortholog barren inflorescence 2. *Plant J*, 2009, 58: 818–828
- [23] Vollbrecht E, Springer S P, Goh L, Buckler E S, Martienssen R. Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. *Nature*, 2005, 436: 1119–1126
- [24] Bortiri E, Hake S. Flowering and determinacy in maize. *J Exp Bot*, 2007, 58: 909–916
- [25] Buckler E S, Holland J B, Bradbury P J, Acharya C B, Brown P J, Browne C, Ersoz E, Flint-Garcia S, Garcia A, Glaubitz J C, Goodman M M, Harjes C, Guill K, Kroon D E, Larsson S, Lepak N K, Li H, Mitchell S E, Pressoir G, Peiffer J A, Rosas M O, Rocheford T R, Romay M C, Romero S, Saivo S, Villeda H S, Silva H S, Sun Q, Tian F, Upadyayula N, Ware D, Yates H, Yu J, Zhang Z, Kresovich S, McMullen M D. The genetic architecture of maize flowering time. *Science*, 2009, 325: 714–718
- [26] Chardon F, Virion B, Moreau L, Falque M, Joets J, Decousset L, Murigneux A, Charcosset A. Genetic architecture of flowering time in maize as inferred from quantitative trait loci meta-analysis and synteny conservation with the rice genome. *Genetics*, 2004, 168: 2169–2185