

文章编号: 1005-0906(2011)02-0017-04

两种供氮水平下玉米穗部性状的 QTL 定位

刘建超, 米国华, 陈范骏

(中国农业大学资源与环境学院 / 农业部植物营养学重点实验室 / 教育部植物-土壤相互作用重点实验室, 北京 100193)

摘要: 以优良杂交种豫玉 22 两亲本 Z3 和 87-1 为基础构建一套 F_8 家系的重组自交系群体为研究材料, 在正常供氮和低氮两种氮水平下进行田间试验, 利用复合区间作图法对玉米穗长、穗行数、行粒数、百粒重和单穗粒数进行 QTL 定位分析。两种氮水平下共定位到 24 个玉米穗部性状的 QTL 位点, 其中正常供氮条件下定位到 13 个 QTL, 低氮水平下定位到 11 个 QTL, 集中分布在第 1(8 个 QTL)、第 5(6 个 QTL) 和第 8(5 个 QTL) 染色体上。两种氮水平下共位或紧密连锁的 QTL 位点较少, 表明玉米穗部性状在低氮水平下的遗传机制发生很大改变。研究发现, 第 1 染色体 umc1122/bnlg1556 位点是一个控制低氮水平下玉米单穗粒数的主效 QTL, 单个 QTL 可解释 19.7% 的表型变异, 该位点还同时影响低氮水平下玉米穗长、穗行数和百粒重的表型。与前人定位结果比较发现, 该位点所在的染色体区域是一个产量及氮效率相关性状的 QTL 富集区, 对此位点附近进行相关分子标记辅助选择, 可能会在玉米氮高效分子育种上有所突破。

关键词: 玉米; 穗部性状; 氮效率; QTL 定位**中图分类号:** S513.035**文献标识码:** A

QTL Mapping of Ear Traits in Maize Grown under Two Nitrogen Applications

LIU Jian-chao, MI Guo-hua, CHEN Fan-jun

(Key Laboratory of Plant Nutrition, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: In this study, an F_8 maize RIL population derived from elite hybrid maize YY22 ($Z3 \times 87-1$) was used to identify the QTLs for ear traits under high (HN) and low nitrogen (LN) applications in the field. QTLs for ear length (EL), row number(RN), kernel number per row(KN), 100-kernel weight (KW) and kernel weight per plant(KWP) were identified by compositing interval mapping. Totally 24 QTLs were detected, 13 QTLs under HN and 11 QTLs under LN condition. These QTLs clustered mainly in chromosome 1(8 QTLs), 5(6 QTLs) and 8(5 QTLs). A few loci were detected under both LN and HN applications for ear traits, suggesting there was a different genetic basis controlling ear traits under LN versus HN condition in maize. A major QTL on chromosome 1(umc1122/bnlg1556) for KWP under LN condition explain 19.7% of the phenotypic variation. This locus also affected EL, KN and KW under LN condition. Comparing those previously reported QTLs in the same chromosome region, we found that umc1122/bnlg1556 was a QTL-rich region for grain yield and N efficiency traits. Marker-assisted selection (MAS) for this region may be promising for breeding N efficient maize cultivars.

Key words: Maize; Ear traits; Nitrogen use efficiency; QTL(quantitative trait locus)**收稿日期:** 2010-03-03**基金项目:** 国家自然科学基金项目(30600381)、公益性行业科研专项(200803030)**作者简介:** 刘建超(1981-), 男, 河南辉县人, 博士后, 研究方向为植物营养遗传。Tel: 010-62733374

E-mail: ljacau@gmail.com

陈范骏为本文通讯作者。Tel: 010-62734454

E-mail: caucfj@cau.edu.cn

致谢: 中国农业大学 / 国家玉米改良中心李建生教授提供 RIL 群体。

氮素是限制玉米获得高产的最关键因素之一, 因此, 在我国玉米生产中氮肥的施用量逐年增加, 氮肥的利用率却在明显下降。氮肥的过量投入, 不仅是对资源的浪费, 而且还会带来严重的环境问题。面对人口增长及世界粮食危机的压力, 必须提高氮素利用效率, 保证玉米高产高效。解决这一问题可以通过两个途径来实现: 一是通过氮素资源综合管理的方法, 合理施用氮肥, 提高氮素利用效率; 二是从遗传学角度出发, 对玉米氮素利用效率进行遗传改良, 选

育氮高效利用的品种。

大量研究表明,氮效率是由多基因共同控制的复杂的数量性状,低氮水平下氮效率性状以加性效应为主。QTL定位是研究数量性状遗传控制的有效方法,对玉米氮效率相关性状的QTL进行定位,从而进行分子标记辅助选择育种是提高玉米氮利用效率的可靠途径。目前,国内外已经在玉米氮效率QTL定位方面进行了很多研究工作,得到了一些与低氮水平及氮效率相关的QTL位点。然而,由于氮效率本身的复杂性,目前尚没有发现直接用于氮效率遗传改良的QTL位点。穗部性状是玉米产量的重要组成部分,相关研究表明,不同氮水平下玉米穗部性状有很大的变异。分析不同氮水平下玉米穗部性状的遗传变异,可以为玉米氮高效育种提供理论依据。

本研究利用Z3×87-1的F₈代RIL群体为材料,结合高密度的SSR分子标记连锁图谱,对不同氮水平下玉米穗长、穗行数、行粒数、百粒重和单穗粒重进行了QTL定位,并分析其遗传效应,揭示低氮水平下玉米穗部性状的遗传基础,为玉米氮高效育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以我国玉米生产上推广面积较大的优良杂交种豫玉22两个亲本Z3和87-1为基础构建一套F₈家系的RIL群体为研究材料,该群体由国家玉米改良中心建立。本次试验选择了104个RIL家系。分子标记连锁图谱由国家玉米改良中心构建,该图谱包括260个SSR标记,总图距2 425.6 cM,平均遗传图

距9.3 cM。

1.2 田间试验设计

2005年6月在北京市海淀区东北旺中国农业大学试验站进行夏播试验。0~30 cm土壤有机质含量23.0 g/kg、全氮1.0 g/kg、速效磷17.4 mg/kg、交换性钾157.5 mg/kg。试验设正常供氮180 kg/hm²(HN)和不施氮(LN)两个处理,每个处理3次重复,单行区,每行种植13株玉米,行长4 m,行距50 cm,株距30 cm,密度60 000株/hm²。试验采用裂区设计,氮水平为主区,RIL家系为副区。播前施基肥过磷酸钙750 kg/hm²、氯化钾135 kg/hm²;大喇叭口期,HN区追施尿素391 kg/hm²,其他田间管理与大田相同。9月底玉米成熟后单行收获,然后从每行中均匀挑出5穗进行室内考种,涉及的穗部性状包括穗长、穗行数、行粒数、百粒重和单穗粒重。

1.3 数据分析

用SPSS 13.0软件对表型数据进行统计及方差分析,取各性状3次重复的平均值进行QTL定位。QTL的检测采用Windows QTL Cartographer 2.5软件,根据复合区间作图法中的模型6,每2 cM对各性状进行全基因组扫描,以确定QTL的数目以及在染色体上的位置,通过逐步回归指定解释给定性状最大变异的5个标记作为剩余因子,在被检测区间各开设一个10 cM的窗口。根据Churchill等的方法,在P<0.05水平下进行1 000次的随机性测验,以确定QTL的LOD阈值。

2 结果与分析

2.1 穗部性状表型结果分析

表1 两种氮水平下亲本及重组自交系群体各性状表现

Table 1 Phenotypes of the parents and RIL population under two N applications

氮水平 N level	性 状 Trait	亲本 Parents		重组自交系群体 RIL				
		Z3	87-1	变异范围	平均值	标准差	偏 度	峰 值
				Range	Mean	Standard difference	Skewness	Kurtosis
高 氮	穗长(cm)	14.8	11.9	8.9~18.0	13.4	1.7	0.54	0.47
	穗行数(行)	12.4	13.8	8.5~18.0	13.5	1.8	-0.49	0.78
	行粒数(粒)	26.1	17.0	8.0~38.8	19.2	4.2	0.63	0.45
	百粒重(g)	22.4	24.7	16.2~30.7	23.5	3.1	-0.67	0.65
	穗粒重(g)	62.2	58.1	13.5~99.2	49.2	16.2	0.87	0.41
不施氮	穗长(cm)	14.2	10.8	7.4~17.5	12.4	1.7	0.37	-0.26
	穗行数(行)	12.3	12.3	8.7~16.7	13.1	1.8	0.22	-0.38
	行粒数(粒)	24.3	14.2	6.8~35.3	16.2	4.9	0.48	0.84
	百粒重(g)	22.3	24.2	13.2~31.3	23.2	3.2	-0.34	0.56
	穗粒重(g)	53.5	41.4	8.6~92.1	40.8	16.1	0.29	0.71

从表 1 中看出,在正常供氮条件下,两个亲本之间单穗粒重没有差异,而在不施氮条件下 Z3 的单穗粒重显著高于 87-1,说明 Z3 对低氮的敏感程度低于 87-1,即 Z3 在低氮条件下具有较高的氮效率。比较两种氮水平下 Z3 和 87-1 在穗长、穗行数、行粒数、百粒重 4 个穗部性状的表型值,发现两个亲本的百粒重在不同供氮水平下差异均不显著,Z3 的穗行数在不施氮下没有减少,穗长和行粒数的减少幅度也显著低于 87-1,因此,Z3 在低氮下表现出了较高的单穗粒重。重组自交系群体在两种氮水平下的表现和亲本类似,不同氮水平之间百粒重在重组自交系群体中没有差异,而穗长、穗行数、行粒数和单穗

粒重在不施氮水平下的表现均显著低于正常供氮。RIL 群体 5 个穗部性状的平均值基本介于双亲之间,不同家系间的表型值变异幅度很大,说明穗部性状受基因型的影响较大。RIL 群体各性状的偏度和峰值的绝对值均小于 1,说明这些性状符合正态分布,满足 QTL 定位的要求。

2.2 QTL 定位分析

利用 Windows QTL Cartographer 2.5 软件,采用复合区间作图法,对两种氮水平下 5 个穗部性状进行 QTL 定位分析,共检测到 24 个 QTL 位点,包括正常供氮水平下 13 个,不施氮水平下 11 个,分布于玉米的第 1、2、4、5、8、9 染色体上(表 2)。

表 2 两种氮水平下玉米穗部性状的 QTL 定位
Table 2 QTL detected for ear traits under two N applications

性 状 Trait	氮水平 N level	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	LOD	加性效应 Additive effect	贡献率(%) R ²
穗 长	高 氮	5	umc2164 ~ umc1155	3.98	-0.63	10.8
	高 氮	8	umc1460 ~ umc1562	3.13	0.55	8.9
	不施氮	1	umc1122 ~ bnlgl1556	2.97	-0.57	10.7
	不施氮	5	umc1155 ~ umc1019	4.79	-0.67	13.3
穗行数	高 氮	1	bnlg1614 ~ phi001	2.83	-0.55	8.9
	高 氮	4	phi079 ~ umc1896	3.01	0.62	11.2
	不施氮	1	umc1122 ~ bnlgl1556	3.53	-1.07	12.2
	不施氮	5	phi109188 ~ umc2373	3.14	-0.58	10.1
行粒数	高 氮	8	bnlg1067 ~ umc2147	5.15	-2.44	20.2
	高 氮	9	umc1033 ~ phi027	2.93	1.69	8.3
	不施氮	8	umc2075 ~ umc1615	3.59	-2.08	14.6
百粒重	高 氮	1	umc1169 ~ bnlgl1811	6.16	1.23	23.7
	高 氮	1	umc1122 ~ bnlgl1556	7.11	-1.18	26.8
	高 氮	2	umc1065 ~ umc1755	4.44	0.91	17.7
	高 氮	5	bnlg278 ~ phi048	2.90	-1.14	6.0
	不施氮	1	umc1122 ~ bnlgl1556	4.63	-1.20	18.6
穗粒重	不施氮	5	bnlg278 ~ phi048	5.41	-1.51	20.3
	高 氮	1	umc1354 ~ phi097	3.86	7.49	20.5
	高 氮	5	phi048 ~ bnlgl1306	3.02	-5.06	12.4
	高 氮	8	umc2075 ~ umc1615	3.03	-6.23	14.5
	不施氮	1	umc1122 ~ bnlgl1556	5.01	-6.09	19.7
	不施氮	2	bnlg2144 ~ umc1464	7.50	7.42	28.0
	不施氮	4	bnlg1937 ~ nc005	3.67	5.76	11.9
	不施氮	8	umc2147 ~ umc2075	3.19	-4.70	13.1

注:加性效应值为正值表示母本 Z3 的等位基因起增效作用;加性效应值为负值表示父本 87-1 的等位基因起增效作用。
Note: A positive value means that Z3 carries the allele for an increase in the trait, and a negative value means that 87-1 carries the allele for an increase in the trait.

2.2.1 穗长

共定位到 4 个穗长的 QTL。正常供氮水平下检测到 2 个 QTL,位于第 5 和第 8 染色体上,分别解释 10.8%和 8.9%的表型变异;不施氮水平下检测到 2

个 QTL,位于第 1 和第 5 染色体上,分别解释 10.7%和 13.3%的表型变异。这 4 个 QTL 位点中,3 个 QTL 位点的增效等位基因来自父本 87-1,另外一个 QTL 位点的增效等位基因来自母本 Z3。

2.2.2 穗行数

共定位到 4 个穗行数的 QTL。正常供氮水平下检测到 2 个 QTL,位于第 1 和第 4 染色体上,分别解释 8.9%和 11.2%的表型变异;不施氮水平下检测到 2 个 QTL,位于第 1 和第 5 染色体上,分别解释 12.2%和 10.1%的表型变异。这 4 个 QTL 位点中,3 个 QTL 位点的增效等位基因来自父本 87-1,位于第 4 染色体控制正常供氮水平下穗行数的 QTL 位点的增效等位基因来自母本 Z3。

2.2.3 行粒数

共定位到 3 个行粒数的 QTL。正常供氮水平下检测到 2 个 QTL,位于第 8 和第 9 染色体上,分别解释 20.2%和 8.3%的表型变异;不施氮水平下检测到 1 个 QTL,位于第 8 染色体上,可解释 14.6% 的表型变异。这 3 个 QTL 位点中,2 个 QTL 位点的增效等位基因来自父本 87-1,位于第 9 染色体控制正常供氮水平下行粒数的 QTL 位点的增效等位基因来自母本 Z3。

2.2.4 百粒重

共定位到 6 个百粒重的 QTL。正常供氮水平下检测到 4 个 QTL,位于第 1、1、2 和 5 染色体上,可解释 6.0%~26.8% 的表型变异;不施氮水平下检测到 2 个 QTL,位于第 1 和第 5 染色体上,分别解释 18.6%和 20.3% 的表型变异。这 6 个 QTL 位点中,4 个 QTL 位点的增效等位基因来自父本 87-1,另外 2 个 QTL 位点的增效等位基因来自母本 Z3。

2.2.5 单穗粒重

共定位到 7 个单穗粒重的 QTL。正常供氮水平下检测到 3 个 QTL,位于第 1、5 和 8 染色体上,可解释 12.4%~20.5%的表型变异;不施氮水平下检测到 4 个 QTL,位于第 1、2、4 和 8 染色体上,可解释 11.9%~28.0%的表型变异。这 7 个 QTL 位点中,4 个 QTL 位点的增效等位基因来自父本 87-1,另外 3 个 QTL 位点的增效等位基因来自母本 Z3。

在本试验中,两种氮水平下共定位到 24 个玉米穗部性状的 QTL 位点,这些 QTL 位点成簇分布在染色体上,形成多个 QTL 富集区。如在第 1 染色体 umc1122/bnlg1556 位点同时控制不施氮水平下穗长、穗行数、穗粒重以及两种氮水平下的百粒重;第 5 染色体标记 umc2164 与 bnlg1306 区间可以同时检测到控制两种氮水平下穗长和百粒重的 QTL 以及正常供氮水平下穗粒重的 QTL;第 8 染色体标记 bnlg1067 与 umc1360 区间可以同时检测到控制两种氮水平下穗行数和穗粒重的 QTL。利用这些 QTL

富集位点,可能会更高效地改良玉米产量性状,在今后工作中应加强对这些染色体区段的选择。

3 结论与讨论

在数量性状的 QTL 研究中,由于基因与环境的交互作用,在同一定位群体中不同环境条件下检测到的 QTL 一致性很差。Agrama 等用 B73 × G79 组合的 F_{2:3} 群体在两种氮水平下对叶面积、株高、产量、单株穗数、穗粒数、300 粒重这些性状进行了 QTL 定位,共得到 44 个 QTL 位点,其中只有 5 个可以在两种氮水平下同时检测到。本研究中,在两种氮水平下共检测到 24 个穗部性状的 QTL,在第 1 和 5 染色体上共同检测到控制百粒重的 QTL,这是由于两种氮水平下百粒重之间没有差异造成的。另外,在第 5 染色体上共同检测到控制穗长的 QTL,在第 8 染色体上共同检测到控制穗粒重的 QTL,在其他位点上未发现两种氮水平下同时控制某一性状的 QTL,说明穗部性状受氮素水平的影响很大。对氮高效育种来说,两种氮水平下均能检测到的 QTL 表明该位点不受环境(氮素)影响,利用该 QTL 有可能在高、低氮水平下同时提高玉米产量。而在不施氮条件下特异检测到的 QTL 位点,可能与玉米耐低氮的遗传机制相关,有利于提高玉米耐低氮特性。

挖掘稳定表达与氮效率相关的主效 QTL 位点是玉米氮高效分子改良的关键。目前,通过生物信息学和比较基因组学的手段,利用图谱映射和元分析方法,可以把不同定位群体中的结果整合到公开发表的玉米高密度分子标记遗传图谱(IBM 图谱)上(www.maizeGDB.org),进而挖掘与氮效率相关的 QTL 位点。在本试验中,位于第 1 染色体 umc1122/bnlg1556 标记之间定位到一个控制不施氮水平下玉米单穗粒重的主效 QTL 位点,可解释 19.7%的表型变异,该位点还同时影响穗长、穗行数和百粒重。前人研究表明,该染色体区域是玉米产量及其构成因子和氮效率相关性状的富集区,多个 QTL 位点被整合在此,表明该位点与产量形成密切相关。因此,对此染色体区域还应进行分子标记辅助选择的研究,以在玉米氮高效育种上有所应用。

参考文献:

- [1] 张福锁,米国华,刘建安. 玉米氮效率遗传改良及其应用[J]. 农业生物技术学报,1997,5(2):112-117.
- [2] 张维理,田哲旭,张 宁,等. 我国北方农用氮肥造成地下水硝酸盐污染的调查[J]. 植物营养与肥料学报,1995,19(2):80-87.

(上接第 20 页)

- [3] 王激清, 马文奇, 江荣凤, 等. 养分资源综合管理与中国粮食安全[J]. 资源科学, 2008, 30(3): 415–422.
- [4] 陈范骏, 米国华, 刘向生, 等. 玉米氮效率性状的配合力分析[J]. 中国农业科学, 2003, 36(2): 134–139.
- [5] Agrama H A S, Zakaria A G, Said F B, et al. Identification of quantitative trait loci for nitrogen use efficiency in maize[J]. Molecular Breeding, 1999, 5: 187–195.
- [6] Bertin P, Gallais A. Genetic variation for nitrogen use efficiency in a set of recombinant inbred lines: II. QTL detection and coincidences[J]. Maydica, 2001, 46: 53–68.
- [7] Gallais A, Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55: 295–306.
- [8] Hirel B, Bertin P, Quillere I, et al. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize[J]. Plant Physiology, 2001, 125: 1258–1270.
- [9] Liu J C, Li J S, Chen F J, et al. Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize(*Zea mays* L.)[J]. Plant

Soil, 2008, 305: 253–265.

- [10] Ribaut J M, Frachebond Y, Monneveux P, et al. Quantitative trait loci for yield and correlated traits under high and low soil nitrogen conditions in tropical maize[J]. Molecular Breeding, 2007, 20: 15–29.
- [11] 刘建超, 李建生, 米国华, 等. 不同氮水平下玉米苗期生长性状及成熟期产量的 QTL 定位[J]. 中国农业科学, 2009, 42(10): 3413–3420.
- [12] 刘宗华, 汤继华, 卫晓轶, 等. 氮胁迫和正常条件下玉米穗部性状的 QTL 分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(11): 2409–2417.
- [13] 郑祖平, 何川, 李钟, 等. 两种供氮水平下玉米穗长 QTL 定位分析[J]. 玉米科学, 2005, 13(4): 102–104, 108.
- [13] Ma X Q, Tang J H, Teng W T, et al. Epistatic interaction is an important genetic basis of grain yield and its components in maize[J]. Molecular Breeding, 2007, 20: 41–51.
- [14] 王帮太, 吴建宇, 丁俊强, 等. 玉米产量及产量相关性状 QTL 的图谱整合[J]. 作物学报, 2009, 35(10): 1836–1843.

(责任编辑: 胡娟)