

· 研究报告 ·

控制玉米雄穗分枝数目和雄穗重的主效QTL的定位

王迪^{1†}, 李永祥^{1†}, 王阳^{1†}, 刘成², 刘志斋^{1,3}, 彭勃¹, 谭巍巍¹, 张岩¹, 孙宝成²,
石云素¹, 宋燕春¹, 王天宇^{1*}, 黎裕^{1*}

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

³西南大学玉米研究所, 重庆 400716

摘要 利用2套具有共同亲本黄早四且分别含有230个及235个家系的F_{2:3}群体, 结合2年多点的表型鉴定, 运用完备复合区间作图方法对不同生态环境下(2007-北京、2008-北京、2007-河南、2008-河南、2007-新疆以及2008-新疆)的玉米雄穗分枝数和雄穗重进行QTL定位。同时, 利用基于混合线性模型的QTLNetwork-2.0软件进行基因×环境互作及上位性分析。6个环境下2个群体共检测到51个与雄穗分枝数和雄穗重相关的QTL(Q/H群体32个, Y/H群体19个), 其中包括7个主效QTL, 并在Q/H群体中确定了2个重要的QTL, 即位于7.01bin的*Qqtpbn7-1*和位于7.02bin的*Qqtw7-2*。对比2个群体的定位结果, 共挖掘到3个在不同遗传背景下的“一致性”QTL, 这些在不同环境及不同遗传背景下能够稳定存在的QTL可为玉米雄穗相关性状的生产应用以及精细定位提供有价值的参考。

关键词 玉米, QTL定位, 雄穗分枝数, 雄穗重

王迪, 李永祥, 王阳, 刘成, 刘志斋, 彭勃, 谭巍巍, 张岩, 孙宝成, 石云素, 宋燕春, 王天宇, 黎裕 (2011). 控制玉米雄穗分枝数目和雄穗重的主效QTL的定位. 植物学报 46, 11–20.

合理的雄穗结构对协调玉米(*Zea mays*)雌雄穗发育和增加籽粒产量十分重要。Hunter等(1969)发现与未去雄的植株相比, 去雄的玉米植株产量提高了19%。Lambert和Johnson(1978)的研究表明, 去雄或雄穗分枝数较少的植株, 下层叶片的透光性增加, 同时对养分的消耗减少, 从而产量得到提高。Gerald等(1985)报道雄穗分枝数与产量呈负相关($r=-0.65$); Duvick和Cassman(1999)则报道先锋杂交种的雄穗大小在1967–1991年期间降低了36%。但从制种的角度出发, 如果作为父本的植株雄穗较小, 则会减少散粉量, 导致制种质量的降低及后代植株数量的减少。所以综合考虑两方面, 在育种实践中注意选育具有适度较小雄穗的杂交种是玉米育种的一个趋势(高世斌等, 2007)。因此对雄穗性状进行合理利用与深入研究具有重要意义。

在早先对玉米雄穗的报道中, 关于雄穗性状的遗传效应与模型及其与耐旱性的关系等方面的研究较

多。例如, Schuetz和Mock(1978)、霍仕平(1993)和吴建宇等(2000)利用经典数量遗传方法对反映雄穗主要特征的分枝数等性状进行了研究, 其中霍仕平(1993)对雄穗有关性状的6个世代进行了遗传模型分析, 同时估算了遗传力, 得出了选择雄穗时对分枝数和小穗着生密度进行早代选择比较有效的结论。Schoper等(1986)研究了玉米雄穗的耐热和散粉特性, 并测定了高温下花粉的活力。Fischer等(1987)的研究表明, 在热带种质中直接选择较少雄穗的植株会缩短与耐旱性相关的散粉-吐丝间隔期(ASI)。

玉米雄穗性状属于典型的数量遗传性状, 通过分子标记鉴定控制雄穗性状的基因组区域为深入研究该性状的遗传和分子机制提供了可靠而准确的手段。Berke和Rocheford(1999)在由高油玉米和低油玉米创制的导入系中定位到7个控制雄穗重的QTLs (quantitative trait loci), 分布在第1、2、3、4和7染色体上。其中位于第4染色体的umc15标记附近的QTL

收稿日期: 2010-06-04; 接受日期: 2010-10-10

基金项目: 973 计划(No.2011CB100100、No.2009CB118401)、国家自然科学基金(No.30730063)和国家科技支撑项目(No.2006BAD13B03)

[†] 共同第一作者。

* 通讯作者。E-mail: wangtianyu@263.net; yuli@mail.caas.net.cn

同时控制着雄穗重和雄穗分枝数,并且Mickelson等(2002)在此区域内也定位到1个控制雄穗分枝数的QTL。汤华等(2005)利用含有266个家系的玉米F_{2:3}群体为材料,通过1年2点的田间实验,在第1、3、4、5、9和10连锁群上共检测到9个雄穗分枝数QTLs,其中位于第3染色体3.04bin处的QTL同时在2种环境中被检测到,贡献率均超过10%。高世斌等(2007)运用复合区间作图法对正常与干旱胁迫环境下的玉米F₃家系的雄穗分枝数进行了QTL检测,2种环境下共检测到6个雄穗分枝数相关QTLs。

迄今为止,关于玉米雄穗相关性状QTL定位的报道十分有限,并且现有研究中存在着一些不足,如缺乏不同遗传背景下的比较,在国内类似的研究中大多缺少多年多点的表型鉴定,难以定位在多种环境条件下均能表达、且效应较大的QTL等。本实验利用国内玉米骨干亲本黄早四分别与掖478和齐319组配的2个F_{2:3}群体,结合2年多点的表型鉴定,对骨干亲本雄穗分枝数和雄穗重进行QTL定位,旨在鉴定控制雄穗相关性状的重要基因组区段,挖掘可以在多个环境或不同遗传背景下稳定表达的QTL,为玉米分子育种实践及相关基础理论研究提供有价值的参考。

1 材料与方法

1.1 研究材料与实验设计

玉米(*Zea mays* L.)自交系齐319、掖478和黄早四是中国的骨干亲本,所属的杂种优势群分别为P群、Reid以及塘四平头,共同亲本黄早四是中国玉米育种利用率最高的优良自交系。以分别含230个和235个家系的齐319×黄早四(Q/H群体)和掖478×黄早四(Y/H群体)的F_{2:3}群体作为目标性状定位的基础群体。

2个群体的鉴定地点包括北京(39.48°N, 116.28°E, 31.3 m)、河南新乡(35.19°N, 113.53°E, 73.2 m)及新疆乌鲁木齐(43.47°N, 87.39°E, 935 m)3个正常水分环境(河南地区夏播,北京和新疆地区春播),分别在2007年和2008年进行雄穗相关性状的鉴定。田间实验采用随机区组设计,2次重复。行长4 m,每行15株,行距0.6 m。授粉20天后,每行从第3株开始,连续调查5株的一级雄穗分枝数(tassel primary branch number, TPBN)。取最下分枝及以上部分,收获5个单株的雄穗,风干称重,以g表示雄穗重(tassel

weight, TW)。但对Y/H群体,在2007年的河南试验点和新疆试验点未对雄穗重进行鉴定。

1.2 遗传图谱构建

采用CTAB法(Saghai-Maroo et al., 1994)提取F_{2:3}群体及其亲本植株幼叶的基因组DNA(每个材料取15个植株相同部位的幼嫩叶片混合提取)。参照<http://www.maizegdb.org>网站的相关信息,选取覆盖玉米全基因组的SSR(simple sequence repeat)标记进行多态性引物的筛选。利用筛选出的194个和159个SSR标记分别构建Q/H群体和Y/H群体的遗传图谱。QTL作图软件采用MAPMAKER/EXP3.0,根据Haldane函数,将重组率转换成图距单位(centi-Morgan, cM)(Haldane, 1919)。

1.3 表型数据分析与QTL定位

使用SAS 9.0软件对玉米雄穗分枝数和雄穗重的表型数据进行统计分析,广义遗传力计算公式如下:

$$h^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2 / n + \sigma_E^2 / nr)$$

其中, n 代表环境个数, r 代表重复个数。

在QTL检测中,先利用QTL Ici mapping 2.0软件的完备复合区间作图方法(inclusive composite interval mapping, ICIM)(王建康, 2009)进行单个环境的QTL定位。再利用基于混合线性模型的QTLNetwork 2.0软件检测联合环境中QTL与环境的互作及上位性效应。基因作用方式按Stuber等(1987)的标准判定:当显性效应值与加性效应值比值的绝对值为0–0.20时认为是加性(additive, A), 0.20–0.80时为部分显性(partial dominance, PD), 0.80–1.20时为显性(dominance, D), 大于1.20时为超显性(over dominance, OD)。本研究中QTL的命名规则如下:以*Qqtpbn10-1*为例,Q表示QTL,q/y表示群体类型,其中q表示Q/H群体,y表示Y/H群体,tpbn表示定位的目标性状为雄穗分枝数,10表示该QTL所在的染色体,短线后的数字1表示该QTL的序号。

2 结果与讨论

2.1 雄穗分枝数与雄穗重的表型鉴定

表型鉴定结果表明,在不同的实验环境中2个群体的雄穗分枝数和雄穗重性状差异较大(表1)。亲本齐319

表1 6个环境下的玉米亲本及2个F_{2:3}群体的表型分析**Table 1** Statistics of phenotypic values of the parents and F_{2:3} families of the two populations of maize under six environments

Trait	Environment	Parent			F _{2:3} family			
		Qi319	Ye478	Huangzaosi	Q/H mean	Q/H range	Y/H mean	Y/H range
TPBN	2007 BJ	14.40	17.45	16.05	20.3±4.7	9.0–39.4	18.0±3.9	8.8–31.6
	2007 HN	9.95	11.50	12.50	12.4±3.3	6.0–22.0	13.0±3.0	6.5–25.5
	2007 XJ	17.05	18.40	18.05	22.3±5.0	11.0–38.1	18.9±4.4	11–38.1
	2008 BJ	14.25	22.90	19.10	20.7±4.8	10.4–37.2	17.2±3.9	8.1–29.6
	2008 HN	7.75	10.75	11.75	9.8±2.7	4.3–18.5	11.7±3.0	4.7–25.4
	2008 XJ	15.70	13.10	8.43	18.9±5.7	8.4–39.7	12.5±3.3	4.6–22.3
TW (g)	2007 BJ	3.15	2.56	2.79	4.1±1.5	0.6–12.6	3.3±0.8	1.3–7.2
	2007 HN	2.54	—	1.95	2.5±0.8	0.8–6.8	—	—
	2007 XJ	4.22	—	3.49	6.3±1.6	3.0–12.0	—	—
	2008 BJ	2.44	0.83	1.25	4.3±1.6	1.2–10.5	2.0±0.8	0.4–6.6
	2008 HN	2.24	1.78	1.58	2.7±0.7	1.1–5.5	2.2±0.5	1.0–5.4
	2008 XJ	8.50	6.18	6.18	9.2±2.0	5.5–16.6	6.6±0.9	2.7–8.8

TPBN: 一级雄穗分枝数; TW: 雄穗重; Q/H: 齐319×黄早四; Y/H: 掖478×黄早四; BJ: 北京; HN: 河南; XJ: 新疆。下同。

TPBN: Tassel primary branch number; TW: Tassel weight; Q/H: Qi319 × Huangzaosi; Y/H: Ye478 × Huangzaosi; BJ: Beijing; HN: Henan; XJ: Xinjiang. The same below.

在各试验点的雄穗重明显大于亲本掖478和亲本黄早四; 除2007-河南和2008-河南外, 其余环境中亲本齐319的雄穗分枝数明显多于亲本掖478。比较Q/H群体和Y/H群体的平均值, 可以看出前者的2个性状值基本高于后者, 其中Q/H群体家系均值显著高于亲本齐319和亲本黄早四, 表现出超亲遗传的特征。

利用联合环境对2个群体的雄穗分枝数及雄穗重进行广义遗传力分析。结果显示, Q/H群体的2个性状的广义遗传力均明显高于Y/H群体, 两者的范围分别为87.2%–93.3%与44.9%–87.7%; 2个群体中雄穗重性状的广义遗传力均低于雄穗分枝数性状的遗传力(表2)。

此外, 分别对河南、北京及新疆3个环境中2007年和2008年的雄穗分枝数及雄穗重性状进行相关性分析。结果表明, 总体来看, Q/H和Y/H群体的雄穗分枝数及雄穗重性状在3个试验点中基本呈现极显著的正相关, 而在不同试验点雄穗分枝数及雄穗重的相关系数大小则存在差别(数据未显示)。

2.2 遗传连锁图谱的构建

针对Q/H群体, 利用194个SSR标记构建的遗传连锁图谱全长2 493.7 cM, 标记之间的平均间距为12.85 cM。针对Y/H群体, 利用159个SSR标记构建的连锁图谱覆盖长度为3 168.99 cM, 标记之间的平均间距为20.19 cM。

表2 2个群体的雄穗分枝数和雄穗重性状的联合方差分析结果**Table 2** Genotype (σ_G^2) and genotype × environment interaction (σ_{GE}^2) variances, and broad sense heritability estimates according to the joint variance analyses for the TPBN and TW of the two populations

Trait	Q/H			Y/H		
	σ_G^2	σ_{GE}^2	$h^2(\%)$	σ_G^2	σ_{GE}^2	$h^2(\%)$
TPBN	13.78***	3.21***	93.3	7.11***	3.37***	87.7
TW	1.04***	0.46***	87.2	0.062***	0.12***	44.9

***代表 $P=0.001$ 水平下差异极显著。

*** indicated significant difference at $P=0.001$.

根据 χ^2 检验分别对Q/H和Y/H群体进行标记的偏分离分析。在 $P=0.05$ 水平下, Q/H群体共有63个标记(32.5%)表现出偏分离; Y/H群体共有59个标记(32.8%)在群体中表现出偏分离, 较多集中在第3、8、9和10连锁群上。总体来说, 两群体的偏分离率处于正常水平。

2.3 雄穗相关性状的QTL检测

利用ICIM方法, Q/H群体在6个环境中共定位到32个雄穗相关性状QTL(22个分枝数QTL及10个雄穗重QTL)。Y/H群体共定位到19个QTL, 其中雄穗分枝数定位到18个, 而雄穗重仅定位到1个QTL。Q/H群体在

各环境中每个性状定位的QTL数目为2–9个, Y/H群体的定位数目为1–15个(表3)。从2个雄穗相关性状的定位结果来看, Q/H群体中检测到的雄穗分枝数QTL在除第5和9外的其余染色体上均有分布, 而控制雄穗重的QTL主要分布在第1、6、7、9和10染色体上。Y/H群体中检测到的控制雄穗分枝数的QTL分布在除第6染色体外的其余9条染色体上, 与雄穗重有关的1个QTL位于第5染色体上。Q/H群体的2个性状的基因互作方式主要以加性及部分显性为主, 而Y/H群体2个性状的基因互作方式除了加性、部分显性外, 还有相当部分表现为超显性作用。从2个群体雄穗相关性状的QTL定位结果来看, 某一特定性状QTL的贡献率与其LOD值呈现正相关的趋势(表4–表6)。

在Q/H群体所检测到的32个QTL中, 控制分枝数和雄穗重的QTL个数分别为22个(表4)和10个(表5)。以表型贡献率 $\geq 10\%$ 为原则, 将满足条件的QTL定义为主效QTL(main-effect QTL, M-QTL), 则2个性状共检测到5个主效QTL(分枝数3个, 雄穗重2个), 占QTL总数的16%。这5个主效QTL分别位于第7和第10染色体上。其中位于7.01bin控制分枝数的*Qqtpbn7-1*, 在2007年的北京、新疆及2008年的北京、河南、新疆5个环境中同时被检测到, 平均贡献率为10.06%。此QTL所对应的标记区间umc2160–umc1016与雄穗重相关的*Qqtw7-1*区间重叠, 且后者的贡献率同样超过10%, 在2007年的北京和河南地区被检测到, 这2个QTL的增效等位基因均来自黄早四。位于第10染色体的2个主效QTL——与分枝数有关的*Qqtpbn10-2*和与雄穗重有关的*Qqtw10*同样位于相同的标记区间内。前者在2007年北京和2008年新疆地区被检测到, 平均贡献率为11.7%; 后者在2007年北京、新疆和2008年北京、新疆地区被同时检测到, 平均贡献率达

16.8%。这2个QTL的增效等位基因均来自齐319。此外, 同样位于第10染色体、与*Qqtpbn10-2*位置邻近的*Qqtpbn10-1*, 在3个环境同时被检测到, 平均贡献率为12.9%, 其增效等位基因来自齐319, 可能与*Qqtpbn10-2*是同一个或紧密连锁的QTL。

Y/H群体在6个环境下检测到的19个QTL中(表6), 18个QTL控制分枝数, 仅1个QTL控制雄穗重。只检测到2个主效QTL, 占QTL总数的11%, 它们分别为控制分枝数的*Qytpbn3-3*与控制雄穗重的*Qytw5*。前者对应的标记区间为umc2166–umc2174, 在2007年新疆试验点被检测到, 贡献率为12.84%, 等位基因来自掖478; 后者对应的标记区间为umc1482–mmc0081, 在2008年北京试验点被检测到, 贡献率高达30.3%, 增效等位基因来自黄早四。此外, 位于第4染色体与分枝数相关的*Qytpbn4-2*, 在2007年新疆、河南及2008年北京、河南4个试验点中被检测到, 平均贡献率为9.2%, 其增效等位基因来自掖478。

2.4 雄穗性状的QEI及上位性分析

使用Network软件对Q/H和Y/H群体进行联合环境的QEI(QTL \times environment interaction)及上位性分析。结果表明, Q/H群体在联合环境下共定位到19个主效QTL, 包括12对分枝数QTL及7对雄穗重QTL。其中存在QEI的QTL共9个(分枝数4个, 雄穗重5个), 分布在第1、7、8和10染色体上, 与6个环境均存在不同程度的互作; 共检测到12对存在上位性的互作位点, 分枝数和雄穗重各6对。路明等(2007)根据互作QTL涉及的2个基因座是否存在显著效应, 将上位性互作分为SS(互作的两基因座都存在显著效应)、NS(互作的2个基因座中一个存在显著效应, 另一个不存在)及NN(互作的两基因座都不存在显著效应)3种类型。

表3 6个环境下2个群体中检测到的雄穗相关性状QTL的数目及贡献率范围

Table 3 Tassel-related QTL number and the phenotypic variation explained for the two populations under six environments

Trait	Unique QTL		QTL common to different environments			
	One Env	R ² (range) (%)	Two Env	R ² (range) (%)	≥ 3 Env	R ² (range) (%)
Q/H-TPBN	12	2.93–8.14	5	3.72–7.21	5	3.53–23.08
Q/H-TW	3	6.19–7.03	5	4.68–8.15	2	5.12–21.80
Y/H-TPBN	15	4.13–12.84	2	4.34–8.20	1	4.46–16.12
Y/H-TW	1	30.28	0	–	0	–

Env: 环境。Env: Environment.

表4 Q/H群体在6个环境下检测到的雄穗分枝数QTL

Table 4 QTLs detected for TPBN in the $F_{2:3}$ population of Qi319xHuangzaosi under all of six environments

Name of QTL	Marker interval	Environment	LOD	Gene effect		Gene action	Phenotypic variance explained (%)
				A	D		
<i>Qqtpbn1-1</i>	umc1727–umc1200	2008 HN	7.76	1.00	0.36	PD	7.21
<i>Qqtpbn1-2</i>	umc1200–bnlg1083	2007 HN	7.75	1.11	0.10	A	5.73
<i>Qqtpbn1-3</i>	bnlg2238–umc1323	2007 BJ	5.44	1.13	0.60	PD	2.93
<i>Qqtpbn1-4</i>	phi308707–umc1009	2007 XJ	4.81	−0.01	2.09	OD	4.40
<i>Qqtpbn1-5</i>	umc1064–umc1605	2007 BJ	6.37	−1.21	0.33	PD	3.53
		2007 HN	7.36	−1.04	0.12	A	5.24
		2008 XJ	5.59	−1.66	0.10	A	5.59
<i>Qqtpbn2-1</i>	umc2403–bnlg1302	2007 BJ	10.57	1.61	0.70	PD	6.45
		2007 HN	6.68	1.09	0.23	PD	5.18
		2007 XJ	5.38	1.48	−0.76	PD	4.30
<i>Qqtpbn2-2</i>	bnlg1141–bnlg1746	2007 BJ	5.70	1.16	0.29	PD	3.12
<i>Qqtpbn3-1</i>	bnlg1904–umc1655	2007 XJ	8.52	1.87	−0.42	PD	6.06
		2008 HN	6.71	1.00	−0.03	PD	5.33
<i>Qqtpbn3-2</i>	umc1593–umc2267	2007 BJ	6.66	1.39	−0.06	A	3.72
		2008 XJ	5.20	1.80	0.15	A	4.20
<i>Qqtpbn3-3</i>	bnlg1496–umc1010	2007 BJ	5.54	1.36	0.19	A	3.74
<i>Qqtpbn4-1</i>	phi213984–umc2176	2008 BJ	6.00	1.65	−0.33	A	5.91
<i>Qqtpbn4-2</i>	umc2176–nc005	2007 XJ	7.76	1.60	−0.50	PD	5.33
<i>Qqtpbn6-1</i>	umc1656–umc1796	2007 HN	5.85	−0.98	0.15	A	4.11
<i>Qqtpbn6-2</i>	umc1187–umc1413	2007 BJ	6.48	−1.48	−0.30	PD	3.90
		2007 XJ	5.48	−1.58	−0.11	A	3.90
<i>Qqtpbn7-1</i>	umc2160–umc1016	2007 BJ	25.13	−2.63	−0.10	A	17.06
		2007 XJ	7.59	−1.53	0.24	A	5.31
		2008 BJ	15.85	−2.44	−0.33	A	14.74
		2008 HN	15.59	−1.25	−0.49	PD	12.54
		2008 XJ	4.93	−1.41	0.01	A	3.60
<i>Qqtpbn7-2</i>	umc1339–bnlg1094	2007 HN	9.25	−1.24	−0.09	A	7.14
<i>Qqtpbn7-3</i>	bnlg1579–bnlg1305	2007 HN	5.34	−0.94	−0.18	A	4.18
<i>Qqtpbn7-4</i>	bnlg339–umc1408	2008 BJ	7.85	−1.62	0.03	A	6.88
<i>Qqtpbn8-1</i>	bnlg1352–umc1778	2007 BJ	7.84	−1.58	0.18	A	5.29
		2008 HN	10.65	−1.08	0.13	A	8.29
		2007 HN	12.74	−1.42	0.36	PD	9.71
		2007 XJ	13.50	−2.50	−0.61	PD	10.92
<i>Qqtpbn8-2</i>	bnlg1823–umc1032	2007 XJ	7.94	−0.30	−2.24	OD	5.34
<i>Qqtpbn8-3</i>	umc1005–umc2218	2007 XJ	11.43	−0.04	2.84	OD	8.14
<i>Qqtpbn10-1</i>	umc1381–umc1053	2007 HN	10.56	1.36	0.28	PD	8.05
		2007 XJ	20.56	2.81	−0.02	A	16.18
		2008 BJ	6.53	1.52	0.00	A	5.32
<i>Qqtpbn10-2</i>	phi062–umc1115	2007 BJ	18.40	2.32	−0.19	A	11.74
		2008 XJ	24.90	3.96	−0.15	A	23.08

A: 加性效应; D: 显性效应; PD: 部分显性; OD: 超显性。下同。

A: Additive; D: Dominance; PD: Partial dominance; OD: Over dominance. The same below.

根据这种划分, 本研究中2个性状所检测到的上位性互作类型表现为NS和NN两种。分枝数的互作主要发

生在第2和第7染色体之间, 而雄穗重的上位性互作主要发生在第2和第5染色体、第7和第10染色体之间。

表5 Q/H群体在6个环境下检测到的雄穗重QTL

Table 5 QTLs detected for TW in the F_{2:3} population of Qi319xHuangzaosi under all of six environments

Name of QTL	Marker interval	Environment	LOD	Gene effect		Gene action	Phenotypic variance explained (%)
				A	D		
Qqtw1-1	bnlg1083–bnlg1203	2007 XJ	8.45	0.65	0.02	A	8.15
		2008 HN	6.98	0.28	0.06	PD	7.13
Qqtw1-2	bnlg2238–umc1323	2008 XJ	6.13	0.72	–0.22	PD	7.03
Qqtw1-3	phi002–phi423298	2007 XJ	6.55	0.56	0.21	PD	6.23
Qqtw1-4	umc1009–umc1064	2008 XJ	5.97	–0.65	0.44	PD	6.19
Qqtw6	umc1018–bnlg1433	2007 XJ	7.14	–0.62	0.06	A	6.63
		2008 BJ	6.49	–0.60	0.03	A	6.35
Qqtw7-1	umc2160–umc1016	2007 BJ	10.35	–0.72	0.04	A	13.34
		2007 HN	16.12	–0.45	–0.03	A	18.88
Qqtw7-2	bnlg1094–bnlg1579	2008 BJ	5.66	–0.51	0.11	PD	5.12
		2008 HN	7.45	–0.28	–0.02	A	7.02
		2008 XJ	8.66	–0.85	–0.15	A	9.45
Qqtw7-3	umc1408–bnlg2271	2007 XJ	5.12	–0.44	0.08	A	4.68
		2008 HN	9.69	–0.31	–0.02	A	9.73
Qqtw9	bnlg1272–umc1170	2007 XJ	5.17	0.52	0.19	PD	4.59
		2008 HN	5.13	0.26	0.04	A	5.49
Qqtw10	phi062–umc1115	2007 BJ	8.57	0.65	–0.11	A	10.76
		2007 XJ	16.02	0.89	0.10	A	16.29
		2008 BJ	17.68	0.99	–0.11	A	18.31
		2008 XJ	19.20	1.37	0.09	A	21.80

与单环境的QTL定位结果相比,联合环境所检测到的雄穗分枝数和雄穗重QTL在数目、效应和贡献率等方面存在差别,共有8个QTL在2种方法下均被检测到(表7)。其中在单环境下检测到的3个主效QTL——*Qqtpbn7-1*、*Qqtpbn10-1*和*Qqtw10*在联合环境中同样被定位到,但这3个QTL同时与多个环境存在较为明显的互作,表现为一因多效的QTL区间——第10染色体的phi062–umc1115与多个环境的QEI贡献率超过10%。

Y/H群体在联合环境下仅定位到8个与分枝数有关的M-QTL,未检测到雄穗重QTL。其中共有5对QTL存在QEI互作,且只存在于2007年新疆和2008年新疆2个试验点。共检测到5对存在上位性的互作位点,互作类型全部表现为NN型,其中3对发生在第1和第10染色体之间,1对发生在第1和第9染色体之间,另外1对发生在第2和第7染色体之间。经比较,共有5个QTL在单环境QTL分析和联合环境QTL分析2种方法下均被检测到(表7),它们分别为*Qytpbn3-1*、*Qytpbn3-3*、*Qytpbn4-2*、*Qytpbn5*和*Qytpbn8-1*。其中在单环境中检测到的*Qytpbn3-3*,在联合环境中的

主效贡献率为5.93%,并同时与2007年新疆和2008年新疆2个试验点存在QEI,互作贡献率为5.47%,接近主效贡献率,即互作较为显著。其它4个QTL的主效贡献率与QEI贡献率的数值亦较为接近。总体来看,2个群体中检测到的上位性效应较小,这与前人利用传统作图群体发现的上位性效应贡献率均较小的结果一致(Cao et al., 2001; Yu et al., 2002)。

2.5 讨论

2.5.1 雄穗分枝数与雄穗重的QTL定位

迄今为止,有关雄穗分枝数和雄穗重的QTL定位方面的报道较少。Upadyayula等(2006)利用以高油玉米自交系和B73自交系为父母本组配的含有150个家系的BC₁S₁群体,对玉米的雄穗长、雄穗重和雄穗分枝角度等13个雄穗相关性状进行了主成分分析,将13个性状划分为3组,计算了相关性状的遗传力,并利用102个分子标记进行了QTL定位,最终在7.02bin位置挖掘到与6个雄穗性状有关、解释表型变异率达17.3%的QTL,其位置与调节分枝长短有关的*ral* (Vollbrecht et al., 2005)相邻;同时在与雄穗密度有

表6 Y/H群体在6个环境下检测到的雄穗分枝数及雄穗重QTL

Table 6 QTLs detected for the TPBN and TW traits in the F_{2:3} population of Ye478xHuangzaosi under all of six environments

Name of QTL	Marker interval	Environment	LOD	Gene effect		Gene action	Phenotypic variance explained (%)
				A	D		
TPBN							
<i>Qytpbn1-1</i>	umc2397–umc1073	2007 HN	7.10	1.17	0.37	PD	7.10
<i>Qytpbn1-2</i>	bnlg1203–phi109275	2008 BJ	6.86	1.53	−0.15	A	7.22
		2008 HN	9.97	1.28	−0.11	A	8.20
<i>Qytpbn1-3</i>	bnlg1502–bnlg1671	2007 HN	4.88	−0.09	1.46	OD	5.74
<i>Qytpbn1-4</i>	umc1009–umc1331	2008 HN	5.39	−0.82	−0.30	PD	4.13
<i>Qytpbn2-1</i>	umc1552–umc2403	2008 HN	4.97	−0.10	1.31	OD	4.34
<i>Qytpbn2-2</i>	umc1227–umc1165	2008 HN	7.43	0.21	−1.59	OD	7.10
<i>Qytpbn3-1</i>	umc2257–umc2256	2007 HN	5.35	−0.95	−0.33	D	4.47
		2008 HN	5.30	−0.95	−0.33	PD	4.34
<i>Qytpbn3-2</i>	umc2256–umc1746	2008 HN	8.99	1.27	−0.01	A	7.37
<i>Qytpbn3-3</i>	umc2166–umc2174	2007 XJ	6.11	2.28	0.07	A	12.84
<i>Qytpbn4-1</i>	umc1294–umc2176	2007 BJ	5.04	1.64	−0.20	A	9.01
<i>Qytpbn4-2</i>	umc2176–umc1662	2007 XJ	12.07	2.56	−0.75	PD	16.12
		2007 HN	5.10	0.95	−0.16	A	4.46
		2008 BJ	9.32	1.77	−0.25	A	10.12
		2008 HN	7.66	1.10	0.12	A	6.24
<i>Qytpbn5</i>	bnlg2323–umc1482	2007 HN	6.70	0.21	1.70	OD	7.87
<i>Qytpbn7</i>	umc2057–bnlg1808	2007 HN	9.37	1.41	0.33	PD	8.92
<i>Qytpbn8-1</i>	umc1741–bnlg162	2008 HN	8.42	−1.49	−0.52	PD	9.20
<i>Qytpbn8-2</i>	umc1005–phi080	2007 HN	5.39	−0.96	−0.26	PD	4.81
<i>Qytpbn9</i>	umc1191–mmc0051	2008 HN	6.16	−0.05	1.37	OD	5.38
<i>Qytpbn10</i>	umc1576–umc2034	2008 BJ	4.95	−1.52	0.23	A	6.33
TW							
<i>Qytw5</i>	umc1482–mmc0081	2008 BJ	17.34	−0.05	0.86	OD	30.28

关的 *td1* (Bommert et al., 2005) 所在的 5.04bin 位置内检测到相关的雄穗性状 QTL, 为揭示雄穗的相关遗传机制提供了有价值的参考依据。与 Upadyayula 等 (2006) 的实验结果相比, 本实验中雄穗分枝数遗传力 (Q/H 群体为 93%, Y/H 群体为 88%) 明显高于前者 (66%), 而 2 个实验中的雄穗重遗传力均低于相应的雄穗分枝数遗传力。本实验在 7.02bin 处定位到 3 个 QTL——*Qqtpbn7-2*、*Qqtw7-2* 和 *Qytpbn7*, 其贡献率分别为 7.1%、7.2% 和 8.9%。其中 *Qqtw7-2* 在单环境检测中的 3 个环境下被定位到, 平均贡献率为 7.2%。该 QTL 同时在联合环境中也被检测到, 贡献率达 11%, 且它与环境互作较小 (QEI 贡献率为 1%), 说明 *Qqtw7-2* 是一个对环境表达稳定的 QTL, 其等位基因来自可以使雄穗重增加 0.55 g 的亲本黄早四。此外, 本实验检测到的 *Qqtpbn3-1* 与汤华等 (2005) 利用豫玉 22 构建的 F_{2:3} 群体定位到的雄穗分枝数 QTL——

Qtnb3-1 均位于 3.04bin 处。*Qqtpbn3-1* 在单环境检测中的 2007-新疆及 2008-河南环境下同时被检测到, 其等位基因来自能够使分枝数平均增加 1.4 个的亲本齐 319, 贡献率分别为 3.7% 和 4.2%, 对应 IBM 2008 Neighbors 图谱的位置为 127–191 cM; *Qtnb3-1* 在 2 种环境下被检测到且贡献率均超过 10%, 平均加性效应值为 1.65, 对应 IBM 2008 Neighbors 图谱的位置为 159–168 cM, 即两者的重叠区间为 159–168 cM。本实验在 2.02bin 处 Q/H 与 Y/H 群体各定位到 1 个 QTL——*Qqtpbn2-1* 与 *Qytpbn2-2*, 其贡献率分别为 5.3% (*Qqtpbn2-1*) 和 7.1% (*Qytpbn2-2*), 它们与 Mickelson 等 (2002) 利用 IBM 群体定位到的雄穗分枝数 QTL (邻近 umc53a 标记) 位于相同 bin 值, 后者的贡献率达到 19.2%。高世斌等 (2007) 利用含 183 个 F₃ 家系的玉米组合 N87-1x9526, 对正常水分条件和干旱胁迫条件下的雄穗分枝数进行了 QTL 定位, 正常条件下

表7 应用Network软件对2群体在单环境下检测到的主效QTL与环境的互作情况分析

Table 7 Summary of interactions between major QTLs detected in the two populations under single environment and environments (QEI) using Network software

QTL	Marker interval	A	D	Serial No. of environments involved in QEI	H ² (major QTL)(%)	H ² (QEI)(%)
TPBN						
<i>Qqtpbn1-4</i>	phi308707-umc1009	0.16	1.65	4	3.09	0.98
<i>Qqtpbn7-1</i>	umc2160-umc1016	-2.38	-0.004 3	1/2/4/5	12.86	3.34
<i>Qqtpbn8-1</i>	bnlg1352-umc1778	-1.27	0.26	6	3.70	1.12
<i>Qqtpbn10-1</i>	umc1381-umc1053	2.16	0.56	1/3/4/6	10.59	11.08
<i>Qytpbn3-1</i>	umc2257-umc2256	-0.67	-0.19	6	1.41	1.58
<i>Qytpbn3-3</i>	umc2166-umc2174	1.37	0.36	3/6	5.93	5.47
<i>Qytpbn4-2</i>	umc2176-umc1963	1.58	-0.26	3/6	7.94	4.45
<i>Qytpbn5</i>	bnlg2323-umc1482	0.60	-0.006 4	6	1.15	1.22
<i>Qytpbn8-1</i>	umc1741-bnlg162	-1.21	0.90	6	5.94	2.17
TW						
<i>Qqtw1-1</i>	bnlg1083-bnlg1203	0.41	0.053	3	3.76	0.74
<i>Qqtw1-4</i>	umc1009-umc1064	-0.20	0.31	6	0.87	1.84
<i>Qqtw7-2</i>	bnlg1094-bnlg1579	-0.73	-0.041	1	11.89	1.10
<i>Qqtw10</i>	phi062-umc1115	0.66	0.083	1/4/5/6	9.85	20.52

“存在互作的环境”中的数字1-6分别代表以下6个环境: 2007年北京(1)、2007年河南(2)、2007年新疆(3)、2008年北京(4)、2008年河南(5)和2008年新疆(6)。

The number 1-6 in “Serial No. of environments involved in QEI” referred to 2007-Beijing (1), 2007-Henan (2), 2007-Xinjiang (3), 2008-Beijing (4), 2008-Henan (5) and 2008-Xinjiang (6), respectively.

在第2和6连锁群上检测到2个QTL, 而干旱胁迫下则检测到3个QTL, 分别在第2、4和10连锁群上, 说明正常水分条件和干旱胁迫条件下影响雄穗分枝数及雄穗重的QTL可能存在较大的差异。本实验在7.02bin与10.03bin处定位到的雄穗分枝数QTL与高世斌等(2007)在干旱条件下检测到的 *Qtnb7-DS*和 *Qtnb10-DS*位于相同及相邻的区域。

本实验在对雄穗的2个性状进行QTL定位的基础上, 又检测了QEI与上位性, 能够更加全面准确地分析控制雄穗性状的遗传机制。结果表明, Q/H与Y/H群体的雄穗分枝数和雄穗重与环境存在显著的相互作用。该结论与Mickelson等(2002)的结果不一致, 可能是由于遗传背景、群体类型及遗传图谱密度不同所导致。

2.5.2 两个群体雄穗性状的一致性QTL分析

将IBM 2008 Neighbors图谱作为统一的参考图谱, 对2个群体的雄穗分枝数和雄穗重定位结果进行一致性比较。结果显示, 一共有3个重要区段在2个群体中

具有重叠区间, 分别为: 3.05bin处445-451.2 cM区域的QTL(*Qqtpbn3-3*与*Qytpbn3-3*), 与雄穗分枝数有关, Q/H和Y/H群体中的增效等位基因分别来自齐319和掖478(平均贡献率分别为4%和12.8%); 4.03bin处umc2176标记附近的QTL(*Qqtpbn4-2*与*Qytpbn4-2*), 同样与雄穗分枝数相关, 在2个群体的重叠区间为174.6-254 cM, Q/H群体的增效等位基因来自齐319, 贡献率为5.3%, Y/H群体中的增效等位基因来自掖478, 平均贡献率为9.23%; 8.08bin处umc1005标记附近的与分枝数有关的QTL(*Qqtpbn8-3*与*Qytpbn8-2*), 重叠区间为526.6-547.2 cM, 2个群体中的增效等位基因均来自亲本黄早四, 贡献率分别为8.1%(Q/H群体)和4.8%(Y/H群体)。这3个雄穗分枝数一致性QTL中, 3.05bin处的QTL与Mickelson等(2002)定位到的QTL(与phi053标记邻近)位于相同的bin值范围内。本研究结果为进一步进行雄穗分枝数QTL的精细定位和分子标记辅助选择提供了线索和依据。

由于雄穗性状实际上是一个综合性状, 因此在今后的研究中如果采用更加细化的指标, 如主轴长度、

分枝数、平均分枝长度、小穗着生密度和每穗小穗数等, 可能会获得效应值更加显著的QTL位点, 从而为解析玉米雄穗性状的遗传机理提供更加翔实的信息。

参考文献

- 高世斌, 赵茂俊, 兰海, 张志明 (2007). 玉米雄穗分枝数与主轴长的QTL鉴定. *遗传* **29**, 1013–1017.
- 霍仕平 (1993). 玉米雄穗的遗传和相关性研究. *作物学报* **19**, 515–519.
- 路明, 周芳, 谢传晓, 李明顺, 徐云碧, Warburton M, 张世煌 (2007). 玉米杂交种掖单13号的SSR连锁图谱构建与叶夹角和叶向值的QTL定位与分析. *遗传* **29**, 1131–1138.
- 汤华, 严建兵, 黄益勤, 郑用琰, 李建生 (2005). 玉米5个农艺性状的QTL定位. *遗传学报* **32**, 203–209.
- 王健康 (2009). 数量性状基因的完备区间作图方法. *作物学报* **35**, 239–245.
- 吴建宇, 陈彦惠, 席章营, 夏宗良, 吴连成, 常胜合, 胡树军 (2000). 玉米雄穗性状主基因-多基因遗传的初步研究. *河南农业大学学报* **34**, 107–113.
- Berke TG, Rocheford TR (1999). Quantitative trait loci for tassel traits in maize. *Crop Sci* **39**, 1439–1443.
- Bommert P, Lunde C, Nardmann J, Volbrecht E, Running M, Jackson D, Hake S, Werr W (2005). *Thick tassel dwarf1* encodes a putative maize ortholog of the Arabidopsis *CLAVATA1* leucine-rich repeat receptor-like kinase. *Development* **132**, 1235–1245.
- Cao G, Zhu J, He C, Gao Y, Yan J, Wu P (2001). Impact of epistasis and QTL × environment interaction on the developmental behavior of plant height of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet* **103**, 153–160.
- Duvick DN, Cassman KG (1999). Post-green-revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States. *Crop Sci* **39**, 1622–1630.
- Fischer KS, Edmeades GO, Johnson EC (1987). Recurrent selection for reduced tassel branch number and reduced leaf area density above the ear in tropical maize populations. *Crop Sci* **27**, 1150–1156.
- Geraldi IO, Miranda Filho JB, Vencovsky R (1985). Estimates of genetic parameters for tassel characters in maize (*Zea mays* L.) and breeding perspectives. *Maydica* **30**, 1–14.
- Haldane JBS (1919). The combination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linked factor. *Genetics* **8**, 299–309.
- Hunter RB, Daynard TB, Hume DJ, Tanner JW, Curtis JD, Kannenberg LW (1969). Effect of tassel removal on grain yield of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci* **9**, 405–406.
- Lambert RJ, Johnson RR (1978). Leaf angle, tassel morphology, and the performance of maize hybrids. *Crop Sci* **18**, 499–502.
- Mickelson SM, Stuber CS, Stuber L, Kaeppler SM (2002). Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 × Mo17 population of maize. *Crop Sci* **42**, 1902–1909.
- Saghai-Marouf MA, Biyashev RM, Yang GP, Zhang Q, Allard RW (1994). Extraordinarily polymorphic microsatellite DNA in barley: species diversity, chromosomal location and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA* **91**, 5466–5470.
- Schooper JB, Lambert RJ, Vasilas BL (1986). Maize pollen viability and ear receptivity under water and high temperature stress. *Crop Sci* **26**, 1029–1033.
- Schuetzl SH, Mock JJ (1978). Genetics of tassel branch number in maize and its implications for a selection program for small tassel size. *Theor Appl Genet* **53**, 265–271.
- Stuber CW, Edwards MD, Wendel JF (1987). Molecular marker facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci* **27**, 639–648.
- Upadyayula N, da Silva HS, Bohn MO, Rocheford TR (2006). Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture. *Theor Appl Genet* **112**, 592–606.
- Vollbrecht E, Springer P, Buckler E, Goh L, Martienssen RA (2005). Architecture of floral branch systems in maize and related grasses. *Nature* **436**, 1119–1126.
- Yu SB, Li JX, Xu CG, Tan Y, Li XH, Zhang QF (2002). Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theor Appl Genet* **104**, 619–625.

Major Quantitative Trait Loci Analysis of Tassel Primary Branch Number and Tassel Weight in Maize (*Zea mays*)

Di Wang^{1†}, Yongxiang Li^{1†}, Yang Wang^{1†}, Cheng Liu², Zhizhai Liu^{1,3}, Bo Peng¹, Weiwei Tan¹, Yan Zhang¹, Baocheng Sun², Yunsu Shi¹, Yanchun Song¹, Tianyu Wang^{1*}, Yu Li^{1*}

¹Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ²Institute of Food Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830000, China; ³Maize Research Institute, Southwest University, Chongqing 400716, China

Abstract Tassel-related traits of maize are important for modern maize breeding and production. To understand the genetic basis of tassel traits, we evaluated 230 and 235 F_{2:3} families derived from the Qi319×Huangzaosi population (Q/H) and the Ye478×Huangzaosi population (Y/H), under 6 different environments (2007-Beijing, 2008-Beijing, 2007-Henan, 2008-Henan, 2007-Xinjiang, and 2008-Xinjiang). We aimed to map quantitative trait loci (QTL) controlling tassel primary branch number and tassel weight by using the inclusive composite interval mapping method (ICIM). QTLNetwork v2.0 was used to analyze epistasis among QTL and QTL-by-environment interaction. We identified 51 QTL controlling tassel-related traits in the 2 populations (32 QTL in Q/H and 19 in Y/H), with 7 major QTL detected. The umc2160–umc1016 interval on chromosome bin 7.01 (*Qqtpbn7-1*) and bnlg1094–bnlg1579 on bin 7.02 (*Qqtw7-2*) were found to be important QTL regions for the Q/H population. Furthermore, 3 QTL were consistent between Q/H and Y/H. The QTL that were consistent in different environments or genetic backgrounds could be useful for precision mapping and positional cloning.

Key words maize, quantitative trait loci mapping, tassel primary branch number, tassel weight

Wang D, Li YX, Wang Y, Liu C, Liu ZZ, Peng B, Tan WW, Zhang Y, Sun BC, Shi YS, Song YC, Wang TY, Li Y (2011). Major quantitative trait loci analysis of tassel primary branch number and tassel weight in maize (*Zea mays*). *Chin Bull Bot* 46, 11–20.

[†] These authors contributed equally in this paper

* Authors for correspondence. E-mail: wangtianyu@263.net; yuli@mail.caas.net.cn