

基于玉米导入系群体7个农艺性状的QTL定位

席先梅^{1,2}, 逯晓萍^{1*}, 薛春雷¹, 李俊伟¹, 韩平安², 张坤明¹, 卢艳丽³

1. 内蒙古农业大学农学院, 呼和浩特 010018;

2. 内蒙古自治区农牧业科学院植物保护研究所, 呼和浩特 010031;

3. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081

* 联系人, E-mail: LXP1960@163.com

2018-05-25 收稿, 2018-06-26 修回, 2018-06-26 接受, 2018-08-17 网络版发表

内蒙古自治区科学技术项目(20131410)和内蒙古呼和浩特科学技术项目(2013-重-计-1)资助

摘要 对玉米导入系群体7个农艺性状进行QTL定位, 从分子水平研究不同环境条件下控制玉米产量性状的遗传基础, 为玉米育种工作提供了理论基础. 选用玉米自交系PHB1M为轮回亲本, 性状互补的四-287自交系为供体亲本, 通过杂交、四代回交及二代自交, 并结合分子标记辅助选择方法构建了208个导入系为作图群体; 利用70对SSR引物和64对SRAP引物进行多态性扩增, 获得了793个多态性位点; 采用JoinMap4.0软件进行连锁图谱构建, 得到了长度为1917.2 cM、涵盖10个连锁群的连锁图谱, 分别在和林县与呼和浩特市两个环境下进行株高、穗位高、叶片数、穗长、穗粗、穗行数及百粒重7个农艺性状的表型鉴定; 利用MapQTL4.0软件中MQM作图法对试验群体的7个农艺性状进行QTL定位, 两地共检测到100个QTL位点, 23个株高、16个穗位高、22个叶片数、10个穗长、16个穗粗、4个穗行数和9个百粒重QTL. 其中, 控制5个性状的8个QTL在两个环境中同时被检测到, 特别是株高和穗位高的3个QTL表达稳定性较高, 为基因克隆以及标记辅助育种提供理论支撑.

关键词 玉米, 导入系群体, 农艺性状, QTL 定位

玉米作为我国三大粮食作物之一, 在农业生产中占据非常重要的地位. 提高玉米单位面积产量是育种工作者的重要目标, 而产量性状是由多基因控制, 为了解释玉米产量相关性状的遗传机制, 相关工作做了大量研究. 玉米是QTL研究最为广泛的作物之一, 有关株型、抗性 & 产量构成因子的QTL定位研究的报道较多^[1-6]. 传统的QTL定位群体遗传背景复杂, 受群体大小和统计方法等多方面的限制, 难以达到QTL精细定位. 随着标记技术、统计软件及分子辅助选择的飞速发展, 新的QTL定位群体脱颖而出, 如染色体片段导入系, 不但能有效消除“遗传背景噪音”对QTL定位的干扰, 还能在群体中挖掘出大量的有利隐蔽基因, 对作物遗传育种的进一步发展有较大贡献^[7].

染色体片段导入系群体在理论研究和实践应用具有较强的优越性, 受到国内外遗传学家和育种家的青睐. 采用分子标记辅助回交技术, 已在水稻^[8,9]、番茄^[10]、大豆^[11]、玉米^[12-14]等作物上成功构建了导入系群体, 并得到了一些符合育种目标的改良株系, 可以说导入系的构建也是种质创新的一种有效手段. 而且, 采用导入系进行数量性状定位研究在很大程度上缩小了QTL置信区间, 为开发紧密连锁的分子标记和图位克隆以及遗传改良提供更多的信息.

因自交系PHB1M具有抗病性好, 茎秆韧性强等特点, 本研究以其为轮回亲本, 以改良株高、穗位高偏高为主要目标, 采用自交系四-287为供体系构建的导入系材料为作图群体, 构建分子遗传图谱, 在2

引用格式: 席先梅, 逯晓萍, 薛春雷, 等. 基于玉米导入系群体7个农艺性状的QTL定位. 科学通报, 2018, 63: 3103-3113

Xi X M, Lu X P, Xue C L, et al. QTL mapping of seven agronomic traits in maize based on the introgression lines (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 3103-3113, doi: 10.1360/N972018-00208

个环境下对导入系群体株高、穗位高、叶片数等7个农艺性状进行表型鉴定及QTL定位,旨在为遗传改良提供有益的分子标记以及候选基因的挖掘提供理论及技术支撑。

1 材料与方法

(i) 作图群体. 选用高配合力玉米自交系PHB1M为受体亲本,针对其穗位高和株高偏高等性状的不足,选用具有互补受体亲本缺点的自交系四-287为供体亲本,杂交后所得的 F_1 再与自交系PHB1M回交,连续回交4代,然后再自交2代,并结合SSR分子标记辅助选择方法构建了一套以PHB1M为受体亲本的208个染色体片段导入系群体,并以此作为作图群体。

(ii) 材料种植. 将获得的玉米导入系材料分别在和林县(以下简称环境1)和呼和浩特市(以下简称环境2)两个不同地区种植,采用随机区组设计,双行区,3次重复,行长5 m,播种及田间管理与大田正常管理相同. 三叶期采集玉米新叶1 g左右进行DNA提取,并随机选取10个单株,在成熟期考查两种环境下7个农艺性状(株高、穗位高、叶片数、穗长、穗粗、穗行数及百粒重)并进行统计和相关性分析。

(iii) DNA提取方法和SSR引物挑选. 利用TIANGEN公司植物基因组DNA提取试剂盒,将提取的DNA置于 -20°C 备用. 从MaizeGDB网站(<http://www.Maizegdb.org>)上挑选在染色体均匀分布的SSR引物,选取各染色体均匀分布的222对SSR引物,引物序列由上海生物工程有限公司合成。

(iv) SRAP引物. 参考Li和Quiros^[15], Budak等人^[16]及刘倩等人^[17]开发筛选的引物,所用引物为17个核苷酸片段的18条正向引物和18个核苷酸片段的18条反向引物,随机组合成324对引物组合(引物序列由上海生物工程有限公司合成)。

(v) 数据整理和农艺性状定位. 利用SPSS18.0进行表型数据的正态分布分析、方差分析和相关性分析. 根据SSR和SRAP标记的结果,扩增产物“0”、“1”、“-”统计建立数据库. 在相同迁移率位置上,有带记为“1”,无带记为“0”,缺失记为“-”. 图谱构建采用JoinMap4.0,根据软件要求将获得的标记数据“0”、“1”和“-”原始矩阵转换“b”、“a”和“-”的数据格式,导入软件. 然后选用 $\text{LOD} \geq 3.0$ 标记连锁组群,用 Create Groups use the Groupings tree命令获得用于作

图组群,用Calculate map命令构建图谱,利用MapQTL4.0软件进行不同农艺性状的QTL定位,本研究中QTL的命名规则如下:以qPH1-1为例,q表示QTL,PH表示定位的株高性状,1表示环境1,2表示环境2,横线后的数字1表示该QTL的序号。

2 结果与分析

2.1 农艺性状分析

在两个环境下分别考查7个农艺性状(表1),结果显示,两地均表现出株高和穗位高变异幅度最大,在环境1中,株高最高为248.0 cm,最低为200.0 cm;穗位高最高为117.0 cm,最低为70.0 cm;在环境2中,株高最高为255.0 cm,最低为199.3 cm. 百粒重变异幅度次之,两地表现趋势一致. 对两地考查地7个性状进行了正态分布分析,其偏度和峰度的绝对值均小于1,符合正态分布,可进行QTL定位. 对生长在不同环境条件下的试验群体考查地各性状采用双向相关分析,比较了不同环境下各性状的相关性,结果表明,在两个环境条件下,试验群体的同一性状表现显著相关,不同性状也并非独立,而是互相关联的,株高、穗位高和叶片数互相表现出显著相关;穗行数与穗粗呈显著相关。

2.2 遗传图谱的构建

利用筛选到的70对SSR引物和64对SRAP引物组合进行基因组多态性分析,共扩增出793个位点,其中SSR标记197个,SRAP标记596个,利用JoinMap4.0软件进行连锁分析并得到了一张含10个连锁群的遗传图谱(图1). 该图谱全长1917.2 cM,平均间距2.98 cM. 在10个连锁群上的标记数分别为100, 42, 56, 101, 82, 62, 72, 77, 33和19个,每条连锁群上的遗传距离分别为200.6, 165.6, 302.3, 186.5, 189.8, 196.7, 222.1, 137.0, 190.0和126.6 cM。

2.3 农艺性状的QTL定位

利用MapQTL4.0软件对生长在两个不同环境条件下考查第7个农艺性状进行QTL定位,LOD临界值为大于3.0,结果见表2、图1. 共检测到100个QTL位点. 单个环境条件来看,环境1检测到QTL位点50个,分别位于第1(2个)、3(9个)、4(9个)、5(2个)、6(7个)、7(16个)、8(3个)和9(2个)连锁群上,LOD值介于3.02~9.12,环境2检测到50个QTL位点,分别位于第

表 1 7 个农艺性状的田间表现

Table 1 Field performance of the seven agronomic traits investigated

环境	性状 ^{a)}	最小值	最大值	均值+标准误	偏差	峰度	变异
环境1(J)	株高PH	200.0	248.0	222.4±11.2	0.2	-0.5	126.3
	穗位高EP	70.0	117.0	94.9±11.0	-0.2	-0.5	120.6
	叶片数LN	16.4	21.4	18.7±1.1	0.0	-0.6	1.3
	穗长EL	11.0	16.8	14.2±1.4	-0.1	-0.6	1.9
	穗粗SD	3.2	5.1	4.2±0.4	-0.1	-0.5	-0.1
	穗行数R/E	10.1	17.6	13.8±1.9	0.0	-0.8	3.7
	百粒重HGW	20.7	38.6	29.2±3.9	-0.1	-0.3	15.4
环境2(N)	株高PH	199.3	255.0	226.8±13.0	0.0	-0.5	168.7
	穗位高EP	66.8	123.8	96.1±13.5	0.0	-0.4	183.3
	叶片数LN	16.4	21.4	18.7±1.1	0.0	-0.6	1.3
	穗长EL	11.4	17.2	14.5±1.3	-0.1	-0.3	1.7
	穗粗SD	2.2	5.1	4.2±0.4	-0.1	-0.2	0.1
	穗行数R/E	10.0	17.9	13.8±1.9	0.0	-0.7	3.5
	百粒重HGW	24.2	38.9	31.1±3.6	0.2	-0.7	12.9

a) PH: plant height; EP: ear height; LN: leaf number; EL: ear length; SD: shafts diameter; R/E: row per ear; HGW: 100 grain weight

2(2个)、3(6个)、4(9个)、5(6个)、6(4个)、7(11个)、8(10个)和9(2个)连锁群上, lod值介于3.02~7.18, 单个QTL的贡献率最大为35.2%。两地共检测到23个控制株高QTL, 分别位于第3, 4, 6, 7, 8连锁群上, 最大贡献率为26.3%; 检测到16个穗位高QTL, 分布在第3, 4, 5, 6, 7, 8连锁群上, 最大贡献率为26.3%; 检测到22个叶片数QTL, 最大贡献率为14.3%; 检测到10个穗长QTL, 分布在第1, 3, 5, 7连锁群上, 最大贡献率35.2%; 检测到16个穗粗QTL, 分布在第3, 6, 7, 9连锁群上, 最大贡献率为28.8%; 仅检测到4个穗行数QTL, 只在第2, 3连锁群上, 最大贡献率为21.8%; 检测到9个百粒重QTL, 分布在第3, 4, 6, 8连锁群上。

同一农艺性状在同一连锁群的同一标记区间在两个环境中都被检测到的QTL有8个, 在环境间表现稳定, 控制穗位高1个、株高2个、控制穗长2个、穗粗2个、控制叶片数1个。位于第4连锁群的标记区间me10/em6-9~me10/em15-5内的控制穗位高QTL(*qEP1-2*和*qEP2-1*) 在两个环境中均被定位到相同的位置, 加性效应为7.6和9.9; 位于第6连锁群标记区间me1/em10-5~me1/em10-10内的控制株高QTL(*qPH1-5*和*qPH2-6*) 在两个环境中均被定位到相同的位置, 加性效应为9.0和-9.8, 对表型的贡献率分别为7.8%和4.8%, 标记区间me5/em16-5~umc2122-3内

的控制株高QTL(*qPH1-6*和*qPH2-7*) 在两个环境中均被定位到相同的位置, 加性效应为7.4和6.3, 表型贡献率分别为12.4%和7.8%; 位于第3连锁群的标记区间me14/em10-8~me14/em8-8内的控制穗长QTL(*qEL1-2*和*qEL2-1*) 均被定位到相同的位置, 加性效应都为0.5, 表型贡献率分别为15.5%和15.6%和标记区间umc1414-1~me14/em9-2内的控制穗粗QTL(*qSD1-3*和*qSD2-2*), 在两个环境中均被定位到相同的位置, 加性效应均为1.7, 对表型的贡献率均分别为6.9%和9.4%; 位于第5连锁群的标记区间me9/em2-6~umc1225-2内的控制穗长QTL(*qEL1-4*和*qEL2-4*), 在两个环境中定位到相同的位置, 加性效应为1.0和0.8, 表型贡献率大于10%; 位于第7连锁群标记区间me3/em18-4~me1/em9-7内的控制叶片数QTL(*qLNI-10*和*qLN2-4*) 在两个环境中定位到相同的位置, 加性效应为0.9和1.5, 对表型的贡献率分别为2.2%和3.6%, 标记区间me4/em2-4~me9/em16-4内的控制穗粗QTL(*qSD1-8*和*qSD2-5*) 两个环境中均被定位到相同的位置, 加性效应为-0.7和-0.8, 对表型的贡献率分别为3.7%和5%。

控制同个性状的QTL出现在同一个连锁群的临近区间, 如第4连锁群的6个标记区间bnlg1007-3~phi260485-4, phi308707-2~bnlg1792-2, me10/em6-1~

bnlg1154-4, bnlg1154-4~bnlg1702-3, me4/em2-8~me10/em15-7和phi260485-1~me10/em6-7及第6连锁群的5个标记区间me1/em10-1~me12/em3-4, umc2105-3~me7/em6-5, me1/em10-5~me1/em10-10, me5/em16-5~umc2122-3和umc2122-3~Bnlgl1012-2均含有与株高有关的QTL; 第2连锁群的标记区间mmc0241-1~phi072-2和phi072-2~umc1551-2均含有与穗行数相关的QTL; 第5连锁群的3个标记区间me10/em13-3~me10/em15-2, me14/em4-6~me13/em2-2, me10/em13-5~me12/em13-1, 第7连锁群的3个标记区间me3/em18-4~me1/em9-7, me9/em4-2~me4/em4-13和me14/em9-10~bnlg1025-1及第8连锁群的2个标记区间me12/em17-4~me4/em12-3, me14/em8-2~me12/em9-6均含有与穗位高相关的QTL.

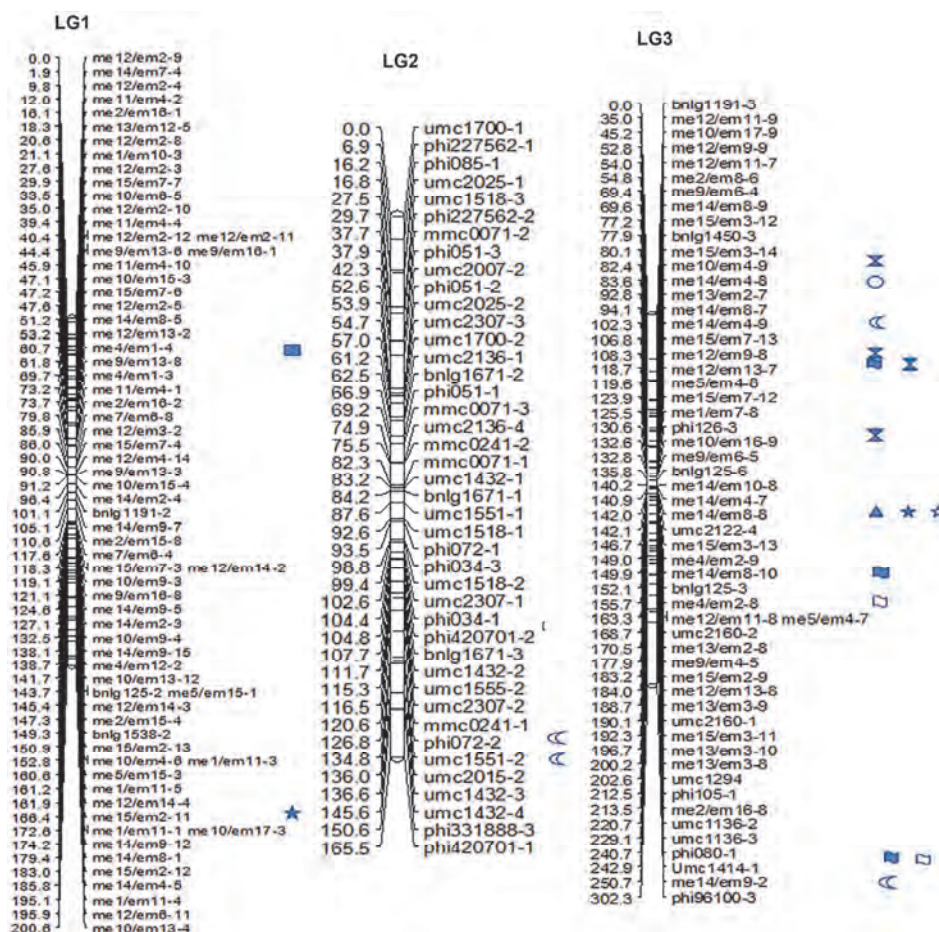
同一位点的QTL可以影响多个不同的农艺性状, 即2个或2个以上不同农艺性状的QTL位于同一标记区间. 本研究中6个连锁群上有14个富集区域, 第3连锁群标记区间me14/em10-8~me14/em8-8, me14/em8-7~

me14/em4-9、第4连锁群标记区间me10/em6-9~me10/em15-5, bnlg1007-3~phi260485-4, me4/em2-8~me10/em15-7、第5连锁群标记区间me10/em13-5~me12/em13-1、第6连锁群标记区间me1/em10-5~me1/em10-10、第7连锁群标记区间me9/em4-2~me4/em4-13, bnlg1025-1~me13/em18-3, me14/em9-8~Bnlgl1012-1, me4/em12-1~me11/em4-5, me11/em4-5~me9/em11-3; 第8连锁群标记区间e14/em7-2~me13/em18-1, 均包含2个农艺性状有关的QTL; 第7连锁群标记区间me3/em18-4~me1/em9-7包含4个农艺性状有关的QTL位点, 第7连锁群有6个富集区域, 第4连锁群有3个富集区域, 第3连锁群有2个富集区域, 其余3个连锁群分别有1个富集区域.

3 讨论

3.1 导入系群体玉米农艺性状QTL定位

玉米株型和穗部相关性状及对其产生影响的因



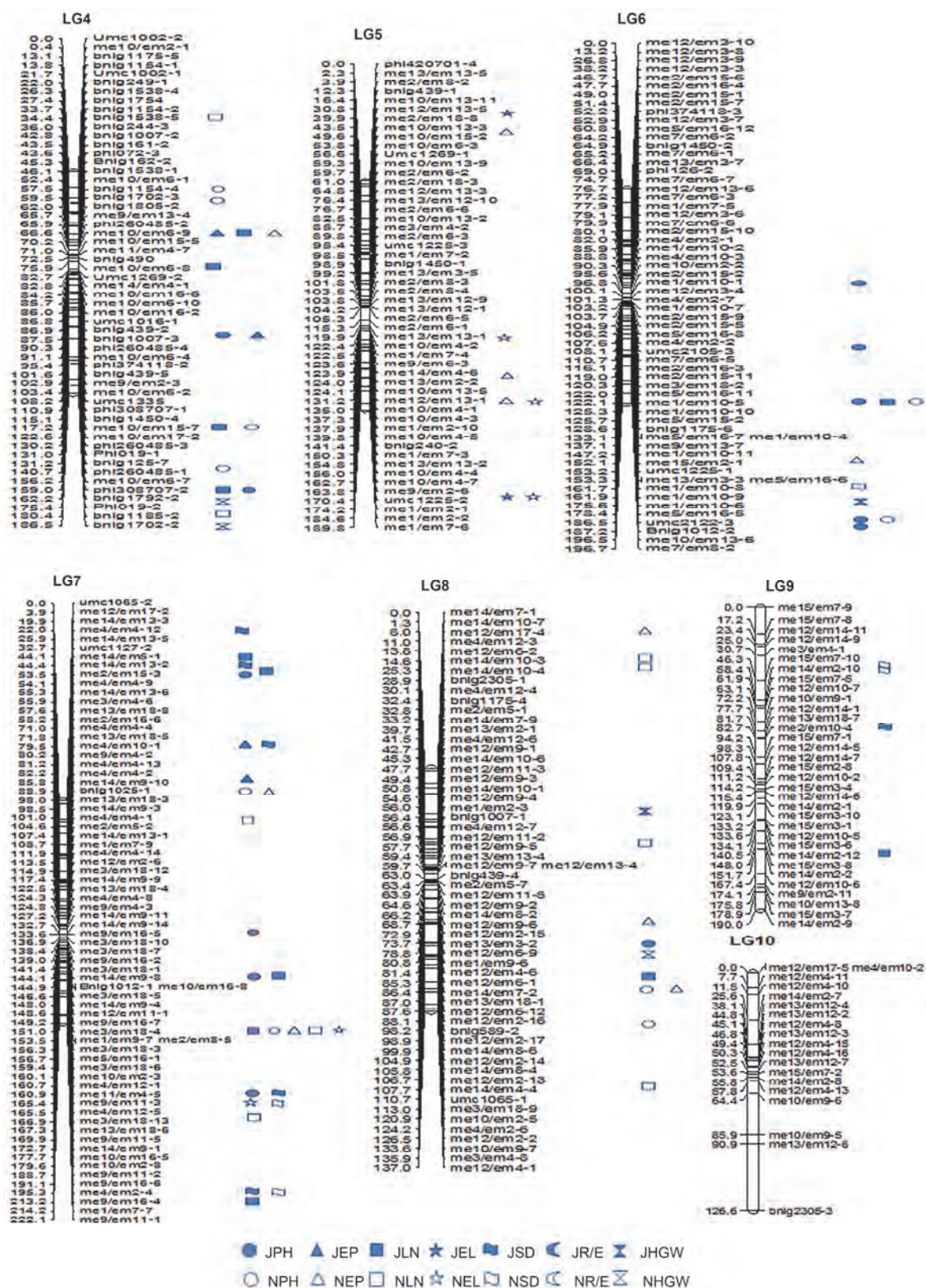


图1 (网络版彩色)在两个环境下7个农艺性状QTL分析

Figure 1 (Color online) QTL analysis of seven agronomic traits under two conditions

表 2 不同环境条件下 7 个农艺性状 QTL 定位分析

Table 2 QTL analysis of seven agronomic traits under two environmental conditions

环境 条件	性状	连锁群	数量性状 位点名称	标记区间	位置	LOD	变异	贡献率 (%)	加性 效应
环境1	株高PH	4	<i>qPH1-1</i>	bnlg1007-3~phi260485-4	87.5	3.4	34.5	5.0	5.8
		4	<i>qPH1-2</i>	phi308707-2~bnlg1792-2	159.0	5.1	35.7	8.1	-11.3
		6	<i>qPH1-3</i>	me1/em10-1~me12/em3-4	96.8	4.3	26.0	5.0	5.1
		6	<i>qPH1-4</i>	umc2105-3~me7/em6-5	108.1	3.4	25.5	3.7	4.5
		6	<i>qPH1-5</i>	me1/em10-5~me1/em10-10	122.1	6.4	25.9	7.8	-10.6
		6	<i>qPH1-6</i>	me5/em16-5~umc2122-3	183.4	4.5	21.7	12.4	7.4
		6	<i>qPH1-7</i>	umc2122-3~Bnlgl1012-2	186.5	7.8	25.5	9.4	5.9
		7	<i>qPH1-8</i>	me2/em15-3~me4/em4-9	53.5	3.7	17.8	2.8	4.3
		7	<i>qPH1-9</i>	me14/em9-14~me9/em16-5	133.6	4.2	18.0	3.6	11.4
		7	<i>qPH1-10</i>	me14/em9-8~Bnlgl1012-1	144.1	4.9	18.2	3.5	-6.3
		7	<i>qPH1-11</i>	me4/em12-1~me11/em4-5	160.9	4.9	20.6	2.6	-9.6
		8	<i>qPH1-12</i>	me13/em3-2~me12/em6-9	73.7	3.2	73.8	6.4	-8.5
	穗位高EP	3	<i>qEP1-1</i>	me14/em10-8~me14/em8-8	142.0	5.1	93.1	22.0	5.1
		4	<i>qEP1-2</i>	me10/em6-9~me10/em15-5	66.6	3.2	35.8	5.1	7.6
		4	<i>qEP1-3</i>	bnlg1007-3~phi260485-4	87.5	4.1	35.8	6.7	6.5
		4	<i>qEP1-4</i>	phi308707-2~bnlg1792-2	159.0	3.6	37.7	6.0	-9.6
		7	<i>qEP1-5</i>	me9/em4-2~me4/em4-13	79.5	4.5	20.5	4.5	9.0
		7	<i>qEP1-6</i>	me14/em9-10~bnlg1025-1	85.8	3.7	20.5	3.7	4.6
	叶片数LN	1	<i>qLN1-1</i>	me4/em1-4~me9/em13-8	60.7	3.2	1.1	14.3	0.5
		4	<i>qLN1-2</i>	me10/em6-9~me10/em15-5	66.6	3.4	0.4	5.7	0.8
		4	<i>qLN1-3</i>	bnlg490~me10/em6-8	75.9	3.2	0.4	5.3	0.7
		4	<i>qLN1-4</i>	me4/em2-8~me10/em15-7	117.2	3.1	0.4	5.0	0.5
		4	<i>qLN1-5</i>	phi308707-2~bnlg1792-2	159.0	3.2	0.4	5.3	-0.9
		6	<i>qLN1-6</i>	me1/em10-5~me1/em10-10	122.1	3.6	0.3	4.9	-0.9
		7	<i>qLN1-7</i>	me14/em5-1~me14/em13-2	44.4	3.5	0.1	2.2	0.4
		7	<i>qLN1-8</i>	me14/em13-2~me2/em15-3	49.4	7.7	0.0	9.9	0.9
		7	<i>qLN1-9</i>	me14/em9-8~Bnlgl1012-1	144.1	4.1	0.1	2.9	-0.5
		7	<i>qLN1-10</i>	me3/em18-4~me1/em9-7	151.0	3.3	0.1	2.2	0.9
		7	<i>qLN1-11</i>	me4/em2-4~me9/em16-4	205.3	8.7	0.0	9.5	0.9
		8	<i>qLN1-12</i>	me12/em6-1~me14/em7-2	85.3	3.8	0.5	6.5	-1.0
	穗长EL	9	<i>qLN1-13</i>	me14/em2-12~me15/em3-8	140.5	3.1	0.9	10.0	-0.7
		1	<i>qEL1-1</i>	me15/em2-11~me1/em11-1	166.4	4.2	1.5	18.7	-0.6
		3	<i>qEL1-2</i>	me14/em10-8~me14/em8-8	142.0	3.5	1.6	15.5	0.5
		5	<i>qEL1-3</i>	me12/em13-5~me2/em18-8	35.8	6.3	0.2	35.2	-1.8
	穗粗SD	5	<i>qEL1-4</i>	me9/em2-6~umc1225-2	168.8	3.8	0.6	15.8	1.0
		3	<i>qSD1-1</i>	me12/em9-8~me12/em13-7	113.3	3.0	0.2	15.4	1.1
		3	<i>qSD1-2</i>	me14/em8-10~bnlg125-3	149.9	3.9	0.4	5.6	-0.7
		3	<i>qSD1-3</i>	Umc1414-1~me14/em9-2	242.9	4.7	0.4	6.9	1.7
		7	<i>qSD1-4</i>	me4/em4-12~me14/em13-5	22.0	3.7	0.2	2.8	-0.5
		7	<i>qSD1-5</i>	me14/em5-1~me14/em13-2	44.1	6.2	0.2	4.8	0.8
		7	<i>qSD1-6</i>	me9/em4-2~me4/em4-13	79.5	5.1	0.2	3.9	0.9
		7	<i>qSD1-7</i>	me4/em12-1~me11/em4-5	160.9	5.7	0.2	4.3	-1.0
		7	<i>qSD1-8</i>	me4/em2-4~me9/em16-4	195.3	4.4	0.2	3.7	-0.7
		9	<i>qSD1-9</i>	me2/em10-4~me15/em7-1	82.7	3.1	0.3	10.8	-0.4
	百粒重HGW	3	<i>qHGW1-1</i>	me10/em4-9~me14/em4-8	82.4	3.4	3.0	3.5	1.6
		3	<i>qHGW1-2</i>	me15/em7-13~me12/em9-8	108.3	3.1	3.0	3.2	1.9
		3	<i>qHGW1-3</i>	me12/em9-8~me12/em13-7	113.3	9.1	1.1	15.8	4.3
		3	<i>qHGW1-4</i>	me9/em6-5~bnlg125-6	132.8	4.9	2.9	5.1	-1.8
		6	<i>qHGW1-5</i>	me1/em10-9~me1/em10-6	161.9	3.3	13.0	15.1	-2.1
		8	<i>qHGW1-6</i>	bnlg1007-1~me4/em12-7	56.4	5.6	6.2	10.0	3.7

续表2

环境 条件	性状	连锁群	数量性状 位点名称	标记区间	位置	Lod	变异	贡献率 (%)	加性 效应
环境2	株高PH	3	<i>qPH2-1</i>	me14/em4-8~me13/em2-7	88.6	4.2	39.2	25.1	14.8
		4	<i>qPH2-2</i>	me10/em6-1~bnlg1154-4	57.4	4.3	37.2	6.2	14.3
		4	<i>qPH2-3</i>	bnlg1154-4~bnlg1702-3	59.5	5.0	39.3	6.6	6.2
		4	<i>qPH2-4</i>	me4/em2-8~me10/em15-7	117.2	5.5	36.1	6.7	6.1
		4	<i>qPH2-5</i>	phi260485-1~me10/em6-7	140.7	3.4	35.7	3.9	6.5
		6	<i>qPH2-6</i>	me1/em10-5~me1/em10-10	122.1	4.7	31.6	4.8	-9.8
		6	<i>qPH2-7</i>	me5/em16-5~umc2122-3	183.4	3.5	24.6	7.8	6.3
		7	<i>qPH2-8</i>	bnlg1025-1~me13/em18-3	93.9	4.3	11.3	11.2	12.7
		7	<i>qPH2-9</i>	me3/em18-4~me1/em9-7	151.0	5.8	30.2	6.2	19.2
		8	<i>qPH2-10</i>	me14/em7-2~me13/em18-1	86.4	5.1	54.5	9.2	6.1
		8	<i>qPH2-11</i>	me12/em2-16~bnlg589-2	93.1	5.5	14.9	26.3	-17.7
	穗位高EP	4	<i>qEP2-1</i>	me10/em6-9~me10/em15-5	66.6	3.5	55.2	5.7	9.9
		5	<i>qEP2-2</i>	me10/em13-3~me10/em15-2	48.5	7.2	22.0	19.3	18.4
		5	<i>qEP2-3</i>	me14/em4-6~me13/em2-2	123.9	3.6	49.5	5.2	6.0
		6	<i>qEP2-5</i>	me15/em2-1~umc1225-1	152.1	3.5	54.5	5.7	-6.9
		5	<i>qEP2-4</i>	me10/em13-5~me12/em13-1	131.2	3.6	57.8	6.2	5.8
		7	<i>qEP2-6</i>	bnlg1025-1~me13/em18-3	93.9	4.3	11.3	11.2	12.7
		7	<i>qEP2-7</i>	me3/em18-4~me1/em9-7	151.0	5.8	30.2	6.2	19.2
		8	<i>qEP2-8</i>	me12/em17-4~me4/em12-3	8.0	3.9	46.7	5.4	7.5
		8	<i>qEP2-9</i>	me14/em8-2~me12/em9-6	68.7	3.3	46.7	4.5	9.8
		8	<i>qEP2-10</i>	e14/em7-2~me13/em18-1	86.4	3.4	54.7	5.5	4.9
	叶片数LN	4	<i>qLN2-1</i>	bnlg1154-2~bnlg1538-5	34.4	4.2	0.5	6.5	1.1
		4	<i>qLN2-2</i>	Phi019-2~bnlg1185-2	180.4	3.7	0.5	5.7	-0.5
		7	<i>qLN2-3</i>	me2/em5-2~me14/em13-1	104.6	5.7	0.2	3.2	0.5
		7	<i>qLN2-4</i>	me3/em18-4~me1/em9-7	151.0	5.5	0.2	3.6	1.5
		7	<i>qLN2-5</i>	me3/em18-13~me13/em18-6	166.9	3.8	0.2	2.2	0.7
		8	<i>qLN2-6</i>	me12/em6-2~me14/em10-3	14.6	6.2	0.4	7.1	1.0
		8	<i>qLN2-7</i>	me14/em10-3~me14/em10-4	24.6	3.7	0.4	4.7	0.7
		8	<i>qLN2-8</i>	me12/em9-5~me13/em13-4	57.7	3.8	0.4	4.6	1.6
		8	<i>qLN2-9</i>	me14/em4-4~umc1065-1	107.7	4.8	0.4	5.4	0.7
	穗长EL	3	<i>qEL2-1</i>	me14/em10-8~me14/em8-8	142.0	3.5	1.4	15.6	0.5
		5	<i>qEL2-2</i>	me2/em6-1~me10/em4-2	119.9	3.5	0.5	5.7	0.5
		5	<i>qEL2-3</i>	me10/em13-5~me12/em13-1	131.2	4.7	0.5	8.1	0.6
		5	<i>qEL2-4</i>	me9/em2-6~umc1225-2	168.8	3.6	0.4	10.8	0.8
		7	<i>qEL2-5</i>	me3/em18-4~me1/em9-7	151.0	5.0	0.3	5.1	1.6
		7	<i>qEL2-6</i>	me11/em4-5~me9/em11-3	165.4	6.6	0.3	7.0	1.3
	穗粗SD	3	<i>qSD2-1</i>	me4/em2-8~me12/em11-8	155.7	3.1	0.4	5.1	0.6
		3	<i>qSD2-2</i>	me14/em8-10~me14/em9-2	242.9	5.8	0.4	9.4	1.9
		6	<i>qSD2-3</i>	me5/em16-6~me1/em10-8	158.3	7.1	0.1	28.8	1.6
		7	<i>qSD2-4</i>	me11/em4-5~me9/em11-3	165.4	5.1	0.2	4.6	0.9
		7	<i>qSD2-5</i>	me4/em2-4~me9/em16-4	195.3	5.7	0.2	5.0	-0.8
		9	<i>qSD2-6</i>	me15/em7-10~me14/em2-10	56.3	5.0	0.7	23.3	0.8
		9	<i>qSD2-7</i>	me14/em2-10~me15/em7-5	58.4	4.3	0.8	14.1	0.6
	穗行数R/E	2	<i>qR/E2-1</i>	mmc0241-1~phi072-2	125.6	5.0	1.6	21.2	-1.4
		2	<i>qR/E2-2</i>	phi072-2~umc1551-2	131.8	3.2	1.7	21.8	-1.4
		3	<i>qR/E2-3</i>	me14/em8-7~me14/em4-9	99.1	3.8	0.4	20.2	2.2
		3	<i>qR/E2-4</i>	me14/em9-2~phi96100-3	285.7	3.5	0.6	15.7	-1.2
	百粒重HGW	4	<i>qHGW2-1</i>	phi308707-2~bnlg1792-2	162.2	3.7	4.5	7.1	2.0
		4	<i>qHGW2-2</i>	bnlg1185-2~bnlg1702-2	186.4	5.5	4.3	10.3	-2.2
		8	<i>qHGW2-3</i>	me12/em6-9~me1/em9-6	78.8	3.0	3.4	4.2	-2.7

素,一直都是重要的育种目标,备受育种研究者的关注,同时也涌现出许多研究者进行相关研究,其中不乏有利用回交导入系实现玉米产量改良的一些研究者^[18]. 2011年, Nikolic等人^[19]用DTP79/B73的F_{2:3}家系以及200个分子标记,在干旱胁迫下对株高、穗位高、叶片数、雄穗分支、雄穗长及叶宽农艺性状进行了QTL定位,总共检测到43个QTL位点,分布在除第九连锁群外的其他9条连锁群上,其中定位了8个株高QTL和7个穗位高QTL. 株高和穗位高是影响玉米产量的核心性状,胡德升等人^[20]利用单片段代换系群体对玉米株高和穗位高的QTL和杂种优势位点进行了定位,在两个环境中检测到16和13个控制玉米株高和穗位高的QTL,其中有8个株高和4个穗位高的QTL在2个环境中同时被检测到,同时对染色体片段导入系进行了杂种优势分析. 改良轮回亲本的株高和穗位高性状是本研究的目的之一,本研究在两地共检测到7个农艺性状的100个QTLs, 23个控制株高的QTL, 16个穗位高QTL, 其中,控制株高2个QTLs和穗位高1个QTL分别在两个环境中均被定位到相同的位置,表明表达稳定性较高,这为改良轮回亲本性状提供了理论支持. 与向道权等人^[21]、刘建群等人^[22]的研究结果相比较,更加显示出染色体片段导入系群体将理论与育种应用相结合的优越性.

3.2 环境对QTL检测的影响

由于环境与基因型的互作,一般来说,能够在不同环境中均被检测到的QTL受环境影响较小,大多QTL易受到环境的影响,难以在不同的环境中被检测到^[23]. 本研究利用导入系群体在两个环境条件下进行7个农艺性状QTL定位,检测到100个QTLs,单环境下分别检测到7个农艺性状的QTL各50个,但不同性状在不同环境下QTL表达有所不同,有8个QTLs在两个环境中均同时稳定表达,改良的目标性状株高和穗位高检测到3个可以稳定表达. 谭巍巍等人^[24]在不同环境条件下对玉米产量性状的QTL定位分析表明,不同环境条件下QTL定位结果差异很大,大多数的QTL只能一个环境条件下表达,这也说明环境是影响QTL的重要因子. Paterson等人^[25]在3个环境下对番茄F₂和F₃群体进行QTL定位,结果检测到29个QTLs位点,在3种环境下只有4个QTLs具有一致性. 李仕贵等人^[26]在5种环境下对水稻DH群体在5个环境下进行26个农艺性状相关的QTL分析,结果仅有1个

在5个环境下一致性QTL. 许诚等人^[27]以优良玉米自交系许178背景的综3单片段代换系群体为基础材料,通过1年2环境田间试验,对株高、穗位高、叶片数、穗上叶片数、叶面积等性状进行QTL分析,两点共检测到5个株型相关性状的72个QTLs,其中,有10个株高QTL, 3个穗位高QTL, 3个总叶片数QTL, 2个穗上叶片数QTL和1个叶面积QTL是在两个试验环境中同时被检测到,这与本研究的结果趋势一致. 作物数量性状易受环境影响,控制数量性状的QTL对环境表现也比较敏感,环境因素对基因表达的影响起着至关重要的作用,因此在不同环境条件下QTL定位的结果一般会存在很大的差异^[28,29].

3.3 QTL多效性

同一位点的QTL可以影响多个不同农艺性状,即不同农艺性状的QTL位于同一位点. 本研究在6个连锁群上有14个位点可以影响多个不同的农艺性状,说明影响玉米产量相关农艺性状在染色体上存在明显的富集区域和成簇分布. Brown等人^[30]和Liu等人^[31]的研究认为,影响相关性状的QTL常常存在于相同或相邻的染色体区段. 刘晓阳等人^[32]利用受体的单片段代换系群体及其与轮回亲本的测交群体对玉米株高、穗位高及叶片数进行QTL研究发现,导入片段可以同时影响多个农艺性状,杂种优势位点同样具有多效性现象.

QTL成簇分布的研究较多,郑德波等人^[33]利用K22×CI7, K22×Dan340的F₂群体衍生的分别含237和218个家系的F_{2:3}群体在不同的环境条件下检测到株高QTL和穗位高QTL都存在不同程度成簇分布. 李清超等人^[34]利用黄早四与11个骨干自交系组配得到了RIL群体11个,在单环境下检测到125个株高, 145个穗位高QTL,多环境联合分析检测到株高和穗位高QTL各83和93个,还检测到两个性状的QTL在连锁群上出现大量的富集区域. 本研究结果表明控制7个不同农艺性状的QTL在其中6条连锁群上出现了QTL成簇分布的富集区域. 这可能由于基因在连锁群紧密连锁形成,对某一特定区段的QTL精细定位与深入剖析对形成QTL簇的因子有举足轻重的意义.

4 结论

利用玉米导入系群体,采用两种分子标记,构建了含10个连锁群全长1917.2 cM的遗传图谱,平均间

距2.98 cM. 在两种环境下对7个农艺性状的QTL进行定位分析, 检测到100个QTL, 两地共检测到23个控制株高QTL, 16个穗位高, 22个叶片数, 10个穗长, 16个穗粗, 4个穗行数, 9个百粒重的QTL, 其中, 控制5

个性状的8个QTL在两个环境中同时被检测到, 特别是株高和穗位高的3个QTL表达稳定性较高, 可为进一步的精细定位和基因克隆以及标记辅助育种提供理论和技术支持.

参考文献

- 1 Kerns M R, Dudley J W, Rufener G K. Tester and type progeny affect QTL detection in maize. *Maydica*, 1999, 44: 69–83
- 2 Nikolic A, Andelkovic V, Dodig D, et al. Identification of QTL for drought tolerance in maize: II. Yield and yield components. *Genetica*, 2013, 45: 341–350
- 3 Zhang N, Zhang Q, Zhang Y, et al. Dissection of the genetic architecture of plant height and ear height in maize. *Fudan J*, 2016, 55: 605–613
- 4 Zhang Y, Zhang Q, Pan F F, et al. Detection of quantitative trait loci for maize grain yield and kernel-related traits. *Fudan J*, 2017, 4: 421–430
- 5 Yang H L, Lin Y N, Zhang H S, et al. Mapping of QTLs and heterotic loci for flowering time-related traits in maize (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2017, 43: 678–690 [杨慧丽, 林亚楠, 张怀胜, 等. 玉米开花期性状的 QTL 及杂种优势位点定位. *作物学报*, 2017, 43: 678–690]
- 6 Ji H L, Weng J F, Lü X L, et al. Identification of major QTL for head smut resistance based on donor chromosome segment introgression line and linkage disequilibrium analysis in maize (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2012, 13: 244–251, 259 [吉海莲, 翁建峰, 吕香玲, 等. 基于染色体片段导入系发掘抗玉米丝黑穗病主效 QTL. *植物遗传资源学报*, 2012, 13: 244–251, 259]
- 7 Wang L Q, Zhang Z X, Teng F, et al. Application of chromosomal segment introgression line (CSIL) in crop genetics and breeding (in Chinese). *J Plant Genet Resour*, 2012, 13: 98–104 [王立秋, 张祖新, 滕峰, 等. 染色体片段导入系在作物遗传育种研究中的应用. *植物遗传资源学报*, 2012, 13: 98–104]
- 8 Yu S B, Mu J X, Zhao S J, et al. Development and selection of introgression lines with the identical genetic background of varieties Zhenshan 97B and 9311 (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2005, 3: 629–636 [余四斌, 穆俊祥, 赵胜杰, 等. 以珍汕 97B 和 9311 为背景的导入系构建及其筛选鉴定. *分子植物育种*, 2005, 3: 629–636]
- 9 Yang D W, Zhang Y D, Zhu Z, et al. Mapping and genetic analysis of quantitative trait loci for heading date with chromosome segment substitution lines in *Oryza sativa* (in Chinese). *Bull Bot*, 2010, 45: 189–197 [杨德卫, 张亚东, 朱镇, 等. 基于 CSSL 的水稻抽穗期 QTL 定位及遗传分析. *植物学报*, 2010, 45: 189–197]
- 10 Eshed Y, Zamir D. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield associated QTL. *Genetics*, 1995, 141: 1147–1162
- 11 Naoki Y, Satoshi W, Kyoko T, et al. Fine mapping of the FT1 locus for soybean flowering time using a residual heterozygous line derived from a recombinant inbred line. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 634–639
- 12 Wang L Q, Zhao Y F, Xue Y D, et al. Development and evaluation of two link-up single segment introgression lines (SSILs) in *Zea mays* (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2007, 33: 663–668 [王立秋, 赵永锋, 薛亚东, 等. 玉米衔接式单片段导入系群体的构建和评价. *作物学报*, 2007, 33: 663–668]
- 13 Szalma S J, Hostert B M, Ledeaux J R, et al. QTL mapping with near-isogenic lines in maize. *Theor Appl Genet*, 2007, 114: 1211–1228
- 14 Chen C X, Lu M Y, Shang A L, et al. Analysis of QTL for 100-kernel weight using chromosome single segment substitution lines in maize (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2013, 39: 1562–1568 [陈春侠, 陆明洋, 尚爱兰, 等. 基于单片段代换系的玉米百粒重 QTL 分析. *作物学报*, 2013, 39: 1562–1568]
- 15 Li G, Quiros C F. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP) a new marker system based on a simple PCR reaction: Its application to mapping and gene tagging in brassica. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 455–461
- 16 Budak H, Shearman R C, Parmaksiz I, et al. Molecular characterization of buffalograss germplasm using sequence-related amplified polymorphism markers. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 328–334
- 17 Liu Q, Dai Z G, Chen J Q, et al. Establishment of molecular identity for Kenaf germplasm using SRAP marker (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2013, 46: 1974–1983 [刘倩, 戴志刚, 陈基权, 等. 应用 SRAP 分子标记构建红麻种质资源分子身份证. *中国农业科学*, 2013, 46: 1974–1983]
- 18 Bai W, Zhang H, Zhang Z, et al. The evidence for non-additive effect as the main genetic component of plant height and ear height in maize using introgression line populations. *Plant Breeding*, 2010, 129: 376–384
- 19 Nikolic A, Andjelkovic V, Dodig D, et al. Quantitative trait loci for yield and morphological traits in maize under drought stress. *Genetika*, 2011, 43: 263–276

- 20 Hu D S, Xie X D, Zhang X G, et al. Heterotic loci detection for plant height and ear height in maize using CSSLs test population (in Chinese). *J Henan Agric Univ*, 2016, 50: 8–13 [胡德升, 谢旭东, 张向歌, 等. 利用单片段代换系测交群体定位玉米株高和穗位高的杂种优势位点. *河南农业大学学报*, 2016, 50: 8–13]
- 21 Xiang D Q, Cao H H, Cao Y G, et al. Construction of a genetic map and location of quantitative trait loci for yield component traits in maize by SSR markers (in Chinese). *Acta Genet Sin*, 2001, 28: 778–784 [向道权, 曹海河, 曹永国, 等. 玉米 SSR 遗传图谱的构建及产量性状基因定位. *遗传学报*, 2001, 28: 778–784]
- 22 Liu J Q, Chu Q, Cai H G, et al. SSR linkage map construction and QTL mapping for leaf area in maize (in Chinese). *Hereditas*, 2010, 32: 625–631 [刘建超, 褚群, 蔡红光, 等. 玉米 SSR 连锁图谱构建及叶面积的 QTL 定位. *遗传*, 2010, 32: 625–631]
- 23 Liu D C, Gao M Q, Guan R X, et al. Mapping quantitative trait loci for plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.) using a F₂₋₃ population. *Acta Genet Sin*, 2002, 29: 706–711
- 24 Tan W W, Wang Y, Li Y X, et al. QTL analysis of ear traits in maize across multiple environments (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2011, 44: 233–244 [谭巍巍, 王阳, 李永祥, 等. 不同环境下多个玉米穗部性状的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2011, 44: 233–244]
- 25 Paterson A H, Damon J D, Hewitt D, et al. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: Comparison across species, generations and environments. *Genetics*, 1990, 27: 181–197
- 26 Li S G, Ma Y Q, He P, et al. Comparative mapping of quantitative trait loci for heading date and plant height in cultivated rice (*Oryza sativa* L.) across environments (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2002, 28: 546–550 [李仕贵, 马玉清, 何平, 等. 不同环境条件下水稻生育期和株高的 QTL 分析. *作物学报*, 2002, 28: 546–550]
- 27 Xu C, Wang B, Mao K J, et al. QTL mapping for plant-type related traits using single segment substitution lines in maize (in Chinese). *J Maize Sci*, 2014, 22: 28–34 [许诚, 王彬, 毛克举, 等. 利用单片段代换系群体定位玉米株型性状 QTL. *玉米科学*, 2014, 22: 28–34]
- 28 Zhuang J Y, Lin H X, Lu J, et al. Analysis of QTL× environment interaction for yield components and plant height in rice. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 799–808
- 29 Shi C H, He C X, Zhu J, et al. Analysis of genetic effects and genotype × environment interaction effects for apparent quality traits of indica rice. *Chin J Rice Sci*, 1999, 13: 179–182
- 30 Brown P J, Upadhyaya N, Mahone G S, et al. Distinct genetic architectures for male and female inflorescence traits of maize. *PLoS Genet*, 2011, 7: e1002383
- 31 Liu Y, Wang L, Sun C, et al. Genetic analysis and major QTL detection for maize kernel size and weight in multi-environments. *Theor Appl Genet*, 2014, 127: 1019–1037
- 32 Liu X Y, Wei X Y, Chen H, et al. Identification of heterotic loci for plant traits using chromosomal segment substitution lines test population in maize (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2017, 50: 1179–1188 [刘晓阳, 卫晓轶, 陈浩, 等. 玉米主要植株性状的杂种优势位点分析. *中国农业科学*, 2017, 50: 1179–1188]
- 33 Zheng D B, Yang X H, Li J S, et al. QTL identification for plant height and ear height based on SNP mapping in maize (*Zea mays* L.) (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2013, 39: 549–556 [郑德波, 杨小红, 李建生, 等. 基于 SNP 标记的玉米株高及穗位高 QTL 定位. *作物学报*, 2013, 39: 549–556]
- 34 Li Q C, Li Y X, Yang Z Z, et al. QTL mapping for plant height and ear height by using multiple related RIL populations in maize (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2013, 39: 1521–1529 [李清超, 李永祥, 杨钊钊, 等. 基于多重相关 RIL 群体的玉米株高和穗位高 QTL 定位. *作物学报*, 2013, 39: 1521–1529]

Summary for “基于玉米导入系群体 7 个农艺性状的 QTL 定位”

QTL mapping of seven agronomic traits in maize based on the introgression lines

Xianmei Xi^{1,2}, Xiaoping Lu^{1*}, Chunlei Xue¹, Junwei Li¹, Ping'an Han², Kunming Zhang¹ & Yanli Lu³

¹ Agricultural College, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China;

² Institute of Plant Protection, Inner Mongolia Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China;

³ Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

* Corresponding author, E-mail: LXP1960@163.com

Maize (*Zea mays* L.) is an important crop with great nutrition, fodder and energy values. The yield of maize is dependent on the integration and coordination of a lot of agronomic traits, such as plant height, ear length, grain weight per spike and others, which are controlled by micro-effects of multiple genes. The objective of this study was to identify genes related to agronomic traits in maize inbred line PHB1M and to investigate the correlation between those genes and yield-related traits. An introgression line was constructed using tetra-287 as a donor to improve the backbone maize inbred lines and create new breeding resources. The progenies were grown and evaluated in both Helin and Hohhot, Inner Mongolia of China. With 70 pairs of SSR and 64 pairs of SRAP primers, the constructed introgression materials were genotyped. As a result, a total of 793 polymorphic loci were obtained locating 10 linkage groups. A linkage map was then constructed with a length of 1917.2 cM. By using MQM mapping method, a total of 100 QTLs were identified in both locations, which distributed on 9 linkage groups except the 10th linkage group. Fifty QTLs were detected in single environment, with LOD values ranged from 3.20 to 9.12, and contribution rates ranged from 2.2% to 35.2%. Among the 100 QTLs, 23 for plant height, 16 for ears height, 22 for number of leaves, 10 for ear length, 16 for shafts diameter, 4 for ear rows, and 9 for 100-grain weights were identified; Eight genes controlling 5 traits were consistently expressed from plant of both locations, including 2 QTLs controlling plant height (*qPH1-5* and *qPH2-6*, *qPH1-6* and *qPH2-7*), 1 for ear height (*qEP1-2* and *qEP2-1*), 1 for leaf number(*qLN1-10* and *qLN2-4*), 2 for ear length (*qEL1-2* and *qEL2-1*, *qEL1-4* and *qEL2-4*), and 2 for shafts diameter(*qSD1-3* and *qSD2-2*, *qSD1-8* and *qSD2-5*). Three QTLs expressed stably for plant height and ear height, and 14 enriched QTL regions were found on 6 linkage groups. This research provided theoretical support for gene cloning and marker-assisted maize breeding.

maize, introgression lines, agronomic traits, QTL mapping

doi: 10.1360/N972018-00208