DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.01521

基于多重相关 RIL 群体的玉米株高和穗位高 QTL 定位

李清超^{1,2,5} 李永祥¹ 杨钊钊¹ 刘 成³ 刘志斋⁴ 李春辉¹
彭 勃¹ 张 岩¹ 王 迪¹ 谭巍巍¹ 孙宝成³ 石云素¹
宋燕春¹ 张志明² 潘光堂^{2,*} 黎 裕¹ 王天宇^{1,*}

¹ 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ² 四川农业大学玉米研究所, 四川成都 611130; 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; ⁵ 毕节市农业科学研究所, 贵州毕节 551700

摘 要: 株高和穗位高是玉米育种中的重要农艺性状。本研究利用我国玉米育种中骨干亲本黄早四与来自不同杂种优势群的其他 11 个骨干自交系组配 11 个 RIL 群体, 开展基于单环境、联合环境的 QTL 分析, 分别检测到 269 个和 176 个 QTL。通过区段整合, 检测到 21 个株高主效 QTL 及 15 个穗位高主效 QTL, 这些 QTL 分布在第 1、第 2、第 3、第 6、第 7、第 8、第 9、第 10 染色体上。相对于共同亲本黄早四而言, 部分 QTL 在不同 RIL 群体中的效应方向一致, 来自共同亲本黄早四的等位基因在不同群体中能够稳定地表达。同时, 还分别定位到在多环境下稳定表达的 5 个株高、4 个穗位高“环境钝感 QTL”。此外, 进一步鉴定出 5 个重要的株高和穗位高 QTL 富集区段(bin 1.01–1.02, 1.08–1.11, 3.05, 8.03–8.05 和 9.07), 这些区段均包含多个株高和穗位高相关 QTL, 如 bin3.05 位点包含 7 个 QTL, bin8.03–8.05 位点分别包含 9 个 QTL, 且这些 QTL 至少在 3 个不同环境中能够被检测到, 这些区域对 QTL 的精细定位和克隆有重要参考价值。

关键词: 玉米; 株高; 穗位高; RIL; QTL

QTL Mapping for Plant Height and Ear Height by Using Multiple Related RIL Populations in Maize

LI Qing-Chao^{1,2}, LI Yong-Xiang¹, YANG Zhao-Zhao¹, LIU Cheng³, LIU Zhi-Zhai⁴, LI Chun-Hui¹, PENG Bo¹, ZHANG Yan¹, WANG Di¹, TAN Wei-Wei¹, SUN Bao-Cheng³, SHI Yun-Su¹, SONG Yan-Chun¹, ZHANG Zhi-Ming², PAN Guang-Tang², WANG Tian-Yu¹, and LI Yu¹

¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ² Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; ³ Institute of Food Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830000, China; ⁴ Southwest University, Chongqing 400716, China; ⁵ Bijie Institute of Agricultural Sciences, Bijie 551700, China

Abstract: Plant height and ear height are two important agronomic traits in maize. In this study, 11 RIL populations developed by crossing a common parent (Huangzaosi, a foundation inbred line of maize breeding in China) with other 11 elite inbred lines were applied to QTL mapping for plant height and ear height based on phenotype data of three locations in two years. A total of 269 QTL detected by single-environment analysis and 176 QTL by joint analysis were identified across all of six environments, respectively. Collectively, 21 major-effect QTL for plant height and 15 major effect QTL for ear height were detected, which were located on chromosome. 1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, and 10. It was found that the common parent (Huangzaosi) contributed the positive alleles for some QTL across different RIL populations. Five and four environment-insensitive QTL for plant height and ear height were also identified, respectively. Five QTL clustering regions related to plant and ear height, such as bin1.01–1.03, 1.08–1.11, 3.05–3.06, 8.03–8.05, and 9.07, were dissected, of which each region were covered under more than three environments. These genomic regions would be valuable for fine mapping and cloning of height related QTL in maize.

Keywords: Maize; Plant height; Ear height; RIL; QTL

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2011CB100100, 2009CB118401)和国家国际科技合作项目(2011DFA30450)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 王天宇, E-mail: wangtianyu@263.net, Tel: 010-62186632; 潘光堂, E-mail: pangt@sicau.edu.cn, Tel: 0835-2882714

第一作者联系方式: E-mail: liqingchao-2@163.com

Received(收稿日期): 2012-12-17; Accepted(接受日期): 2013-04-22; Published online(网络出版日期): 2013-07-09.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130709.1559.005.html>

玉米株高和穗位高是重要的农艺性状,也是玉米育种的重要目标性状。剖析玉米株高和穗位高的遗传结构,对制定有针对性的育种方案具有重要指导意义。20世纪80年代以来,分子标记技术的迅速发展和数量性状位点统计模型的日臻完善,为从分子水平研究玉米株高、穗位高的遗传基础提供了有力的支持。国内外研究者对玉米株高和穗位高 QTL 定位已有诸多报道,截至2012年10月, MaizeGDB 网站(<http://www.maizegdb.org/>)已经登录了2278个玉米相关性状 QTL 信息,其中包括319个株高 QTL 和43个穗位高 QTL。株高 QTL 主要分布于第1、第3、第8染色体 bin1.03、1.06、1.08、bin3.04–3.06、bin8.05–8.06 等区域,穗位高 QTL 主要分布于第1、第3、第6、第10染色体 bin 1.08、3.04、6.06 和 10.03 等区域,也有较多分布于 bin 8.05 区域。另外,还有几个关于玉米株高、穗位高的基因已被成功克隆,如 Winkler 等^[1]克隆出编码细胞色素 P450 的基因 *Dwarf3(D3)*,该基因参与早期赤霉素的生物合成; Bensen 等^[2]克隆了 *Anther ear1(An1)* 基因,该基因编码一个参与合成对映-贝壳杉烯的生化酶,而对映-贝壳杉烯参与了赤霉素的生物合成;张祖新等^[3]利用综3及其染色体代换系 SL15 将株高位点 *qPH3.1 (ZmGA3ox2)* 定位在侧翼标记为 ND87–ND88 的 12.6 kb 的空间内并成功克隆到该 QTL,该基因编码 GA3-β 羟化酶的生物合成。

需要注意的是,这些研究主要利用一个或少数几个传统意义上的双亲杂交群体进行 QTL 定位,导致仅能发现较少的基因组区域及其等位变异。多重相关性作图群体可以弥补这方面的不足^[4],例如,可提高作图精度,还可以深入了解 QTL 在不同遗传背景下的表达稳定性状况,为 QTL 精细定位和克隆以及未来的分子设计育种提供指导。

本研究以我国玉米优异骨干自交系黄早四与来自不同杂种优势群的其他11个重要自交系分别组配的大规模重组自交系(RIL)家系群为试验材料,结合多年多点的表型鉴定,发掘在不同环境条件下稳定表达的主效 QTL,解析共同亲本黄早四等位变异在不同遗传背景中的表达情况,以阐明玉米株高、穗位高的遗传基础,旨在为玉米株高和穗位高分子标记辅助选择、相关候选基因克隆提供支持 and 参考。

1 材料与方法

1.1 试验群体

以黄早四为共同亲本,与11个来自不同杂种优

势群的重要自交系杂交,通过单粒传法获得11个 RIL 群体,共计1972个家系的 F₇ 重组自交系。其他11个自交系分别为 K12、掖478、郑58、荻白、齐319、威风322、旅28、黄野四3、多229、Pa405 和 Mo17。11个 RIL 群体及其家系数目列于表1。

1.2 表型鉴定

于2009年和2010年,同时在北京中国农业科学院作物科学研究所昌平试验基地、河南新乡中国农业科学院试验基地和新疆农业科学院乌鲁木齐安宁渠试验站3个地点,种植11个重组自交系群体及其亲本。河南新乡为夏播,北京、新疆均为春播。这3个试验点位于我国不同的玉米生态区,具有广泛的农业生态环境多样性。采用随机区组设计,2次重复,单行区,行长3m,每行10株,行距0.6m,种植密度5.25万株 hm⁻²,其他田间管理措施同当地生产管理。

散粉15d后调查株高、穗位高,从每小区第3株开始,连续调查5株。株高即从地面至植株雄穗顶部的高度,以cm表示;穗位高为从地面到最上部果穗着生节的高度,以cm表示。

1.3 DNA 提取及连锁图谱构建

采用 CTAB 法^[5]提取各家系及群体亲本的基因组 DNA (每个家系混合提取10个单株的幼叶),然后利用787个 SNP 标记鉴定基因型。各群体多态性 SNP 标记数在155–211之间。采用 MAPMAKER/EXP3.0 软件构建各群体的连锁图谱。采用 Haldane^[6]函数将重组率转化为遗传距离(cM),用“map”命令确定标记之间的遗传距离,再用“ripple”命令检测标记顺序,用 Mapchart2.1 绘制连锁图。

1.4 表型数据统计分析及 QTL 作图

采用 SAS 软件的 PROC GLM 程序,进行株高和穗位高的六环境联合方差分析,用 SAS 的 PROC UNIVARIATE 和 PROC CORR 程序做各性状的正态分布检验和相关分析。按照公式 $h^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2 / n + \sigma_e^2 / nr)$ 计算遗传力,这里 σ_G^2 是遗传方差, σ_{GE}^2 是基因型与环境互作的方差, σ_e^2 是误差, n 为环境数, r 为重复数^[7]。利用软件 PLABSTAT (基于 dos 操作界面的一种软件,将数据按照软件要求格式整理成*.dat 文件即可)分别计算11个 RIL 群体株高、穗位高遗传相关系数。

利用基于混合线性模型的 QTL Network 2.1 软件分别进行单环境及6个环境的联合 QTL 分析^[8]。以 $P=0.05$ 为统计检测阈值,即当标记的 P 值小于统计检测阈值时,认为该标记处存在1个与性状有关

的 QTL, 同时估算 QTL 与环境及 QTL 之间的互作效应。

将在联合分析和单环境下都能够检测到, 且单环境下表型贡献率大于 10%的 QTL 定义为“主效 QTL”; 将在 5 个或以上环境中都检测到的 QTL 定义为“环境钝感 QTL”, 将不同群体的 QTL 定位结果映射到 IBM 2008 Neighbors 遗传图谱上, 相同染色体区域覆盖多个主效 QTL 的染色体区域定义为株高、穗位高“QTL 富集区段”。

2 结果与分析

2.1 表型分析

2.1.1 株高和穗位高的遗传变异 11 个 RIL 群体

株高、穗位高家系间差异均达到极显著水平, 表明 11 个群体株高、穗位高在不同环境下的表现差异显著(表 1)。11 个 RIL 群体株高和穗位高在 6 个环境下的遗传力均高于 0.90。与穗位高相比, 除多 229/黄早四、Mo17/黄早四群体的株高遗传力较高外, 其他群体株高遗传力相当或较低。

2.1.2 相关分析 由表 2 可知, 各群体的表型相关及遗传相关均表现为显著正相关。表型相关系数变化范围在 0.71 (旅 28/黄早四)~0.83 (齐 319/黄早四), 遗传相关系数在 0.67 (Pa405/黄早四)~0.85 (郑 58/黄早四和齐 319/黄早四)之间。表明, 11 个 RIL 群体的株高和穗位高可能受到一些共同基因和代谢途径的调控, 遗传基础具有相似性。

表 1 11 个 RIL 群体 6 个环境下的联合方差分析
Table 1 Analysis of variance (ANOVA) for plant height and ear height in the 11 RIL populations under six environments

群体 Population	株高 Plant height			穗位高 Ear height			群体大小 Population size
	h^2	σ^2_G	σ^2_{GE}	h^2	σ^2_G	σ^2_{GE}	
K12/黄早四 K12/Huangzaosi	0.91	168.2**	42.0**	0.93	80.1**	15.5**	184
掖 478/黄早四 Ye 478/Huangzaosi	0.95	332.6**	46.5**	0.96	144.0**	18.1**	184
郑 58/黄早四 Zheng 58/Huangzaosi	0.95	255.4**	22.5**	0.96	149.5**	10.2**	183
荻白/黄早四 Huobai/Huangzaosi	0.93	240.5**	39.7**	0.95	148.5**	16.6**	183
齐 319/黄早四 Qi 319/Huangzaosi	0.94	320.4**	56.3**	0.95	202.2**	25.8**	167
威风 322/黄早四 Weifeng 322/Huangzaosi	0.95	250.6**	22.0**	0.95	107.1**	14.2**	184
旅 28/黄早四 Lü 28/Huangzaosi	0.94	203.8**	17.0**	0.94	86.3**	9.4**	184
黄野 4 3/黄早四 Huangyesi I3/Huangzaosi	0.91	139.7**	17.2**	0.95	97.0**	7.5**	184
多 229/黄早四 Duo 229/Huangzaosi	0.96	257.2**	14.4**	0.95	119.4**	14.1**	184
Pa405/黄早四 Pa405/Huangzaosi	0.93	180.4**	23.3**	0.94	108.5**	15.1**	184
Mo17/黄早四 Mo17/Huangzaosi	0.95	256.1**	32.1**	0.94	101.4**	17.1**	151

**代表显著水平 $P < 0.01$ 。 ** indicates significance at $P < 0.01$.

表 2 联合环境条件下 11 个 RIL 群体的株高和穗位高表型及遗传相关统计分析表
Table 2 Phenotypic and genetic correlations between plant height and ear height in the 11 RIL populations across six environments

群体 Population	表型相关	遗传相关
	Phenotypic correlation	Genetic correlation
K12/黄早四 K12/Huangzaosi	0.73**	0.68**
掖 478/黄早四 Ye 478/Huangzaosi	0.80**	0.83**
郑 58/黄早四 Zheng 58/Huangzaosi	0.81**	0.85**
荻白/黄早四 Huobai/Huangzaosi	0.80**	0.80**
齐 319/黄早四 Qi 319/Huangzaosi	0.83**	0.85**
威风 322/黄早四 Weifeng 322/Huangzaosi	0.75**	0.77**
旅 28/黄早四 Lü 28/Huangzaosi	0.71**	0.70**
黄野 4 3/黄早四 Huangyesi 3/Huangzaosi	0.75**	0.79**
多 229/黄早四 Duo 229/Huangzaosi	0.72**	0.72**
Pa405/黄早四 Pa405/Huangzaosi	0.73**	0.67**
Mo17/黄早四 Mo17/Huangzaosi	0.73**	0.80**

*和**分别代表显著水平 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 。 * and ** indicate significance at $P < 0.05$ and $P < 0.01$.

同时发现,株高与穗位高呈现一种线性的相关性(图1)。在不同环境条件下,两者线性相关的决定系数 R^2 变化范围在0.36(旅28/黄早四)~0.76(郑58/黄早四)之间。表明在不同的生态地理区域及不同的年份间,尽管气候条件和田间管理措施等存在差异,目标性状间却呈现出显著的线性相关关系,进一步表明株高和穗位高之间在遗传基础上具有较大的相似性;但各群体间相关性的差异,则说明在不同群体中株高和穗位高的遗传基础可能不尽

相同。

2.2 QTL 定位分析

11个RIL群体在单环境分析条件下,分别检测到124个株高和145个穗位高QTL(未列出)。除第4、第5染色体外,其他染色体上均检测到大量的株高、穗位高主效QTL(图2)。其中,大部分主效QTL聚集在第1、第3、第8染色体上。就单个QTL解释表型变异的变化范围来说,株高为5.27%~17.88%,穗位高为6.21%~21.85%。

图1 11个RIL群体6个环境下的株高(PH)、穗位高(EH)线性相关拟合图

Fig. 1 Relationships between plant height (PH) and ear height (EH) for all the 11 RIL populations under six environments

图 2 11 个 RIL 群体株高和穗位高主效 QTL 定位状况

Fig. 2 Genomic distributions of detected QTL for plant height and ear height in the 11 RIL populations

黑色代表株高主效 QTL, 红色代表穗位高主效 QTL, 染色体上标注的紫红色区域代表株高和穗位高相关的重要候选基因区段。

Colors indicate QTL regions of plant height by black and ear height by red, amaranth bars indicate important candidate regions about plant and ear height.

在 6 个环境联合分析条件下, 11 个 RIL 群体中分别检测到 83 个和 93 个株高和穗位高 QTL。表 3 和表 4 分别显示了株高和穗位高在 6 个环境联合分析下定位到的主效 QTL, 其中部分区域在多个环境下均能被检测到, 例如位于 Bin1.02 的穗位高 QTL *Z58qeh1* (表 4), 在 6 个单环境和多环境联合分析下均能被检测到。对定位到的株高和穗位高 QTL, 根据定位区间的染色体位置进行整合, 最终确认了 21 个株高主效 QTL 和 15 个穗位高主效 QTL (表 3、表 4 和图 2)。

2.3 株高和穗位高环境钝感 QTL 与 QTL 富集区段定位分析

在 11 个 RIL 群体中, 针对株高和穗位高分别检测到 5 个和 4 个“环境钝感 QTL” (表 3 和表 4)。这些“环境钝感 QTL”一般能够解释较高的表型变异, 9

个钝感 QTL 中的 6 个解释的表型变异率超过 10%。其中 8 个钝感 QTL 的增效等位基因来自共同亲本黄早四。同时, 还鉴定出 5 个覆盖多个株高和穗位高 QTL 的“QTL 富集区段”(表 5 和图 2), 除 bin1.08–1.11 的 QTL 富集区段仅控制株高性状以外, 其余 QTL 富集区段均包括同时控制株高和穗位高的 QTL。同时还发现, 这些区段中, 除 2 个 QTL 富集区段的增效等位基因来自于不同亲本以外, 其余 3 个 QTL 富集区段的增效等位基因均来自共同亲本黄早四(表 5)。

3 讨论

3.1 玉米株高和穗位高 QTL 定位与“QTL 富集区”挖掘

株高和穗位高 QTL 定位研究前人已有很多报道,

本研究的部分结果与已有研究结果一致性较高,但也发现了一些新的 QTL 区域。例如,在 bin1.02–1.03 区域,其他研究者检测到控制株高的重要 QTL^[9-10],本研究在郑 58/黄早四群体、黄野四 3/黄早四群体的此区域也检测到相应的株高主效 QTL (*Z58qph1*、*HYS3qph1*),掖 478/黄早四群体和郑 58/黄早四群体在的区域还检测到 2 个主效穗位高 QTL (*Y478qeh1*、*Z58qeh1*)。同样,在 bin1.07–1.09 区域,前人发现存在株高主效 QTL^[9,11-17],本研究在旅 28/黄早四群体和 Pa405/HZ4 群体中也检测到 2 个主效 QTL (*L28qph1*、*PA405qph1*)。前人在 bin3.05–3.06 处定位到株高主效 QTL^[9,18-19],张岩等^[19]还检测到穗位高主效 QTL,本研究中除郑58/黄早四群体和 Pa405/HZ4 群体在此处仅检测到株高 QTL *Z58qph3* 和

PA405qph3 外, K12/HZ4 群体、掖 478/黄早四群体和威风 322/黄早四群体均同时检测到株高和穗位高 QTL (*K12qph3*、*Y478qph3*、*WF322qph3*、*K12qeh3*、*Y478qeh3* 和 *WF322qeh3*)。相似的是,前人在 bin 8.03–8.05 区域检测到株高 QTL^[14,20-22],张岩等^[19,22]还检测到穗位高 QTL,本研究除在齐 319/黄早四群体和多 229/黄早四群体在此区域仅检测到穗位高 QTL *Q319qeh8* 和 *D229qeh8* 外,获白/黄早四群体、黄野四 3/黄早四群体和 Mo17/HZ4 群体均同时检测到株高和穗位高 QTL (*HBqph8*、*HYS3qph8*、*Mo17qph8*、*HBqeh8-1*、*HBqeh8-2*、*HYS3qeh8* 和 *Mo17qeh8*)。本研究多 229 群体/黄早四在 bin1.11 处还发现表型解释率较大的株高主效 QTL *D229qph1*,这与张岩等^[19]的报道一致。另外,在本研究中还发

表 3 6 个环境联合分析下在 11 个 RIL 群体中检测到的株高主效 QTL
Table 3 QTL for plant height based on joint analysis across six environments in the 11 RIL populations

QTL	Bin	标记区间 Interval (cM)	加性效应 Additive effect	贡献率 R^2 (%)		检测到该 QTL 的环境数目 No. of Environments
				Q	QE	
<i>K12qph3</i>	3.06	32.6–38.0	–5.8	7.73	1.20	1
<i>Y478qph3</i>	3.05	42.0–47.3	–7.5	11.50	0.33	5
<i>Z58qph1</i>	1.02	55.6–66.5	6.4	7.95	0.11	3
<i>Z58qph3</i>	3.05	60.3–63.8	–6.2	7.10	0.31	4
<i>HBqph2</i>	2.04	76.9–88.3	–3.9	6.11	0.77	2
<i>HBqph8</i>	8.03	31.3–37.0	5.6	6.26	0.44	3
<i>Q319qph9</i>	9.03–9.04	35.9–46.4	–4.3	3.01	0.79	2
<i>WF322qph3</i>	3.05–3.06	105.9–112.9	–5.4	1.32	0.46	4
<i>L28qph1</i>	1.08–1.09	164.3–171.3	4.5	1.22	0.21	5
<i>L28qph2</i>	2.04–2.05	77.6–80.4	–4.5	6.22	0.34	2
<i>L28qph8</i>	8.07–8.08	122.3–140.1	4.7	6.88	0.20	3
<i>HYS3qph1</i>	1.01–1.02	0–5.0	4.4	6.75	0.50	4
<i>HYS3qph8</i>	8.05	35.5–39.8	4.3	8.97	0.68	5
<i>HYS3qph10</i>	10.03–10.04	1.0–13.0	3.9	4.96	0.48	2
<i>D229qph1</i>	1.11	278.6–284.5	5.3	13.20	0.37	5
<i>PA405qph1</i>	1.09	220.5–233.7	5.4	6.81	0.49	2
<i>PA405qph3</i>	3.05–3.06	50.7–56.1	–5.1	6.10	0.16	4
<i>Mo17qph2-1</i>	2.01	0–3.0	3.7	5.50	0.20	3
<i>Mo17qph2-2</i>	2.06–2.07	105.4–116.9	1.6	4.30	0.60	1
<i>Mo17qph8</i>	8.05–8.06	74.8–93.2	2.5	4.27	0.31	1
<i>Mo17qph9</i>	9.07	149.3–151.9	7.8	8.59	0.18	5

QTL 命名主要由 5 部分组成,第 1 部分代表群体名称;第 2 部分“q”代表 QTL;第 3 部分代表性状,“ph”代表株高;第 4 部分数字代表 QTL 所在染色体;第 5 部分数字代表 QTL 在相应染色体上的序号。标记区间是在连锁图上的左标记到右标记的位置。从短臂开始找到的标记加性效应为正代表相应增效等位基因来自共同亲本黄早四,为负代表相应增效等位基因来自另一亲本。“ R^2 ”代表 QTL 解释的表型变异百分率。

The designation of QTL includes five parts. The first part stands for population, the second part “q” stands for QTL, the third part is the abbreviation of plant height, the fourth part stands for chromosome code, and the fifth part is the serial number of QTL. Interval refers to the range of genetic position (cM) from left marker to right marker. Positive values of additive effect indicate that the value-increasing allele is contributed by the common parent “Huangzaosi”, and negative values indicate that the value-increasing allele is contributed by the other parent of the given population. R^2 (%) stands for percentage of phenotypic variance explained by the QTL.

表 4 6 个环境联合分析下在 11 个 RIL 群体中检测到的穗位高主效 QTL
Table 4 QTL for ear height based on joint analysis across six environments in the 11 RIL populations

QTL	Bin	标记区间 Interval (cM)	加性效应 Additive effect	贡献率 R^2 (%)		检测到该 QTL 的环境数目 No. of environment
				Q	QE	
<i>K12qeh3</i>	3.05	19.7–26.4	–1.9	6.96	0.97	4
<i>K12qeh7</i>	7.03	29.1–38.4	–3.5	7.56	0.87	4
<i>Y478qeh1</i>	1.02–1.03	50.6–64.6	2.2	6.20	0.29	2
<i>Y478qeh3</i>	3.05	53.7–57.7	–5.5	9.98	0.65	4
<i>Z58qeh1</i>	1.02	56.6–65.5	4.8	12.28	0.40	6
<i>HBqeh8</i>	8.03	34.3–37.0	3.7	15.62	0.61	2
<i>HBqeh8</i>	8.03–8.05	46.3–52.3	1.5	15.66	0.57	4
<i>Q319qeh8</i>	8.05	61.7–64.6	8.3	15.13	0.80	6
<i>WF322qeh3</i>	3.05	94.6–99.6	–3.9	8.91	0.61	4
<i>WF322qeh6</i>	6.04–6.05	62.3–68.3	4.7	8.34	0.23	2
<i>L28qeh7</i>	7.02	62.9–74.3	–1.5	4.58	0.88	2
<i>HYS3qeh8</i>	8.05	35.5–38.5	6.7	24.34	1.63	6
<i>D229qeh8</i>	8.03	36.3–40.3	–2.1	11.70	1.32	3
<i>Mo17qeh8</i>	8.03	43.8–51.6	3.5	11.11	0.29	5
<i>Mo17qeh9</i>	9.07	149.3–151.9	4.4	12.60	0.76	3

QTL 命名中的“eh”代表穗位高，其他缩写同表 3。
In the designation of QTL, “eh” stands for ear height, and the other abbreviations as those given in Table 3.

表 5 不同遗传背景下确认的株高和穗位高 QTL 富集区段
Table 5 Common QTL regions for plant height (PH) and ear height (EH) across all the populations and genetic backgrounds

染色体位置 Bin	标记区间 Interval (cM)	覆盖 QTL 数目 No. of QTL	相关性状 Trait	增效等位变异来源 Source of value-increasing alleles
1.01–1.03	108.3–226.4	4	株高、穗位高 PH/EH	黄早四 Huangzaosi
1.08–1.11	775.2–1051.1	3	株高 PH	黄早四 Huangzaosi
3.05–3.06	318.2–452.7	8	株高、穗位高 PH/EH	混合 Mixed
8.03–8.05	199.1–382.9	9	株高、穗位高 PH/EH	混合 Mixed
9.07	215.8–253.3	2	株高、穗位高 PH/EH	黄早四 Huangzaosi

现 Mo17/黄早四群体在 bin9.07 处存在 1 个解释表型变异较大的穗位高 QTL (*Mo17qeh9*)，这在前人的研究中暂未发现。在本研究中，利用多个有关联的 RIL 群体，检测到一系列株高和穗位高 QTL，其中大部分主效 QTL 与前人定位的 QTL 区间位置相同或临近。本研究的定位结果，一方面进一步验证了已有研究的可靠性，另一方面也说明这些能够被多次重复定位的基因组区段和新发现的主效区段均是控制玉米株高和穗位高的重要区域。针对这些区段的深入研究和挖掘对剖析玉米株高和穗位高的遗传基础具有重要意义。

本研究在多重相关群体中，定位到一些覆盖多个 QTL，并且在多个环境下能够稳定表达的株高和穗位高相关“QTL 富集区段”。这些区段覆盖的主效 QTL 一般可以解释较大的表型变异，其中部分 QTL 与已克隆的功能基因所在位置相邻或重叠，例如，

位于第 1 染色体 bin1.08、bin1.09 临近区域的 *L28qph1* 和 *PA405qph1*，与已发现的与赤霉素途径有关的基因 *Anther ear1 (An1)* [3]、*Dwarf8* [23] 相邻；位于第 3 染色体 bin3.03 区域的已克隆株高相关基因 *ZmGA3ox2* [4] 与 *Y478qph3*、*Z58qph3*、*WF322qph3*、*PA405qph3*、*K12qeh3*、*Y478qeh3* 和 *WF322qeh3* 相邻；*Vgt2* [24–25]、*Vgt1* [26–28] 所在的 bin8.04、8.05 区域也覆盖了多个株高、穗位高相关 QTL，如 *HYS3qph8*、*MO17qph8*、*HBqeh8–2*、*Q319qeh8* 和 *HYS3qeh8*。值得一提的是，*Vgt1* 不仅控制玉米花期，同时影响玉米株高的形态建成。另外，位于第 9 染色体 bin9.03 区域的 *Q319qph9* 与已克隆的编码细胞色素 P_{450} 基因 *Dwarf3* [21] 位于同一位置。由此可见，本研究的多个主效 QTL 区域已成功克隆到相关的功能基因，我们推测在 bin1.02–1.03、bin9.07 等区域，可能还存在控制株高和穗位高的相关基因，有待进一步研究。

本研究以具有共同亲本的多重关联 RIL 群体进行株高和穗位高 QTL 定位有以下优势,一方面,有利于检测可能存在的复等位变异;另一方面,可定位到在多个遗传背景下能够稳定表达的 QTL 区域,从而显著提高定位结果的可靠性和应用潜力。与双亲作图群体相比,利用具有共同亲本的多重关联 RIL 群体进行作图,可以一次性挖掘更多的目标性状相关 QTL 区域。同时,还挖掘到在不同遗传背景下稳定表达的 QTL 区域,这些遗传区段更易于应用于目标性状的分子标记辅助选择。

3.2 玉米株高和穗位高的遗传基础比较

株高和穗位高是玉米形态建成的两个重要指标,一般认为两者具有很大的关联性。本研究中,进行了 11 个 RIL 群体株高和穗位高表型及遗传相关性分析(表 2),结果表明,株高和穗位高在各 RIL 群体内均呈极显著正相关,而 QTL 定位结果也表明许多株高和穗位高的主效 QTL 区域在染色体上相邻或重叠(图 2),进一步显示了两者紧密的遗传联系。严建兵等^[29]研究发现,玉米和水稻在染色体上均存在普遍的 QTL 富集现象。汤华等^[30]的研究也表明数量性状间的表型相关可能源于控制数量性状的 QTL 之间的紧密连锁。本研究也说明控制株高和穗位高的部分基因可能是相同的(即一因多效),但也有可能控制株高和穗位高的 QTL 具有集中分布呈紧密连锁等特点。但需要注意的是,研究中还检测到一些单独控制株高或穗位高的 QTL,例如 *Q319qph9* 仅控制株高, *WF322qeh6* 仅控制穗位高,表明株高和穗位高仍具有相对独立的遗传基础,存在不同的遗传调控机制。

兰进好等^[31]研究发现玉米株高和穗位高主要受加性和显性作用的控制(RIL 群体中不存在显性作用),同时受到上位性作用的影响。虽然上位性效应相对单位点分析中的加性和显性效应较小,但从作用位点的数量上看,上位性效应的位点大量存在,而且分布较为广泛。上位性作用在本研究群体中的情况还需进一步分析。

3.3 玉米株高和穗位高 QTL 与环境的互作

QTL 与环境互作($G \times E$, QEI)可能是由于不同的基因在不同的环境下选择性表达,以适应不同的生态环境的过程。Li 等^[32]认为可能存在以下 3 种情况:(1)某一特定的 QTL 在某一环境下表达,而在另一环境下不表达,不同环境给予其不同的表达信号;(2)某一特定的 QTL 在某一环境下强表达,而在另一环境下弱表达,表明在不同的环境下其效应值会发

生改变;(3)某一特定的 QTL 在不同环境条件下差异性表达,且在不同环境条件下效应值相反。本研究分别检测到 5 个株高和 4 个穗位高相关的能够在多个环境中稳定表达的“环境钝感 QTL”,这些 QTL 能够在多个环境中被检测到,具有较小的环境互作效应,这与前人的研究结果相一致^[14,33]。其原因可能是:(1)解释表型变异较大的 QTL,由于其自身的效应值较大,与环境互作的效应相对较小,而效应值较小的 QTL 与环境的互作,由于目前统计方法的限制被忽略^[34];(2)株高和穗位高拥有较高的遗传力,具有相对较小的环境互作效应^[35]。QTL 与环境的互作在一定程度上影响着性状的表现,多环境下表达且效应较大的 QTL 可以作为今后候选基因克隆和分子标记辅助选择的优先位点。本研究检测到的重要环境钝感 QTL 对进一步的研究具有重要的参考价值。

4 结论

玉米株高、穗位高是遗传基础较为复杂的农艺性状,由主效及微效 QTL 共同控制,同时存在着广泛的 QTL 与环境互作和上位性互作。检测到 21 个株高主效 QTL (其中 5 个为“环境钝感 QTL”)和 15 个穗位高主效 QTL (其中 4 个为“环境钝感 QTL”);挖掘到 5 个重要的株高和穗位高候选基因区域,这些区域对玉米株高、穗位高相关 QTL 的精细定位和克隆有重要参考价值。

References

- [1] Winkler R G, Helentjaris T. The maize *Dwarf3* gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in Gibberellin biosynthesis. *Plant Cell*, 1995, 7: 1307–1317
- [2] Bensen R J, Johal G S, Crane V C, Tossberg J T, Schnable P S, Meeley R B, Briggs S P. Cloning and characterization of the maize *An1* gene. *Plant Cell*, 1995, 7: 75–84
- [3] Teng F, Zhai L H, Liu R X, Bai W, Wang L Q, Huo D A, Tao Y S, Zheng Y L, Zhang Z X. *ZmGA3ox2*, a candidate gene for a major QTL, *qPH3.1*, for plant height in maize. *Plant J*, 2013, 73: 405–416
- [4] Blanc G, Charcosset A, Mangin B, Gallais A, Moreau L. Connected populations for detecting quantitative trait loci and testing for epistasis: an application in maize. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 206–224
- [5] Saghai-Marouf M A, Biyashev R M, Yang G P, Zhang Q, Allard R W. Extraordinarily polymorphic microsatellite DNA in barley: species diversity, chromosomal locations, and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91: 5466–5470
- [6] Haldane J B S. The combination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linked factors. *Genetics*, 1919, 8: 299–309
- [7] 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
- [8] Yang J, Zhu J. Methods for predicting superior genotypes under multiple environments based on QTL effects. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1268–1274
- [9] Lübberstedt T, Melchinger A E, Schon C C, Utz H F, Klein D. QTL mapping in testcrosses of European flint lines of maize: I. Comparison of different testers for forage yield traits. *Crop Sci*, 1997, 37: 921–931
- [10] Schon C C, Lee M, Melchinger A E, Guthrie W D, Woodman W L. Mapping and characterization of quantitative trait loci affecting resistance against second-generation European corn borer in maize with the aid of RFLPs. *Heredity*, 1993, 70: 648–659
- [11] Beavis W D, Grant D, Albertsen M, Fincher R. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci. *Theor Appl Genet*, 1991, 83: 141–145
- [12] Veldboom L R, Lee M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in Stress and Nonstress environments: II. Plant height and flowering. *Crop Sci*, 1996, 36: 1320–1327
- [13] Khairallah M M, Bohn M, Jiang C, Deutsch J A, Jewell D C, Mihm J A, Melchinger A E, González-de-León D, Hoisington D A. Molecular mapping of QTL for southwestern corn borer resistance, plant height and flowering in tropical maize. *Plant Breed*, 1998, 117: 309–318
- [14] 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
- [15] 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
- [16] Veldboom L R, Lee M, Woodman W L. Molecular-marker-facilitated studies in an elite maize population: I. Linkage analysis and determination of QTL for morphological traits. *Theor Appl Genet*, 1994, 88: 7–16
- [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] Kozumplik V, Pejic I, Senior L, Pavlina R, Graham G, Stuber C W. Molecular markers for QTL detection in segregating maize populations derived from exotic germplasm. *Maydica*, 1996, 41: 211–217
- [19] Zhang Y, Li Y X, Wang Y, Liu Z Z, Liu C, Peng B, Tan W W, Wang D, Shi Y S, Sun B C, Song Y C, Wang T Y, Li Y. Stability of QTL across environments and QTL-by-environment interactions for plant and ear height in maize. *Agric Sci China*, 2010, 9: 1400–1412
- [20] 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
- [21] Koester R P, Sisco P H, Stuber C W. Identification of quantitative trait loci controlling days to flowering and plant height in two near isogenic lines of maize. *Crop Sci*, 1993, 33: 1209–1216
- [22] Beavis W D, Smith O S, Grant D, Fincher R R. Identification of quantitative trait loci using a small sample of topcrossed and F₄ progeny from maize. *Crop Sci*, 1994, 34: 882–896
- [23] Cassani E, Bertolini E, Badone F C, Landoni M, Gavina D, Sirizzotti A, Pilu R. Characterization of the first dominant dwarf maize mutant carrying a single amino acid insertion in the VHYNP domain of the *dwarf8* gene. *Mol Breed*, 2009, 24: 375–385
- [24] Vlăduțu C, McLaughlin J, Phillips R L. Fine mapping and characterization of linked quantitative trait loci involved in the transition of the maize apical meristem from vegetative to generative structures. *Genetics*, 1999, 153: 993–1007
- [25] Chardon F, Hourcade D, Combes V, Charcosset A. Mapping of a spontaneous mutation for early flowering time in maize high-lights contrasting allelic series at two-linked QTL on chromosome 8. *Theor Appl Genet*, 2005, 112: 1–11
- [26] Salvi S, Corneti S, Bellotti M, Carraro N, Sanguineti M, Castelletti S, Tuberosa R. Genetic dissection of maize phenology using an intraspecific introgression library. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 4
- [27] Salvi S, Sponza G, Morgante M, Tomes D, Niu X, Fengler K A, Meeley R, Ananiev E V, Svitashv S, Bruggemann E. Conserved noncoding genomic sequences associated with a flowering-time quantitative trait locus in maize. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 11376–11381
- [28] Salvi S, Tuberosa R, Chiapparino E, Maccaferri M, Veillet S, van Beuningen L, Isaac P, Edwards K, Phillips R L. Toward positional cloning of *Vgt1*, a QTL controlling the transition from the vegetative to the reproductive phase in maize. *Plant Mol Biol*, 2002, 48: 601–613
- [29] Yan J-B(严建兵), Tang H(汤华), Huang Y-Q(黄益勤), Shi Y-G(石永刚), Li J-S(李建生), Zheng Y-L(郑用琰). QTL mapping for developmental behavior for plant height in maize. *Chin Sci Bull* (科学通报), 2003, 48(18): 1959–1964 (in Chinese)
- [30] 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)
- [31] Lan J-H(兰进好), Chu D(褚栋). Study on the genetic basis of plant height and ear height in maize (*Zea mays* L.) by QTL dissection. *Hereditas* (遗传), 2005, 27(6): 925–934 (in Chinese with English abstract)
- [32] Li Z K, Yu S B, Lafitte H R, Huang N, Courtois B, Hittalmani S, Vijayakumar C H M, Liu G F, Wang G C, Shashidhar H E, Zhuang J Y, Zheng K L, Singh V P, Sidhu J S, Srivantaneeyakul S, Khush G S. QTL × environment interactions in rice: I. Heading date and plant height. *Theor Appl Genet*, 2003, 108: 141–153
- [33] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W, Helentjaris T, Lander E S. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132: 823–839
- [34] Tanksley S D. Mapping polygenes. *Annu Rev Genet*, 1993, 27: 205–233
- [35] Yan J B, Tang H, Huang Y Q, Shi Y G, Li J S, Zheng Y L. Dynamic analysis of QTL for plant height at different developmental stages in maize (*Zea mays* L.). *Chin Sci Bull*, 2003 23: 2607