

文章编号: 1005-0906(2009)06-0027-05

玉米株型性状的 QTL 定位

徐德林, 蔡一林, 吕学高, 代国丽, 王国强,
王久光, 孙海艳, 覃鸿妮

(西南大学玉米研究所, 农业部生物技术与作物品质改良重点实验室, 重庆 400716)

摘要: 以玉米自交系 L26 和 095 组配的 F₂ 世代为作图群体, 采用 SSR 分子标记技术和复合区间作图法对玉米茎粗等 7 个株型性状进行基因定位。共检出 21 个 QTL, 其中茎粗检测到 1 个位点(qSD1), 穗位高、株高均检测到 3 个 QTL 位点(qEH1-qEH3、qPH1-qPH3), 雄穗分枝数检测到 5 个 QTL 位点(qTBN1-qTBN5), 叶片数检测到 4 个 QTL 位点(qLN1-qLN4), 叶型系数检测到 3 个 QTL 位点(qLSC1-qLSC3), 叶向值检测到 2 个 QTL 位点(qLOV1-qLOV2)。21 个 QTL 中, qTBN1、qTBN4、qLN1、qLN3、qLN4 这 5 个 QTL 解释表型变异率超过 30%, 表现出明显的主效 QTL 效应。研究还发现, 有 5 个影响不同性状的 QTL 位于染色体上相同标记区间内或与相同标记连锁, 分为 Ch3-2 和 Ch8-1 两个区段, 表现出了成簇分布的特性。

关键词: 玉米; 株型性状; SSR; QTL 定位

中图分类号: S513.03

文献标识码: A

QTL Mapping for Plant-type Traits in Maize

XU De-lin, CAI Yi-lin, LV Xue-gao, DAI Guo-li, et al.

(Maize Institute, Southwest University, Key Laboratory of Biotechnology and Crop Quality Improvement, Ministry of Agriculture, Chongqing 400716, China)

Abstract: In this paper, 21 QTLs, related to plant height, ear height, stem diameter, tassel branch number, leaf shape coefficient, leaf number, and leaf orientation value were located on the maize linkage map constructed by F₂ population of L26 × 095 through SSR genotyping. By using the CIM(composite interval mapping) algorithm, 1 - 5 QTLs were identified for each of the above seven plant-type-related traits. Among the 21 QTLs, qTBN1, qTBN4, qLN1, qLN3 and qLN4 accounted for over 30 percent of the phenotypic variance, indicating a significant characteristics of major genes, and these 21 QTLs distributed uniformly among the 10 maize genomes. Additionally, three QTLs related to ear height(qEH2), plant height(qPH2), and leaf number(qLN2) were all located between bnlgl257 and umc2277, and two QTLs related to tassel branch number(qTBN5) and leaf orientation value(qLOV2) were both located nearby the marker of mmc0001, which indicated that some QTLs controlled related phenotypic traits tended to be clustered together.

Key words: Maize; Plant-type traits; SSR; QTL mapping

玉米株型是指玉米植株在空间的分布状态。株型不同会直接影响群体冠层内的光分布状况和群体

的光能利用, 最终导致产量的增减。长期以来, 玉米育种家十分重视玉米株型的改良, 使之能充分利用当地的自然和生态条件, 最大限度地提高玉米产量。玉米株型由植株高度、叶片大小与形状、叶片的着生方式 3 类性状所构成。研究这些性状的遗传规律是对株型进行改良的基本前提。近年来, 许多学者对玉米株型性状进行了广泛的遗传研究及 QTL 定位研究^[1-5], 株高和穗位高的 QTL 研究较多^[6]。对于综合各不同的株型性状解析联合分析的报道则相对较少。本研究以 7 个株型性状上表型差异显著的自交

收稿日期: 2008-10-29

基金项目: 重庆市“水稻玉米良种创新”重大专项(CSCT, 2007AA 1017)

作者简介: 徐德林(1981-), 男, 贵州遵义人, 硕士, 研究方向为遗传育种。E-mail: xudelinq2000@163.com

蔡一林为本文通讯作者。Tel: 023-68251789

E-mail: caiyilin1789@yahoo.com.cn

系 L26 和自交系 095 组配的 F_2 世代为作图群体,运用覆盖玉米全基因组的 SSR 标记构建连锁图谱,以检出与玉米株型性状相关的各个 QTL 位点的紧密连锁标记,并深入分析所检出的 QTL 位点之间的相互关系,为玉米株型性状的改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及田间设计

2006 年春用 L26 作母本、095 作父本组配 F_1 代。095 是西南大学玉米研究所通过诱变育种方法得到的玉米自交系。2006 年冬在海南种植 F_1 代,通过自交获得 F_2 代,2007 年春在西南大学玉米研究所试验场依次种植 $P_1(095)$ 、 $P_2(L26)$ 、 F_1 、 F_2 4 个世代,密度为 45 000 株 / hm^2 ,田间水肥管理与大田生产相同。

1.2 性状表型数据测定

在乳熟期按常规方法测量 F_2 代共 186 个单株的茎粗、穗位高、株高、雄穗分枝数、单株叶片总数、穗位下 1 叶及以上所有叶片的长($L_0, L_1, L_2, \dots, L_n$)和宽($W_0, W_1, W_2, \dots, W_n$)、穗位以上叶片叶基至最高点的距离(即高点长, $L_{f_2}, L_{f_3}, \dots, L_{f_n}$)、叶片与水平面的夹角($\alpha_2, \alpha_3, \alpha_4, \dots, \alpha_n$)。按下式分别计算穗位下 1 叶及以上叶片的平均叶型系数和穗位以上叶片的叶向值。

$$\text{叶型系数} = (L_0/W_0 + L_1/W_1 + L_2/W_2 + \dots + L_n/W_n) / (n+1)$$

$$\text{叶向值} = (\alpha_2 \times L_{f_2}/L_2 + \alpha_3 \times L_{f_3}/L_3 + \dots + \alpha_n \times L_{f_n}/L_n) / (n-1)$$

式中 L_0 指穗下 1 叶的长, L_1 指穗位叶的长, W_0 指穗下 1 叶的宽, W_1 指穗位叶的宽,其余类推, n 为穗位叶及以上叶片的总数。

1.3 SSR 分子标记数据采集和 QTL 分析

在苗期分别剪取 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 单株叶片,采用 Saghai-Maroo 提出的 CTAB 法抽提叶片 DNA^[8]。从玉米基因组数据库(<http://www.maizgedb.org>)中选取覆盖玉米全基因组的 507 对引物(由赛百盛和上海生工两家公司合成)。对 507 对 SSR 引物进行亲本间多态性引物的筛选,将筛选出的 108 对差异引物进行作图群体标记带型数据采集,用于连锁图谱的构建和各性状的 QTLs 分析。用 JoinMap3.0^[9]进行标记连锁分析,LOD=2.0,重组率 0.4。采用 Kosambi^[10]作图函数,利用绘图软件 MapChart 2.5 绘制连锁图。结合分子标记和田间性状数据,利用绘图软件 Windows QTL Cartographer 2.0,采用复合区间作图(CIM)法,对 7 个性状进行 QTLs 检测,每个性状分别进行

1 000 次的排列测验以确定 QTL 的 LOD 值,同时计算每个 QTL 位点的遗传效应及其对表型的贡献率。基因的作用方式按 Stuber 等^[11]的标准判定。

2 结果与分析

2.1 组合 L26 × 095 的遗传连锁图

507 对均匀覆盖在基因组上的 SSR 引物经亲本 L26 和 095 的多态性筛选共检测到 108 对差异引物,并最终构建出整合了 97 对 SSR 引物位点的 L26 × 095 的遗传连锁图(图 1)。

从图 1 可以看出,97 对引物所构建的整合图谱涉及 15 个连锁群,其中 16 对来自第 1 染色体和 12 对来自第 3 染色体的标记分别构建了 3 个连锁群,来自第 8 染色体的 13 对标记则构建出了 2 个连锁群,而来自其他染色体的标记则只构建了一个连锁群。各连锁群长度 9.9 ~ 90.1 cM,含 2 ~ 13 个标记位点,总的遗传长度为 810.3 cM,约占玉米全基因组的 58.90%,标记间的平均距离为 8.27 cM。

2.2 株型性状的 QTL 分析

以 Joinmap 3.0 软件构建的 L26 × 095 组合 F_2 群体的遗传连锁图,结合各性状的表型值,利用 QTL 定位软件 WinQTL Cart 2.0,选择 CIM 作图,以 LOD=2.0,对 7 个性状进行 QTL 定位,结果如表 1。

表 1 的结果表明,L26 与 095 所构建的 F_2 群体中,7 个株型性状共检测到 21 个 QTLs,其中茎粗仅检测到 1 个,而雄穗分枝数则较多,共检测到 5 个 QTLs。

茎粗检测到 1 个位点 (qSD1),位于 Ch2 上 bnlgl940 和 bnlgl520 标记间,染色体区段为 61.75 cM 与 76.78 cM 间,可解释表型变异的 17.19%。母本 L26 在该位点上起减小茎粗的作用,作用方式为超显性。

穗位高检测到 3 个位点,分布于 Ch3-1、Ch3-2 和 Ch4,各自位于 bnlgl1019-umc1345、bnlg1257-umc2277 和 umc2038-dupssr34,染色体区段分别对应为各染色体区段上的 53.9 ~ 73.0 cM、13.519 ~ 33.521 cM 与 62.0 ~ 66.0 cM 间,可分别解释表型变异的 24.38%、27.18% 和 23.2%,效应明显,在 L26 × 095 组合中表现出一定的主效基因效应。L26 在 qEH1、qEH2 两个位点上起减小穗位高的作用,而在 qEH3 位点上起增效的作用。基因互作方式上 qEH1 为超显性,而后两者为部分显性。

株高检测到 3 个位点,分布于 Ch2、Ch3-2 和 Ch10,连锁标记分别为 bnlgl940、bnlg1257-umc2277、

umc1152-umc1380, 染色体区段分别对应为各染色体区段上的 60.93 ~ 63.749 cM、16.519 ~ 26.521 cM、40.1 ~ 50.1 cM 间, 可分别解释表型变异的 23.24%、22.5%和 25.14%, 3 个 QTL 均表现出一定的主效基因效应。L26 在 qPH1、qPH2 两个位点上起降低株高的作用, 而在 qPH3 位点上起增效的作用。基因互作方式上 3 个位点均为部分显性, 可见部分显性对株高起着重要作用。

雄穗分枝数检测到 5 个位点, 分布于 Ch2、Ch4、

Ch6、Ch7、Ch8-1, 连锁标记依次为 bnlgl006-umc1861、dupssr34-umc1667、umc1014-umc1020、umc2332-umc1710 和 mmc0001, 染色体区段分别为各 0 ~ 8 cM、65.219 ~ 70.219 cM、30.321 ~ 34.321 cM、50.304 ~ 55.304 cM、15.0 ~ 19.0 cM, 可分别解释表型变异的 36.99%、24.47%、27.19%、33.82%和 25.79%, 均表现为一定的主效效应。L26 在 qTBN2、qTBN3、qTBN4 这 3 个位点上起减效作用, 而在另外两个位点上起增效作用。

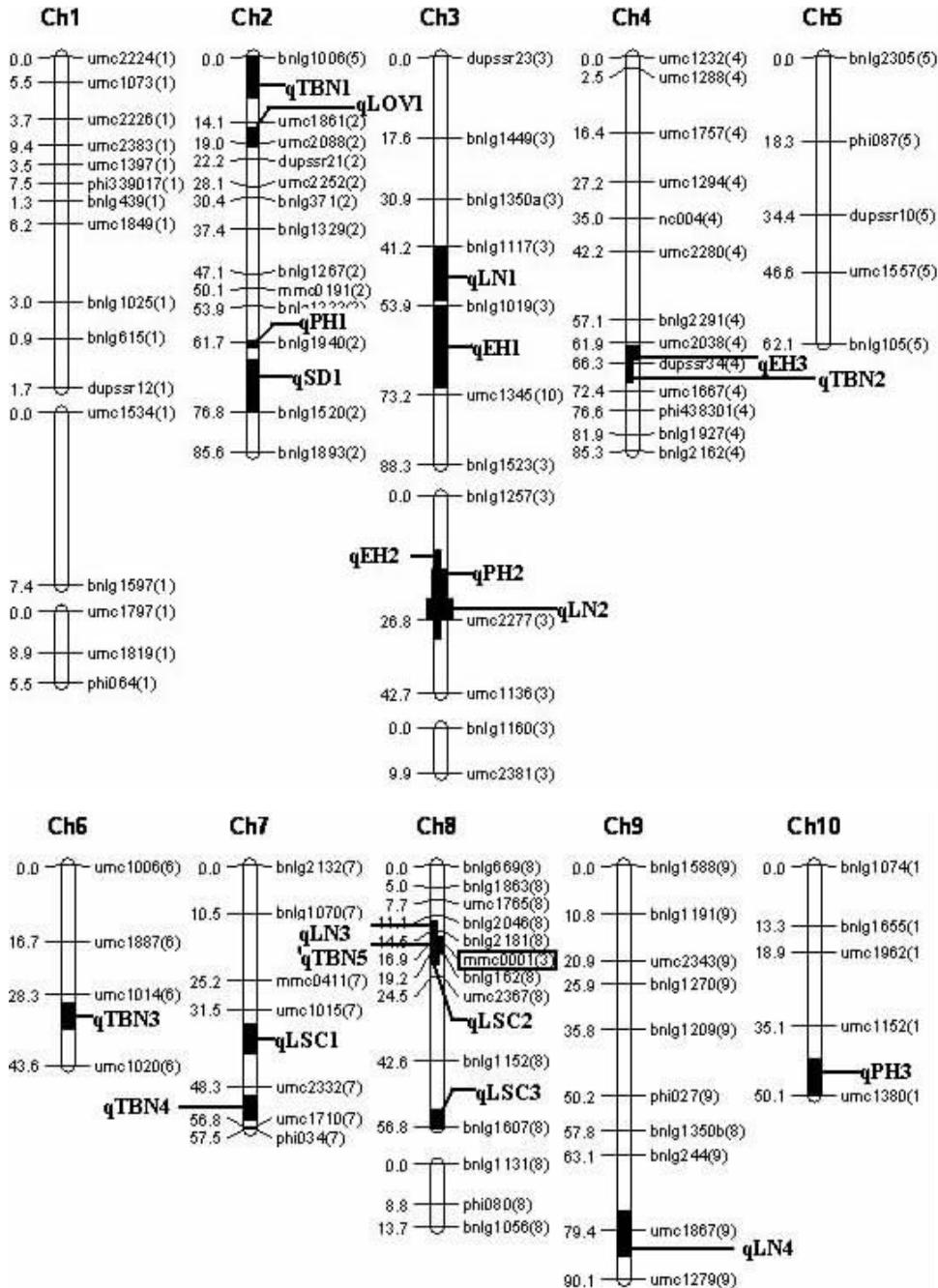


图 1 用 L26 × 095 的 F₂ 群体构建的遗传连锁图

Fig.1 SSR linkage map constructed on F₂ population derived from L26 × 095

表 1 7 个株型性状的 QTL 分析结果
Table 1 Results of QTL analysis on the 7 traits

QTL 名称 QTL name	位点 Sites	染色体区段 Bin of chromosome	双侧标记 Flanking markers	LOD 值 LOD	解释性状变异率(%) Explain traits mutational rate	遗传效应 Genetic effect		基因效应 Gene effect
						加性效应 Additive	显性效应 Dominance	
qSD1	Ch2	61.75 ~ 76.78	bnlg1940-bnlgl520	2.63	17.19	-0.36	0.51	OD
qEH1	Ch3-1	53.9 ~ 73.0	bnlg1019-umc1345	2.49	24.38	-4.24	5.24	OD
qEH2	Ch3-2	13.519 ~ 33.521	bnlg1257-umc2277	3.37	27.18	-8.05	2.47	PD
qEH3	Ch4	62.0 ~ 66.0	umc2038-dupssr34	3.05	23.20	7.49	-3.78	PD
qPH1	Ch2	60.93 ~ 63.75	bnlg1940	4.04	23.24	-11.52	5.48	PD
qPH2	Ch3-2	16.519 ~ 26.521	bnlg1257-umc2277	3.82	22.50	-11.07	6.27	PD
qPH3	Ch10	40.1 ~ 50.1	umc1152-umc1380	2.51	25.14	10.00	-6.34	PD
qTBN1	Ch2	0 ~ 8	bnlg1006-umc1861	2.61	36.99	3.22	-0.26	A
qTBN2	Ch4	65.219 ~ 70.219	dupssr34-umc1667	3.12	24.47	-1.34	-0.04	A
qTBN3	Ch6	30.321 ~ 34.321	umc1014-umc1020	3.98	27.19	-0.24	0.58	OD
qTBN4	Ch7	50.304 ~ 55.304	umc2332-umc1710	4.12	33.82	-2.48	2.72	D
qTBN5	Ch8-1	15.0 ~ 19.0	mmc0001	4.74	25.79	2.48	-1.41	PD
qLN1	Ch3-1	41.2 ~ 53.9	bnlg1117-bnlgl1019	3.25	31.66	-0.43	0.17	PD
qLN2	Ch3-2	21.521 ~ 26.521	bnlg1257-umc2277	6.10	29.63	-0.48	-0.05	A
qLN3	Ch8-1	11.79 ~ 15.25	bnlg2046-bnlgl2181	3.83	32.81	0.51	-0.29	PD
qLN4	Ch9	75.5 ~ 85.5	umc1867-umc1279	2.74	33.73	-0.24	0.50	OD
qLSC1	Ch7	36.495 ~ 40.495	umc1015-umc2332	44.77	7.83	-0.06	-1.69	OD
qLSC2	Ch8-1	16.9 ~ 20.0	mmc0001-bnlgl162	46.51	11.33	-0.74	-1.27	OD
qLSC3	Ch8-1	53.2 ~ 56.8	bnlg1607	5.01	11.57	-0.66	-1.68	OD
qLOV1	Ch2	14.874 ~ 19.874	umc1861-umc2088	3.97	5.67	-1.52	-2.38	OD
qLOV2	Ch8-1	16.5 ~ 17.5	mmc0001	2.80	6.97	1.19	1.44	OD

注: + 表示 L26 等位基因的加性效应增加性状表型值, - 表示 L26 等位基因的加性效应减少性状表型值。

Note: + and -, A positive sign of the additive effect indicates that the allele originated from L26 increases the numeric value of the trait, A negative sign of the additive effect indicates that the allele originated from L26 decreases the numeric value of the trait.

叶片数检测到 4 个 QTL, 分布在 Ch3-1、Ch3-2、Ch8-1、Ch9 上, 连锁标记依次为 bnlgl1117-bnlgl1019、bnlg1257-umc2277、bnlg2046-bnlgl2181、umc1867-umc1279, 各 QTL 染色体区段分别为 41.2 ~ 53.9 cM、21.521 ~ 26.521 cM、11.79 ~ 15.254 cM、75.5 ~ 85.5 cM 间, 对性状表型变异的贡献率分别为 31.66%、29.63%、32.81% 和 33.73%, 4 个 QTL 也都表现为一定的主效基因效应。L26 在 qLN3 位点上起增加叶片数作用, 而在其他位点上起减少叶片数作用, 可见在组合 L26 × 095 上起增加叶片数的主要是父本自交系 095。

叶型系数共检测到 3 个 QTL, 分布在 Ch7、Ch8-1、Ch8-1 上, 连锁标记依次为 umc1015-umc2332、mmc0001-bnlgl162、bnlg1607, 染色体区段分别为 36.495 ~ 40.495 cM、16.9 ~ 20.0 cM、53.2 ~ 56.8 cM, 对性状表型变异的贡献率分别达 7.83%、11.33% 和 11.57%。L26 在这 3 个位点上均起减效作用, 即母

本自交系导致了杂交种叶片的叶长与叶宽比值的降低。基因互作方式上 3 个位点均为超显性, 可见超显性对叶形起着重要作用。同时, 检测出的 qLSC1、qLSC2 两个位点的 LOD 值分别为 44.77 和 46.506, 可见, 这两个位点真实存在的可能性很大。

叶向值检测到两个 QTL, 分布在 Ch2、Ch8-1 上, 连锁标记依次为 umc1861-umc2088、mmc0001, 染色体区段分别为 14.874 ~ 19.874 cM、16.5 ~ 17.5 cM, 可分别解释表型变异的 5.67% 和 6.97%。父本 095 在第 1 个位点上起增效作用, 即父本在该位点上使杂交种植株倾向于披散株型; 而母本 L26 在第 2 个位点上使杂交种倾向于紧凑株型。基因互作方式上两个位点均为超显性, 可见, 超显性对株型起着重要作用。

2.3 控制不同性状的 QTL 在染色体上的分布

本试验中检测到的 21 个 QTL 中有 5 个影响不同性状的 QTL 位于染色体上相同标记区间内或与

相同标记连锁,分为 2 个区段 Ch3-2 和 Ch8-1(表 2)。

表 2 位于同一染色体相同标记区间内的不同性状的 QTL
Table 2 QTLs of different traits linked with
the same flanking markers

性状 Trait	QTL 位点 QTL sites	连锁群 Linkage groups	连锁标记 Linking markers
穗位高	qEH2	Ch3-2	bnlg1257-umc2277
株高	qPH2	Ch3-2	bnlg1257-umc2277
叶片数	qLN2	Ch3-2	bnlg1257-umc2277
雄穗分枝数	qTBN5	Ch8-1	mmc0001
叶向值	qLOV2	Ch8-1	mmc0001

从表 2 可以看出,出现了不同性状的 QTL 位于染色体上相同标记区间内或与相同标记连锁的现象。可见,在表型上达到显著相关的性状如株高与穗位高,其 QTL 位点 qEH2 与 qPH2 位于染色体相同标记 bnlg1257-umc2277 区间。

3 讨论

3.1 株型性状 QTL 定位

已有研究报道,穗位高共检测到 43 个 QTL 位点,分布在除染色体 2 以外的另 9 条染色体上。本研究中,穗位高检测到 3 个 QTL 位点,分别位于 3 和 4 染色体上,这和张志明等研究控制株高的 QTL 只位于第 4 染色体上有一定的差异,可能的原因是所用材料不同、遗传背景有差异。

目前已定位的株高 QTL 位点已经达到 280 个,其中染色体 1 和 3 上分布的位点较多,分别为 35 个和 34 个,染色体 8 检测到 23 个位点,染色体 5 和 7 各分布有 22 个位点。在本研究中,株高检测到 3 个 QTL 位点,分别位于 2、3、10 染色体上。这和曹永国等^[12]的结果相似,进一步证明控制性状遗传的基因受遗传背景的影响。于永涛等^[13]对比不同群体的株高 QTL 分析结果,同样发现来自不同材料的株高基因在很大程度上是不同的,说明株高性状遗传基础的复杂性,必须对不同材料株型的 QTL 定位分析才有助于发现通用 QTL 位点。

本研究中发现在第 2、4、7 染色体上有决定雄穗分枝数的 QTL 分布,这与前人的研究一致。此外本研究还发现在第 6 与第 8 染色体上同样分布控制玉米雄穗分枝数的 QTL 位点,这一结果尚未见报道。

3.2 不同性状的 QTL 分布

本研究还发现不同性状的 QTL 位点具有成簇

分布的趋势,如第 3 染色体的 bnlg1257-umc2277 标记间聚集了控制玉米植株高度(qPH2)、穗位高度(qEH2)以及叶片数(qLN2)的 3 个 QTL 位点,且株高和穗位高在表型上也达到显著相关。Abler 等^[14]也提出了相同的观点。于永涛等对 3 个分离群体进行 QTL 比较和定位分析也发现株高和穗位高的相关性达 0.66 以上。株高和穗位高的 QTL 存在紧密连锁的现象说明控制株高和穗位高的基因可能是一因多效。因此,在今后的分子标记辅助选择育种中应同时兼顾株高和穗位高这两个性状。玉米数量性状的 QTL 成簇分布原因有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Chin E C L, Senior M L, Shu H, et al. Maize simple repetitive DNA sequences: abundance and allele variation[J]. *Genome*, 1996, 39: 866-873.
- [2] 路明,周芳,谢传晓,等. 玉米杂交种掖单 13 的 SSR 连锁图谱构建与叶夹角和叶向值的 QTL 定位与分析[J]. *遗传*, 2007, 29(9): 1131-1138.
- [3] 高世斌,赵茂俊,兰海,等. 玉米雄穗分枝数与主轴长的 QTL 鉴定[J]. *遗传*, 2007, 29(8): 1013-1017.
- [4] 张志明,赵茂俊,荣廷昭,等. 玉米 SSR 连锁图谱构建与株高及穗位高 QTL 定位[J]. *作物学报*, 2007, 33(2): 341-344.
- [5] 兰进好,褚栋. 玉米株高和穗位高遗传基础的 QTL 剖析[J]. *遗传*, 2005, 25(6): 925-934.
- [6] 赵文明,吴连成,库丽霞,等. 玉米株型性状 QTLs 作图群体分析[J]. *玉米科学*, 2008, 16(1): 25-28.
- [7] Zeng Z B. Precision mapping of quantitative trait loci[J]. *Genetics*, 1994, 136: 1457-1468.
- [8] Saghai-Marooof M A, Soliman K M, et al. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1984, 81: 8014-8018.
- [9] Van Ooijen J W, Voorrips R E. JoinMap 3.0, software for the calculation of genetic linkage maps[A]. *Plant Research International*, Wageningen, the Netherlands. 2001.
- [10] Kosambi D D. The estimation of map distance from recombination values[J]. *Ann. Eugen.*, 1944, 12: 172-175.
- [11] Stuber C W, Edwards M D, Wendel J F. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize, Factors influencing yield and its component traits[J]. *Crop Science*, 1987, 27: 639-648.
- [12] 曹永国,王国英,王守才,等. 玉米 RFLP 遗传图谱的构建及矮生基因定位[J]. *科学通报*, 1999, 44(20): 2178-2182.
- [13] 于永涛,张吉民,石云素,等. 利用不同群体对玉米株高和叶片夹角的 QTL 分析[J]. *玉米科学*, 2006, 14(2): 88-92.
- [14] Abler B S B, Edwards M D, Stuber C W. Isoenzymatic identification of quantitative trait loci in crosses of elite maize inbred1[J]. *Crop Sci.*, 1991, 31: 267-274.

(责任编辑:李万良)