DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.00969

玉米产量相关性状 Meta-QTL 及候选基因分析

江培顺^{1,2,**} 张焕欣^{2,**} 吕香玲¹ 郝转芳² 李 博¹ 李明顺²
王宏伟¹ 慈晓科² 张世煌² 李新海² 史振声^{1,*} 翁建峰^{2,*}

¹ 沈阳农业大学特种玉米研究所, 辽宁沈阳 110161; ² 中国农业科学院作物科学研究所 / 作物分子育种国家工程实验室, 北京 100081

摘 要: 借助 IBM2 2008 Neighbors 高密度玉米遗传图谱整合了 1994—2012 年文献发表的玉米产量性状(穗行数、行粒数、粒重) 584 个 QTL。采用元分析方法, 确定了 22 个穗行数、7 个行粒数和 44 个粒重 Meta-QTL。根据 B73 基因组序列进行产量相关基因的重定位, 在 Meta-QTL 区段内分别获得 10 个玉米产量基因和 12 个与水稻 7 个产量基因同源的候选基因, 分别位于玉米染色体 Bins 1.04、1.06、1.07、2.04、2.06、3.04、4.05、4.07、4.09、5.03、5.04、5.05、7.02、8.03、9.03、10.06 和 10.07。玉米产量性状 Meta-QTL 及相关候选基因分析可以为分子标记辅助育种和基因克隆提供有用的信息。

关键词: 玉米; 产量性状; 元分析; Meta-QTL; 候选基因

Analysis of Meta-QTL and Candidate Genes Related to Yield Components in Maize

JIANG Pei-Shun^{1,2,**}, ZHANG Huan-Xin^{2,**}, LÜ Xiang-Ling¹, HAO Zhuan-Fang², LI Bo¹, LI Ming-Shun², WANG Hong-Wei¹, CI Xiao-Ke², ZHANG Shi-Huang², LI Xin-Hai², SHI Zhen-Sheng^{1,*}, and WENG Jian-Feng^{2,*}

¹ Special Maize Institute, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China; ² Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / National Engineer Laboratory of Crop Molecular Breeding, Beijing 100081, China

Abstract: In this study, 584 QTLs related to grain yield components (row number, kernel number per row and kernel weight) in maize were integrated from the published papers between 1994 and 2012 using the reference map of IBM2 2008 Neighbors high density maize genetic map. By Meta-analysis method, 73 Meta-QTLs for grain yield components were estimated, including 22 QTLs for row number, 7 QTLs for kernel number per row and 44 QTLs for kernel weight. With the B73 genome sequences, 10 maize genes and 12 rice homologous candidate genes related to yield components were comparatively and electronically mapped in consensus map, and these genes are located in maize chromosome Bins 1.04, 1.06, 1.07, 2.04, 2.06, 3.04, 4.05, 4.07, 4.09, 5.03, 5.04, 5.05, 7.02, 8.03, 9.03, 10.06, and 10.07. The analysis of Meta-QTL and candidate genes related to grain yield components will provide useful information for marker-assisted selection breeding and gene cloning in maize.

Keywords: Maize; Yield component; Meta-analysis; Meta-QTL; Candidate gene

玉米的穗行数、行粒数和粒重是非常重要的产量构成因子^[1]。从 20 世纪 90 年代至 21 世纪初, 研究者利用不同遗传群体和作图方法定位了 591 个穗行数、行粒数和粒重等玉米产量性状 QTL (Quantitative Trait Locus)^[2-36]。Veldboom 等^[14]利用 Mo17×H99 的 150 个 F_{2:3} 家系通过区间作图法(Interval Mapping, IM), 定位了穗长、穗粗、轴粗、粒长、穗

行数和粒重产量相关性状 QTL。Liu 等^[31]利用 Mo17×黄早四构建的 239 份重组自交系(Recombinant Inbred Line, RIL) 群体结合复合区间作图法(Composite Interval Mapping, CIM)进行了穗行数和行粒数的 QTL 定位。彭勃等^[8]基于混合线性模型的复合区间作图法(Mixed-model-based Composite Interval Mapping, MCIM)对齐 319×黄早四的 230 个 F_{2:3}

本研究由国家自然科学基金项目(31201219)和国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2011CB100106)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 史振声, E-mail: shi.zhensheng@163.com; 翁建峰, E-mail: jfweng@126.com

第一作者联系方式: E-mail: jiangpeishun@163.com **同等贡献(Contributed equally to this work)

Received(收稿日期): 2012-10-12; Accepted(接受日期): 2013-01-15; Published online(网络出版日期): 2013-03-22.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130322.1738.010.html>

家系进行果穗及籽粒性状的 QTL 定位。Li 等^[23]利用丹 232×N04 构建的 220 个 BC₂F₂ 家系定位了穗行数及行粒数等产量性状 QTL。但是, 不同研究的试验环境、作图群体、群体类型、性状选取、统计方法等存在差异, 在单个 QTL 定位试验中难以检测到控制性状的全部 QTL。由于标记密度的限制, 定位到的 QTL 置信区间遗传距离较大, QTL 的有效性较低, 使得上述 QTL 难以有效地应用于分子标记辅助选择 (Marker Assisted Selection, MAS) 等育种实践。

生物信息学和比较基因组学的理论和方法在作物性状基因比较定位上已经成功应用。高密度的玉米 IBM 遗传图谱^[37]为不同试验 QTL 整合和“一致性”图谱构建奠定了基础。在整合不同试验 QTL 信息基础上采用元分析方法统计分析, 可以对数据全面检验^[38], 建立数学模型、优化 QTL 置信区间^[39]。吕香玲等^[40]收集玉米抗甘蔗花叶病毒 QTL 信息, 采用元分析方法, 确定了 3 个抗病毒 Meta-QTL, 并在第 3 染色体抗病 Meta-QTL 区间内筛选出 4 个候选基因。Shi 等^[41]收集了 58 个玉米灰斑病 QTL, 获得 26 个 Meta-QTL。王邦太等^[42]整合了不同试验中定位的 400 个玉米产量及产量相关性状 QTL, 发掘出 96 个 Meta-QTL, 包含 5 个穗行数、3 个行粒数和 43 个粒重 Meta-QTL。

玉米 B73 基因组参考图谱 B73 RefGen_v1 (B73 reference genome version 1)^[43]的绘制完成和基因组数据库 Maizesequence 网站 (<http://www.maizesequence.org/>) 的建立, 为通过作物间基因的同源比对寻找玉米候选基因提供了依据。Li 等^[50-51]通过玉米与水稻的同源性克隆得到 *ZmGS3* 和 *ZmGW2* 基因, 应用 qRT-PCR (real-time quantitative reverse transcription PCR) 技术寻找基因表达模式, 利用关联分析群体解析候选基因对粒长、粒宽和粒重的表型贡献率。

本文系统整理了 1994—2012 年主要文献发表的玉米穗行数、行粒数和粒重 QTL 信息, 利用 BioMercator2-1 软件将不同作图群体的 QTL 映射到 IBM2 2008 Neighbors 遗传图谱上, 采用元分析方法获得产量性状 Meta-QTL, 在玉米 B73 基因数据库中寻找与水稻同源的产量候选基因, 为发掘 Meta-QTL 内产量候选基因和进行分子标记辅助育种提供基础。

1 材料与方法

1.1 玉米穗行数、行粒数及粒重 QTL 信息收集

收集 1994—2012 年主要刊物发表的 35 篇文献中穗行数、行粒数和粒重 (50 粒重、百粒重、300 粒重和千粒重等) QTL 信息, 包括作图群体大小、群体类型、作图函数、染色体位置、LOD 值、贡献率、置信区间、加性效应、遗传图谱标记和遗传距离等。

1.2 玉米穗行数、行粒数及粒重 QTL 信息整合

在 QTL 定位试验中, QTL 位置 (最大可能性位置及其置信区间) 和贡献率 (解释表型变异的比率) 是 QTL 的两个重要参数^[40]。如果 QTL 的置信区间未知, 可以根据 Darvasi 和 Soller 的公式推断其 95% 的置信区间。

$$C.I. = 530 / (N \times R^2) \quad (1)$$

$$C.I. = 163 / (N \times R^2) \quad (2)$$

其中 *C.I.* 为 QTL 的置信区间 (Confidence Interval), *N* 代表作图群体的大小, *R*² 代表 QTL 的遗传贡献率, 公式 (1) 适用于回交和 F₂ 作图群体, 公式 (2) 适用于重组自交系作图群体。

以 IBM2 2008 Neighbors 高密度分子连锁图谱为参考图谱, 可以方便地整合不同来源的 QTL。应用 BioMercator2-1 软件^[39]进行 QTL 映射, 利用齐序函数计算共有标记间距, 将原始 QTL 的最佳位置及置信区间的两端坐标按比例标注到 IBM2 2008 Neighbors 参考图谱上。如果某个 QTL 不能映射或映射位置超出参考图谱范围, 则舍弃该 QTL。

1.3 玉米穗行数、行粒数及粒重 QTL 的元分析

利用 BioMercator2-1 软件的元分析功能, 分别确定入选的穗行数、行粒数和粒重 Meta-QTL 的位置及置信区间。应用 BioMercator2-1 软件中的 Maps-analysis 程序进行元分析, 由 *N* 个独立存在的与一个性状相关并且位于同一染色体同一座位附近的 QTL 计算出 1 个 Meta-QTL。以 BioMercator2-1 软件分析 Meta-QTL 将给出 5 个模型, 包括 1-、2-、3-、4-和 *N*-QTL 5 个模型, 每一个模型都按照最大似然函数比的方法通过高斯定理给出在染色体上最可能排列的位置和置信区间, 由 AIC 最小值给出的最优 QTL 模型即 Meta-QTL^[39]。Meta-QTL 简称 MQTL, 选取标准为初始 QTL 不少于 3 个。穗行数 MQTL 简称 MRN, 行粒数 MQTL 简称 MKNR, 粒重 MQTL 简称 MKW。

1.4 产量相关基因的玉米基因组定位

在玉米基因组数据库 MaizeGDB 网站 (<http://>

www.maizedb.org/)查询已经克隆的玉米产量相关基因,在 NCBI 网站 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)中下载基因蛋白质序列并确定基因在以 B73 基因组为参照的物理位置。

从 Gramene 网站(<http://www.gramene.org/>)收集克隆的水稻产量相关基因,在 NCBI 网站(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)中下载基因蛋白质序列,并利用 Maizesequence 网站(<http://www.maizesequence.org/>)中的在线软件 BLASTp 比较水稻基因蛋白质序列与玉米 B73 基因组数据库中已知代谢相关基因蛋白质序列的同源性,比对条件为蛋白质序列匹配度大于 80%, E-value 值小于 $1E-10$, 确定同源基因的物理位置,以寻找产量代谢调节相关的同源基因。

对于玉米产量性状基因和与水稻同源的候选基因,通过在 B73 基因组的物理位置和附近分子标记的物理位置,将基因信息映射至 IBM2 2008 Neighbors 参考图谱上。

2 结果与分析

2.1 玉米穗行数、行粒数及粒重 QTL 信息收集

收集了 591 个 QTL (表 1), 其中含 186 个穗行数 QTL、130 个行粒数 QTL 和 275 个粒重 QTL。有 2 个穗行数、3 个行粒数和 2 个粒重的初始 QTL 没有映射至 IBM2 2008 Neighbors 参考图谱上,整合到 584 个 QTL。

2.2 玉米穗行数、行粒数及粒重 QTL 元分析

对成功映射的 584 个 QTL 分性状进行元分析,共获得 73 个 MQTL (图 1), 其中穗行数 22 个、行粒数 7 个、粒重 44 个。其初始 QTL 数目介于 3 个至 7 个。73 个 MQTL 在 10 条染色体上均有分布,介于 1 个(第 6 染色体)至 14 个(第 5 染色体),其置信区间的变异范围为 0.36~49.69 cM, 平均为 20.03 cM。

玉米穗行数、行粒数及粒重 MQTL 的染色体分布存在部分重叠现象,如第 1 染色体 653.7~678.1 cM、第 2 染色体 208.6~254.1 cM、第 4 染色体 288.8~344.5 cM 和 561.8~584.9 cM、第 5 染色体 389.3~437.4 cM 和 131.9~161.1 cM、第 7 染色体 157.3~175.6 cM 和第 9 染色体 236.0~273.3 cM 区间内,穗行数和粒重 MQTL 有部分区间重叠;第 5 染色体 96.2~168.3 cM 区间内行粒数 MQTL 分别与穗行数及粒重 MQTL 存在部分重叠,上述区段可能存在控制玉米产量性状的“一因多效”QTL。

2.3 玉米穗行数、行粒数及粒重 MQTL 区间的候选基因分析

通过玉米基因组数据库网站 (<http://www.maizedb.org/>)查询发现 10 个玉米产量相关基因位于 MQTL 区域内(图 1): *Red color 1*^[44] 基因位于第 10 染色体 MRN21 内,调节花青素色素沉淀,是穗重和株高的增效基因。胞质谷氨酰胺合成酶基因 *Gln5* (*Glutamine synthetase 5*)^[45], 参与氮再同化和氮转运,调控玉米籽粒大小,与 MKW20 紧密连锁。*BT2A* (*Brittle 2A*)^[46] 基因编码腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶异四聚体中的 2 个小亚基,调节淀粉在籽粒中的生物合成,该基因位于 MKW36 内。第 2 染色体 Bin 2.04 位置 MKNR2 内含有控制玉米籽粒发育过程中细胞分裂素合成的异戊烯基转移酶 *ZmIPT2* (*Zea mays Isopentenyl Transferase 2*)^[47] 基因。

通过水稻编码跨膜蛋白和环形 E3 泛素连接酶产量基因 *GS3*^[48] 和 *GW2*^[49] 同源克隆得到的 *ZmGS3*^[50] 和 *ZmGW2*^[51] 基因家族, *ZmGS3-CHR1-1*、*ZmGS3-CHR1-2*、*ZmGS3-CHR2*、*ZmGS3-CHR7* 和 *ZmGW2-CHR4*、*ZmGW2-CHR5* 基因分别位于 MKW3、MRN1、MKW10、MKW33、MKW22 和 MRN14 区段内。

利用 MaizeSequence 网站(<http://www.maizesequence.org/>)中的在线软件 BLASTp 比较水稻产量基因蛋白质序列与玉米 B73 蛋白质序列的同源性,在玉米 MQTL 区段内共获得与 7 个水稻产量基因同源的 12 个候选基因,分别位于 Bins 1.06、3.04、4.05、5.03、5.04、5.05、7.02、8.03、9.03 和 10.07, 其中 Bins 5.03 和 5.05 含有 2 个候选基因。7 个水稻产量基因包括水稻调控小穗花序构成、圆锥花序发育和圆锥花序籽粒数的基因 *Floral Organ Number 1* (*FON1*)^[52], 编码一个富含亮氨酸重复序列的类受体激酶,增加花器官数目; *Grain number 1a* (*Gn1a*)^[53] 基因表达的减弱使细胞分裂素脱氢酶含量降低,细胞分裂素在花序分生组织中积累,增加花序器官的数目,穗粒数增多,最终提高水稻的产量; *Ideal Plant Architecture 1* (*IPA1*)^[54] 基因编码一个含 SBP-box 的转录因子,使穗粒数和千粒重显著增加;增加花器官数的 *Larger Panicle* (*Lp*)^[55] 基因编码富含 Kelch 重复序列 F-box 蛋白;编码一个含 CCT 结构域蛋白家族成员的 *Ghd7*^[56] 基因是穗粒数、株高和开花时间的增效基因;与籽粒灌浆相关的 *OsAGPS2* 和 *OSSUT1*^[57] 基因分别编码葡萄糖-1-磷酸腺苷酰基转移酶和蔗糖转运蛋白 SUT1,为粒重的增效基因。

表 1 玉米穗行数、行粒数和粒重 QTL 信息整合

Table 1 Summary of the QTL of row number, kernel number per row, and kernel weight in maize reported previously

亲本 Parent	群体类型 Type of population	群体大小 Population size	分析方法 Analysis method	QTL 数目/ 穗行数 Number of QTL for RN	QTL 数目/ 行粒数 Number of QTL for KNR	QTL 数目/ 粒重 Number of QTL for KW	参考文献 Reference
Zong31×P138	F _{2:3}	230	IM	3	4	4	Xiang et al., 2001 ^[12]
Mo17×Huangzaosi	F _{2:3}	191	CIM	13	9	9	Lan et al., 2005 ^[3]
48-2×Shen5003	F _{2:3}	166	IM	4	3	5	Yang et al., 2005 ^[4]
Zong3×87-1	F _{2:3}	266	IM	7	5	5	Yan et al., 2006 ^[5]
Zong3×87-1	F _{2:3}	441	CIM	9	—	5	Tang et al., 2007 ^[6]
HuangC×X178	F _{2:3}	203	CIM	9	6	9	Liu et al., 2007 ^[7]
Qi319×Huangzaosi	F _{2:3}	230	MCIM	—	—	3	Peng et al., 2010 ^[8]
Ye478×Huangzaosi	F _{2:3}	235	MCIM	5	—	—	Tan et al., 2011 ^[9]
Qi319×Huangzaosi	F _{2:3}	230		4	—	—	
Ye478×Huangzaosi	F _{2:3}	235		6	—	—	
Qi319×Huangzaosi	F _{2:3}	230		5	3	—	
Ye478×QB80	BC ₄ F ₂	61	CIM	4	4	4	Zhao et al., 2011 ^[11]
Ye478×Qi319	BC ₄ F ₂	72		3	4	3	
R×P	F ₂	290	IM	—	—	5	Doebley et al., 1994 ^[12]
C×M	F ₂	260		—	—	4	
IHP×ILP	F ₃	100	—	—	—	15	Goldman et al., 1994 ^[13]
Mo17×H99	F _{2:3}	150	IM	6	—	4	Veldboom et al., 1994 ^[14]
KW1265×D146	F _{2:3}	380	IM	—	—	10	Schon et al., 1994 ^[15]
IHO×ILO	F _{2:3}	200	SMA	—	—	3	Berke et al., 1995 ^[16]
Mo17×H99	F _{2:3}	150	IM	2	—	7	Veldboom et al., 1996 ^[17]
Mo17×H99	RIL	185	CIM	—	—	13	Austin et al., 1998 ^[18]
Mo17×H99	F _{2:3}	143		—	—	10	
KW1265×D146	F _{2:3}	344	CIM	—	—	13	Melchinger et al., 1998 ^[19]
KW1265×D146	F _{2:3}	107		—	—	6	
Zong3×87-1	F _{2:3}	266	CIM	6	3	8	Yan et al., 2006 ^[20]
Zong3×87-1	RIL	294	MCIM	—	47	19	Lu et al., 2006 ^[21]
B73×ILP	BC ₁ F ₁	150	CIM	2	4	—	Upadyayula et al., 2006 ^[22]
Dan232×N04	BC ₂ F ₂	220	CIM	6	2	5	Li et al., 2007 ^[23]
Zong3×87-1	RIL	294	MCIM	22	—	33	Ma et al., 2007 ^[24]
Shen5003×P138	RIL	450	CIM	3	—	2	Guo et al., 2008 ^[25]
IG-1×BR-106	F _{2:3}	400	CIM	4	5	—	Sabadin et al., 2008 ^[26]
CML444×SC-Malawi	RIL	236	CIM	—	—	8	Messmer et al., 2009 ^[27]
Qi319×Mo17	F _{2:3}	166	CIM	—	—	6	Zheng et al., 2009 ^[28]
8984×GY220	F _{2:3}	285	CIM	4	1	5	Li et al., 2009 ^[29]
8622×GY220	F _{2:3}	265		4	1	1	
Shen5003×X178	F _{2:3}	210	CIM	6	5	5	Li et al., 2010 ^[30]
Mo17×Huangzaosi	RIL	239	CIM	3	5	—	Liu et al., 2010 ^[31]
Qi319×Huangzaosi	F _{2:3}	230	MCIM	—	—	4	Peng et al., 2011 ^[32]
Ye478×Huangzaosi	F _{2:3}	235		—	—	4	
Zheng58×Chang7-2	F _{2:3}	231	CIM	11	7	6	Guo et al., 2011 ^[33]
Ye478×Dan340	F _{2:3}	397	CIM	13	—	—	Lu et al., 2011 ^[34]
Dan232×N04	RIL	258	CIM	8	5	1	Li et al., 2011 ^[35]
8622×GY220	RIL	282	CIM	11	5	7	Yang et al., 2012 ^[36]
	RIL	263		5	2	12	

RN: 穗行数; KNR: 行粒数; KW: 粒重。SMA: 单标记分析法; IM: 区间作图法; CIM: 复合区间作图法; MCIM: 基于混合线性模型的复合区间作图法。

RN: ear row number; KNR: kernel number per row; KW: kernels weight. SMA: single marker analysis; IM: interval mapping; CIM: composite interval mapping; MCIM: mixed model based CIM.

3 讨论

3.1 玉米穗行数、行粒数及粒重 QTL 图谱的整合

IBM2 2008 Neighbors 图谱全长 8054.28 cM, 包含 RFLP、SSR、RAPD 以及基因等共计 15 991 个标记。该图谱标记信息量丰富, 与本文搜集的 QTL 原始定位图谱有大量共有标记, 标记间具有较高的匹配几率, 有利于整合不同来源的 QTL 信息。本文收集整理了 1994—2012 年发表的不同群体、不同条件下检测到的 591 个穗行数、行粒数和粒重 QTL, 共获得 73 个 MQTL, 包含 22 个穗行数、7 个行粒数和 44 个粒重 MQTL。73 个 MQTL 的初始 QTL 数目介于 3 个至 7 个。

王帮太等^[42]整合了 1994—2008 年发表的 21 篇玉米产量相关性状 QTL 研究的文献, 分别获得 5 个、3 个和 43 个控制穗行数、行粒数和粒重 MQTL。在其得到 5 个穗行数 MQTL 中, 只有 1 个穗行数 MQTL 在第 9 染色体 240.0~250.0 cM 处与 MRN19 部分重合; 3 个行粒数 MQTL 都位于第 1 染色体, 但本研究在第 1 染色体没有得到行粒数 MQTL; 44 个粒重 MQTL 在玉米染色体上的分布与本研究结果差异也较大, 如第 1 染色体 7 个粒重 MQTL 中只有 1 个与 MKW6 在 665.17~678.14 cM 处部分重合。王帮太等收集了 21 个穗行数、46 个行粒数和 144 个粒重 QTL, 初始 QTL 的选取数目为 2 个。本研究收集了 186 个穗行数、130 个行粒数和 275 个粒重 QTL, 初始 QTL 的选取数目为不少于 3 个, 提高了 Meta-QTL 的初始 QTL 阈值。

3.2 产量候选基因的玉米基因组映射

QTL 定位的准确性和置信区间大小是定位和克隆其候选基因的基础。Wang 等^[58]整合鼠科动物调控 HDL 胆固醇水平的 QTL 和基因时, 发现两者位置有重叠, 提出缩小 QTL 置信区间, 进一步验证这些基因是否为 QTL 相应的候选基因。本文采用元分析方法, 缩小了 QTL 置信区间, 位于 Bins 10.06、4.07 和 8.03 相应 MQTL 的置信区间内包含 *Red color 1*、*Gn5* 和 *BT2A* 基因。

自 1992 年 Giraudat 等^[59]和 Arondel 等^[60]应用图位克隆技术在拟南芥中成功分离 *ABI3* 和 *FAD3* 基因以来, 此技术在拟南芥、番茄、小麦、水稻和玉米等 30 多种植物中成功应用, 且有大量基因被成功克

隆。图位克隆是建立在分子标记技术对目的基因精细定位的基础上, 作图群体大, 耗时耗力。如果应用元分析方法获得一个置信区间足够小的 MQTL, 经映射到物理图谱, 可以将目的基因锁定在一个较小的置信区间内。再针对目标区段构建回交群体, 然后根据基因的保守性进行目标基因的挖掘, 最后利用 EST 注释信息对所得到的基因进一步确认, 可以提高基因克隆的效率。

随着水稻和玉米等作物基因组测序的完成, Li 等^[50-51]利用玉米与水稻的序列同源性克隆得到了 *ZmGS3* 和 *ZmGW2* 基因, 位于确定的粒重 MQTL 区间内, 表明利用元分析方法确定和缩小 QTL 置信区间, 提高候选基因克隆效率是可选途径。本文通过同源比对在 MQTL 区段内得到 12 个穗粒数和粒重产量性状的候选增效基因, 为下一步克隆上述 MQTL 区段内的目标基因提供了信息。同时, 基于候选基因的关联分析已经在玉米产量基因研究中成功应用^[47]。本研究得到的 12 个产量候选基因可以应用 qRT-PCR 技术确定候选基因表达模式, 利用关联分析群体解析候选基因对穗行数、行粒数和粒重的表型贡献率。但是, 本研究发现并非所有已知的产量性状同源基因与 MQTL 位置重叠, 其可能原因, 一是控制产量相关性状的候选基因有待进一步挖掘。本研究分析的 35 个和穗行数、行粒数和粒重产量性状相关的水稻基因, 11 个基因经过同源比对得到玉米同源序列, 其中 7 个基因所得到的 12 个候选基因整合到目标图谱 MQTL 区段; 二是已有玉米产量相关性状 QTL 研究的局限性。前人大量玉米产量相关性状 QTL 研究中, 所应用的亲本群体不能完全覆盖玉米种质, 大多数所用定位群体为初级定位群体, 微效 QTL 的检测能力比较低, 已有研究不能检测到所有产量相关性状 QTL。例如, 调控玉米籽粒数的胞质谷氨酰胺合成酶基因 *Gln4* 位于 Bin5.07, 并没有位于 MQTL 区段内; 三是物种间性状的相关性。表 2 中所列出的候选基因大多数是粒重和穗粒数相关基因, 穗粒数为穗行数和行粒数的复合性状, 穗行数和行粒数很难找到同源基因而粒重相对容易获得候选基因, 如 *GS3* 和 *GW2* 基因在玉米中成功同源克隆到同源基因。本研究通过同源比对在 MQTL 区段内得到 12 个产量候选基因, 为进一步克隆玉米产量性状 Meta-QTL 奠定了基础。

表 2 玉米产量性状 MQTL 内的水稻同源候选基因

Table 2 The rice homologous candidate genes within MQTL related to grain yield components in maize

水稻基因 Rice gene	性状 Trait	蛋白 Protein	玉米候选基因 Maize candidate gene	Bins	物理位置 Physical position	E-value	参考文献 Reference
GS3	粒重 KW	假定的跨膜蛋白 A putative transmembrane protein	GRMZM2G139878	1.04	70,722,131–70,723,828	3.3E–35	Fan et al., 2006 ^[48]
			GRMZM2G028726	1.07	208,431,864–208,435,545	1.2E–21	
			GRMZM2G001660	2.06	184,392,257–184,395,666	1.3E–21	
			GRMZM2G172320	7.02	121,676,185–121,680,605	3.3E–17	
GW2	穗粒数 EN	环形 E3 泛素连接酶 Ring-type E3 ubiquitin ligase	GRMZM2G170088	4.09	227,035,854–227,040,108	3.8E–268	Song et al., 2007 ^[49]
			GRMZM2G007288	5.04	144,580,863–144,585,895	1E–265	
FON1	穗粒数 EN	含亮氨酸重复序列的类受体激酶 CLV1-like LRR receptor kinase	GRMZM2G300133	5.03	61,670,741–61,673,697	0	Moon et al., 2006 ^[52]
Gn1a	穗粒数 EN	细胞分裂素氧化脱氢酶 Cytokinin oxidase dehydrogenase	GRMZM2G325612	8.03	22,245,501–22,248,985	1.4E–235	Ashikari et al., 2005 ^[53]
IPA1	穗粒数 EN	含 SBP-box 的转录因子 Transcription factor-containing SBP-box	GRMZM2G097275	5.03	77,942,187–77,945,465	4.5E–49	Jiao et al., 2010 ^[54]
Lp	穗粒数 EN	富含 Kelch 重复序列 F-box 蛋白 Kelch repeat-containing F-box protein	GRMZM2G442489	9.03	98,920,082–98,921,128	2.7E–17	Li et al., 2011 ^[55]
			GRMZM2G142357	1.06	193,590,326–193,591,438	3.0E–14	
			GRMZM2G120408	5.04	139,232,616–139,233,866	6.8E–286	
			GRMZM2G179532	10.07	147,310,359–147,311,405	9.4E–29	
Ghd7	穗粒数 EN	含 CCT 结构域蛋白 CCT motif family protein	GRMZM2G021777	5.05	183,368,408–183,369,131	3.4E–12	Xue et al., 2008 ^[56]
OsAgpS2	粒重 KW	葡萄糖-1-磷酸腺苷酰基转移酶 Glucose-1-phosphate adenylyltransferase	GRMZM2G144002	7.02	23,759,650–23,766,540	5.2E–127	Kato et al., 2010 ^[57]
OSSUT1	粒重 KW	蔗糖转运蛋白 SUT1 Sucrose transport protein SUT1	GRMZM2G307561	3.04	94,795,614–94,800,012	4.1E–169	Kato et al., 2010 ^[57]
			GRMZM2G106741	4.05	124,952,090–124,954,793	2.4E–221	
			GRMZM2G081589	5.05	176,488,156–176,490,830	1.8E–224	

EN: 穗粒数; KW: 粒重。EN: kernel number per ear; KW: kernels weight.

4 结论

收集并整合了 1994—2012 年文献发表的玉米穗行数、行粒数和粒重 QTL 584 个, 确定了 22 个穗行数、7 个行粒数和 44 个粒重 Meta-QTL。在 Meta-QTL 区段内含有 10 个玉米产量性状基因和 12 个与水稻 7 个产量基因同源的候选基因, 分别位于玉米染色体 Bins 1.04、1.06、1.07、2.04、2.06、3.04、4.05、4.07、4.09、5.03、5.04、5.05、7.02、8.03、9.03、10.06 和 10.07。

References

[1] Evans L T. Storage capacity as a limitation on grain yield. In: IRRI, Rice Breeding. Los Banos, Philippines: International Rice

Research Institute, 1972. pp 499–511

[2] 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 J-J(黄烈健), Wang S-C(王守才), Dai J-R(戴景瑞). Construction of a yield genetic map and location of for component traits in maize by quantitative trait loci SSR markers. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2001, 28(8): 778–784 (in Chinese with English abstract)

[3] Lan J-H(兰进好), Li X-H(李新海), Gao S-R(高树仁), Zhang B-S(张宝石), Zhang S-H(张世煌). QTL analysis of yield components in maize under different environments. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(10): 1253–1259 (in Chinese with English abstract)

[4] Yang J-P(杨俊品), Rong T-Z(荣廷昭), Xiang D-Q(向道权), Tang H-T(唐海涛), Huang L-J(黄烈健), Dai J-R(戴景瑞). QTL mapping of quantitative traits in maize. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(2): 188–196 (in Chinese with English abstract)

- [5] Yan J-B(严建兵), Tang H(汤华), Huang Y-Q(黄益勤), Zheng Y-L(郑用璁), Chander S, Li J-S(李建生). QTL mapping major and epistatic analysis for yield and yield components using molecular markers. *Chin Sci Bull (科学通报)*, 2006, 51(12): 1413–1421 (in Chinese)
- [6] Tang J-H(汤继华), Yan J-B(严建兵), Ma X-Q(马西青), Teng W-T(滕文涛), Meng Y-J(孟义江), Dai J-R(戴景瑞), Li J-S(李建生). Genetic dissection for grain yield and its components using an “immortalized F₂ population” in maize. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2007, 33(8): 1299–1303 (in Chinese with English abstract)
- [7] 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)
- [8] Peng B(彭勃), Wang Y(王阳), Li Y-X(李永祥), Liu C(刘成), Liu Z-Z(刘志斋), Wang D(王迪), 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). QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize under different water regimes. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2010, 36(11): 1832–1842 (in Chinese with English abstract)
- [9] Tan W-W(谭巍巍), Wang Y(王阳), Li Y-X(李永祥), Liu C(刘成), Liu Z-Z(刘志斋), Peng B(彭勃), Wang D(王迪), Zhang Y(张岩), Sun B-C(孙宝成), Shi Y-S(石云素), Song Y-C(宋燕春), Yang D-G(杨德光), Wang T-Y(王天宇), Li Y(黎裕). QTL analysis of ear traits in maize across multiple environments. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, 2011, 44(2): 233–244 (in Chinese with English abstract)
- [10] Tan W-W(谭巍巍), Li Y-X(李永祥), Wang Y(王阳), Liu C(刘成), Liu Z-Z(刘志斋), Peng B(彭勃), Wang D(王迪), Zhang Y(张岩), Sun B-C(孙宝成), Shi Y-S(石云素), Song Y-C(宋燕春), Yang D-G(杨德光), Wang T-Y(王天宇), Li Y(黎裕). QTL mapping of ear traits of maize under different water regimes. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2011, 37(2): 235–248 (in Chinese with English abstract)
- [11] Zhao P(赵璞), Liu R-X(刘瑞响), Li C-P(李成璞), Xing X-R(邢向茹), Cao X-L(曹晓良), Tao Y-S(陶勇生), Zhang Z-X(张祖新). QTL mapping for grain yield associated traits using Ye478 introgression lines in maize. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, 2011, 44(17): 3508–3519 (in Chinese with English abstract)
- [12] Doebley J, Bacigalupo A, Stec A. Inheritance of kernel weight in two maize-teosinte hybrid populations: Implications for crop evolution. *Heredity*, 1994, 85: 191–195
- [13] Goldman I L, Rocheford T R, Dudley J W. Molecular markers associated with maize kernel oil concentration in an Illinois high protein × Illinois low protein cross. *Crop Sci*, 1994, 34: 908–915
- [14] Veldboom L R, Lee M. Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize: II. Determination of QTLs for grain yield and yield components. *Theor Appl Genet*, 1994, 89: 451–458
- [15] Schon C C, Melchinger A E, Boppenmaier J, Brunklaus-Jung E, Herrmann R G, Seitzer J F. RFLP mapping in maize: quantitative trait loci affecting testcross performance of elite European flint lines. *Crop Sci*, 1994, 34: 378–389
- [16] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize. *Crop Sci*, 1995, 35: 1542–1549
- [17] Veldboom L R, Lee M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and nonstress environments: I. Grain yield and yield components. *Crop Sci*, 1996, 36: 1310–1319
- [18] Austin D F, Lee M. Detection of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize across generations in stress and nonstress environments. *Crop Sci*, 1998, 38: 1296–1308
- [19] Melchinger A E, Utz H F, Schon C C. Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects. *Genetics*, 1998, 149: 383–403
- [20] 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
- [21] Lu G H, Tang J H, Yan J B, Ma X Q, Li J S, Chen S J, Ma J C, Liu Z X, Zhu L, 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
- [22] Upadaya N, Da 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
- [23] Li Y L, Niu S Z, Dong Y B, Cui D Q, Wang Y Z, Liu Y Y, Wei M G. Identification of trait-improving quantitative trait loci for grain yield components from a dent corn inbred line in an advanced backcross BC₂F₂ population and comparison with its F_{2,3} population in popcorn. *Theor Appl Genet*, 2007, 115: 129–140
- [24] 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
- [25] Guo J F, Su G Q, Zhang J P, Wang G Y. Genetic analysis and QTL mapping of maize yield and associated agronomic traits under semi-arid land condition. *Afr J Biotech*, 2008, 7: 1829–1838
- [26] Sabadin P K, Souza Junior C L D, Souza A P D, Franco Garcia A A. QTL mapping for yield components in a tropical maize population using microsatellite markers. *Heredity*, 2008, 145: 194–203
- [27] Messmer R, Fracheboud Y, Banziger M, Vargas M, Stamp P, Ribaut J M. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 913–930
- [28] Zheng H J, Wu A Z, Zheng C C, Wang Y F, Cai R, Shen X F, Xu R R, Liu P, Kong L J, Dong S T. QTL mapping of maize (*Zea mays*) stay-green traits and their relationship to yield. *Plant Breed*,

- 2009, 128: 54–62
- [29] 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
- [30] Li M, Guo X, Zhang M, Wang X P, Zhang G D, Tian Y C, Wang Z L. Mapping QTLs for grain yield and yield components under high and low phosphorus treatments in maize. *Plant Sci*, 2010, 178: 454–462
- [31] Liu X H, He S L, Zheng Z P, Huang Y B, Tan Z B, Wu X. QTL Identification for row number per ear and grain number row in maize. *Maydica*, 2010, 55: 127–133
- [32] Peng B, Li Y X, Wang Y, Liu C, Liu Z Z, Tan W W, Zhang Y, Wang D, Shi Y S, Sun B C, Song Y C, Wang T Y, Li Y. QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize across multi-environments. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 1305–1320
- [33] Guo J J, Chen Z L, Liu Z P, Wang B B, Song W B, Li W, Chen J, Dai J R, Lai J S. Identification of genetic factors affecting plant density response through QTL mapping of yield component traits in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica*, 2011, 182: 409–422
- [34] Lu M, Xie C X, Li X H, Hao Z F, Li M S, Weng J F, Zhang D G, Bai L, Zhang S H. Mapping of quantitative trait loci for kernel row number in maize across seven environments. *Mol Breed*, 2011, 28: 143–152
- [35] Li J Z, Zhang Z W, Li Y L, Wang Q L, Zhou Y G. QTL consistency and meta-analysis for grain yield components in three generations in maize. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 771–782
- [36] Yang G H, Li Y L, Wang Q L, Zhou Y G, Zhou Q, Shen B T, Zhang F F, Liang X J. Detection and integration of quantitative trait loci or grain yield components and oil content in two connected recombinant inbred line populations of high-oil maize. *Mol Breed*, 2012, 29: 313–333
- [37] Lee M, Beavis W D, Grant D, Katt M, Blair D, Hallauer A. Expanding the genetic map of maize with the intermated B73 × Mo17 (IBM) population. *Plant Mol Biol*, 2002, 48: 453–461
- [38] Rudner L M, Glass G V, Evaritt D L, Emery P J. A user's Guide to the Meta-analysis of Research Studies Meta-stat: Software to Aid in the Meta-analysis of Research Findings. Educational Resources Information Center Clearinghouse on Assessment and Evaluation (ERIC), 2002
- [39] Goffinet B, Gerber S. Quantitative trait loci: A meta-analysis. *Genetics*, 2000, 155: 463–473
- [40] Lü X-L(吕香玲), Li X-H(李新海), Xie C-X(谢传晓), Hao Z-F(郝转芳), Ji H-L(吉海莲), Shi L-Y(史利玉), Zhang S-H(张世煌). Comparative QTL mapping of resistance to sugarcane mosaic viruses maize based on bioinformatics. *Hereditas* (遗传), 2008, 30(1): 101–108 (in Chinese with English abstract)
- [41] Shi L Y, Li X H, Hao Z F, Xie C X, Ji H L, Lü X L, Zhang S H, Pan G T. Comparative QTL mapping of resistance to gray leaf spot in maize based on bioinformatics. *Agric Sci China*, 2007, 6: 1411–1419
- [42] Wang B-T(王帮太), Wu J-Y(吴建宇), Ding J-Q(丁俊强), Xi Z-Y(席章营). Map integration of QTLs for grain yield and its related traits in maize. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2009, 35(10): 1836–1843 (in Chinese with English abstract)
- [43] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, Stein J C, Wei F S, Pasternak S, Liang C Z, Zhang J W, Fulton L, Graves T A, Minx P, Reily A D, Courtney L, Kruchowski S S, Tomlinson C, Strong C, Delahaunty K, Fronick C, Courtney B, Rock S M, Belter E, Du F Y, Kim K, Abbott R M, Cotton M, Levy A, Marchetto P, Ochoa K, Jackson S M, Gillam B, Chen W Z, Yan L, Higginbotham J, Cardenas M, Waligorski J, Applebaum E, Phelps L, Falcone J, Kanchi K, Thane T, Scimone A, Thane N, Henke J, Wang T, Ruppert J, Shah N, Rotter K, Hodges J, Ingenthron E, Cordes M, Kohlberg S, Sgro J, Delgado B, Mead K, Chinwalla A, Leonard S, Crouse K, Collura K, Kudrna D, Currie J, He R F, Angelova A, Rajasekar S, Mueller T, Lomeli R, Scara G, Ko A, Delaney K, Wissotski M, Lopez G, Campos D, Braidotti M, Ashley E, Golser W, Kim H R, Lee S, Lin J, Ujmic Z, Kim W, Talag J, Zuccolo A, Fan C Z, Sebastian A, Kramer M, Spiegel L, Nascimento L, Zutavern T, Miller B, Ambrose C, Muller S, Spooner W, Narechania A, Ren L, Wei S, Kumari S, Faga B, Levy M J, McMahan L, Buren P V, Vaughn M W, Ying K, Yeh C T, Emrich S J, Jia Y, Kalyanaraman A, Hsia A P, Barbazuk W B, Baucom R S, Brutnell T P, Carpita N C, Chaparro C, Chia J M, Deragon J M, Estill J C, Fu Y, Jeddelloh J A, Han Y J, Lee H, Li P H, Lisch D R, Liu S Z, Liu Z J, Nagel D H, McCann M C, SanMiguel P, Myers A M, Nettleton D, Nguyen J, Penning B W, Ponnala L, Schneider K L, Schwartz D C, Sharma A, Soderlund C, Springer N M, Sun Q, Wang H, Waterman M, Westerman R, Wolfgruber T K, Yang L X, Yu Y, Zhang L F, Zhou S G, Zhu Q H, Bennetzen J L, Dawe R K, Jiang J M, Jiang N, Presting G G, Wessler S R, Aluru S, Martienssen R A, Clifton S W, McCombie W R, Wing R A, Wilson R K. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science*, 2009, 326: 1112–1115
- [44] Pulu R, Bucci A, Casella L, Lago C, Badone F C, Cassani E, Landoni M. A quantitative trait locus involved in maize yield is tightly associated to the *r1* gene on the long arm of chromosome 10. *Mol Breed*, 2012, 30: 799–807
- [45] Martin A, Lee J, Kichey T, Gerentes D, Zivy M, Tatout C, Dubois F, Balliau T, Valot B, Davanture M, Laforgue T T, Quillere I, Coque M, Gallais A, Gonzalez Moro M B, Bethencourt L, Habash D Z, Lea P J, Charcosset A, Perez P, Murigneux A, Sakakibara H, Edwards K J, Hirel B. Two cytosolic glutamine synthetase isoforms of maize are specifically involved in the control of grain production. *Plant Cell*, 2006, 18: 3252–3274
- [46] Li N, Zhang S J, Zhao Y J, Li B, Zhang J R. Over-expression of AGPase genes enhances seed weight and starch content in transgenic maize. *Planta*, 2011, 233: 241–250
- [47] Brugiére N, Humbert S, Rizzo N, Bohn J, Habben J E. A member of the maize isopentenyl transferase gene family *Zea mays isopentenyl transferase 2* (*ZmIPT2*) encodes a cytokinin biosynthetic enzyme expressed during kernel development. *Plant Mol*

- Biol*, 2008, 67: 215–229
- [48] Fan C C, Xing Y Z, Mao H L, Lu T T, Han B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1164–1171
- [49] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase. *Nat Genet*, 2007, 39: 623–630
- [50] Li Q, Yang X H, Bai G H, Warburton M L, Mahuku G, Gore M, Dai J R, Li J S, Yan J B. Cloning and characterization of a putative *GS3* ortholog involved in maize kernel development. *Theor Appl Genet*, 2010, 120: 753–763
- [51] Li Q, Yang X H, Bai G H, Warburton M L, Mahuku G, Gore M, Dai J R, Li J S, Yan J B. Relationship, evolutionary fate and function of two maize co-orthologs of rice *GW2* associated with kernel size and weight. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 143
- [52] Moon S, Jung K H, Lee D E, Lee D Y, Lee J, An K, Kang H G, An G. The rice *FON1* gene controls vegetative and reproductive development by regulating shoot apical meristem size. *Mol Cells*, 2006, 21: 147–152
- [53] Ashikari M, Sakakibara H, Lin S, Yamamoto T, Takashi T, Nishimura A, Angeles E R, Qian Q, Kitano H, Matsuoka M. Cyto-kinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 2005, 309: 741–745
- [54] Jiao Y Q, Wang Y H, Xue D W, Wang J, Yan M X, Liu G F, Dong G J, Zeng D L, Lu Z F, Zhu X D, Qian Q, Li J Y. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. *Nat Genet*, 2010, 42: 541–545
- [55] Li M, Tang D, Wang K J, Wu X R, Lu L L, Yu H X, Gu M H, Yan C J, Cheng Z K. Mutations in the F-box gene *LARGER PANICLE* improve the panicle architecture and enhance the grain yield in rice. *Plant Biotech J*, 2011, 9: 1002–1013
- [56] Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, Zhao Y, Tang W J, Wang L, Zhou H J, Yu S B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. *Nat Genet*, 2008, 40: 761–767
- [57] Kato T, Taniguchi A, Horibata A. Effects of the alleles at *OsAGPS2* and *OsSUT1* on the grain filling in extra-heavy panicle type of rice. *Crop Sci*, 2010, 50: 2448–2456
- [58] Wang X S, Paigen B. Quantitative trait loci and candidate genes regulating HDL cholesterol: a murine chromosome map. *Arterioscler Thromb Vasc Biol*, 2002, 22: 1390–1401
- [59] Giraudat J, Hauge B M, Valon C, Smalle J, Parcy F, Goodman H M. Isolation of the *Arabidopsis ABI3* gene by positional cloning. *Plant Cell*, 1992, 4: 1251–1261
- [60] Arondel V, Lemieux B, Hwang I, Gibson S, Goodman H M, Somerville C R. Map-based cloning of a gene controlling omega-3 fatty acid desaturation in *Arabidopsis*. *Science*, 1992, 258: 1353–1355