

甜玉米中 F_{2:3} 群体可溶性糖和子粒嫩度性状的定量性状位点(QTL)定位

党冬冬^{1,2}, 秦涛¹, 于典司¹, 顾炜¹, 阮燕晔²,
郑洪建¹, 王慧¹, 关媛¹

(1. 上海市农业科学院作物育种栽培研究所/CIMMYT-中国特用玉米研究中心/上海特用玉米工程技术研究中心/
上海市农业遗传育种重点实验室, 上海 201403; 2. 沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳 110866)

摘要: 利用甜玉米自交系 SHL03 和 SHL01 为亲本构建的 F_{2:3} 群体, 用离子色谱法(IC)测定葡萄糖(GLU)、果糖(FRU)、麦芽糖(MAL)和蔗糖(SUC)的含量, 用 SMS 测定果肉硬度(FH)、种皮硬度(PH)、种皮脆性(PB)和果肉紧实度(FM)。结果表明, 总共定位到与可溶性糖相关的 QTL 34 个, 子粒柔嫩度相关的 QTL 28 个, 位于 1、2、3、4、5、6、7、8、10 号染色体上, 分别解释表型变异的 1%~15.8%。主效 QTL qFH3-1、qFH3-2、qFH5-2、qFH5-3、qGLU2-1、qG-LU2-2 的表型贡献率分别为 12.2%、11.4%、12.1%、10.5%、15.8% 和 12.8%。在主效 QTL 的置信区间共找到 44 个注释基因, 这些候选基因和相关的 QTL 为利用分子标记辅助选择具有更好可溶性糖含量的玉米材料和相关功能基因的克隆提供资源。

关键词: 甜玉米; 可溶性糖; 子粒柔嫩性; QTL 分析; 候选基因

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

QTL Mapping for Soluble Sugar and Kernel Tenderness Traits Using Sweet Corn F_{2:3} Populations

DANG Dong-dong^{1,2}, QIN Tao¹, YU Dian-si¹, GU Wei¹, RUAN Yan-ye²,
ZHENG Hong-jian¹, WANG Hui¹, GUAN Yuan¹

(1. Crop Breeding & Cultivation Research Institution/CIMMYT-China Specialty Maize Research Center, Shanghai Engineering Research Center of Specialty Maize, Shanghai Key Laboratory of Agricultural Genetics and Breeding, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403;

2. College of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: In this study, the F_{2:3} population was constructed using the sweet corn inbred lines SHL03 and SHL01 as parents. The contents of glucose(GLU), fructose(FRU), maltose(MAL) and sucrose(SUC) were determined by ion chromatography(IC), and flesh hardness(FH), pericarp hardness(PH), pericarp brittleness(PB) and firmness(FM) were determined by SMS TA.XT plus texture analyzer. A total of 34 QTL related to soluble sugar, 28 QTL related to grain tenderness, located in chromosome 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, and 10, explaining 1%–15.8% of the phenotypic variation, respectively. The phenotypic contribution rates of the major QTLs qFH3-1, qFH3-2, qFH5-2, qFH5-3, qGLU2-1, and qGLU2-2 were 12.2%, 11.4%, 12.1%, 10.5%, 15.8%, and 12.8, respectively. Within the confidence intervals of the major QTLs, a total of 44 annotated genes were identified, and these candidate genes and related QTLs provided resources for molecular marker-assisted selection of corn materials with better soluble sugar content and clones of related functional genes.

Key words: Sweet corn; Soluble sugar; Grain tenderness; QTL analysis; Candidate gene

录用日期: 2022-11-22

基金项目: 上海市科技兴农项目(沪农科创字[2019]第 1-1 号)、上海市科技支撑项目(20392000400)、国家玉米产业技术体系项目(CARS-02-86)、上海市现代农业产业技术体系项目(沪农科产字[2017]第 10 号)、上海市农业科学院农业科技创新支撑领域研究专项

作者简介: 党冬冬(1994-), 女, 内蒙古赤峰人, 博士, 主要从事玉米分子育种。E-mail: dangdd2020@163.com

王慧和关媛为本文通信作者。E-mail: wanghui19840109@163.com guanyuan@saas.sh.cn

甜玉米的子粒含糖量高,味道香甜多汁,营养价值高,维生素、蛋白质、赖氨酸、糖、脂肪的含量高,并且还包含多种生物活性成分,与普通玉米相比,甜玉米的含糖量高达20%^[1-3]。鲜食玉米因具有丰富的营养以及甜、嫩、脆、鲜等特色而深受消费者青睐,已经得到广泛的种植,因此提高甜玉米产量和品质是目前甜玉米育种的主要目标。

在鲜食玉米中,由于果皮的薄厚和柔嫩度直接影响到鲜食玉米的口感,因此果皮性状也是衡量鲜食品质的重要因素之一。玉米的果皮可以保护子粒免受病原体侵害,玉米果皮厚度受多基因控制^[4]。Tadmor等对两种甜玉米组合的214个F_{2:3}个体进行QTL分析,认为影响果皮厚度由8个染色体片段^[5]。前人对糯玉米自交系和甜玉米杂交的158 F₂群体进行了QTL分析鉴定了果皮厚度(PER)、直链淀粉含量(AMY)、葡萄糖含量(DEX)和蔗糖含量(SUC)的10个QTL^[6]。研究果皮性状的遗传基础,对鲜食玉米品质育种及生产具有重要的指导意义。糖是植物生长发育和基因表达的重要调节因子,它不仅是能量来源和结构物质,并参与植物的信号转导过程^[7],其含量及组成直接影响着子粒甜度、风味、色泽等重要品质性状,甜玉米糖分包含可溶性糖(果糖、葡萄糖、蔗糖)、淀粉和水溶性多糖^[8]。

数量性状基因座(Quantitative trait locus or gene, QTL)是指控制数量性状的所有基因在基因组中的位置,玉米多数性状是受多个微效基因控制的数量性状,由于数量性状自身表型易受环境影响,并且遗传调控机制复杂,单独经典遗传学的研究方法不能满足于数量性状的研究。利用QTL定位鉴定玉米重要性状的遗传调控位点是玉米遗传研究的热点^[9],目前,QTL定位已成功解析,如玉米粒型^[10-13]、子粒产量^[14, 15]、子粒脱水速率、子粒含油量和淀粉含量^[16]等多个数量性状。

本研究中利用父本SHL03×母本SHL01甜玉米组合的266个F_{2:3}个体进行QTL分析,筛选与玉米子粒种皮硬度、种皮脆性、果肉硬度、果肉紧实度、蔗糖、麦芽糖、果糖、葡萄糖含量的显著相关的QTL位点,确定了一系列与口感以及甜度等食用品质相关性状的候选基因,该研究将为分子标记辅助选择更适合消费者食用的玉米品种提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 植物材料和表型测定

本研究利用优良甜玉米自交系SHL01、SHL03为亲本配制组合,采用单粒传法构建玉米F_{2:3}群体,

共266个家系。在2019年春季和秋季种植于上海市庄行试验基地,每个F_{2:3}家系种植2行区,每行种植11株,行长2.5 m,行距60 cm,株距25 cm,密度52 500株/hm²,3次重复,每个品系每行超过6株自交。在授粉后20 d时将果穗取回,利用SMS TA.XT plus质构仪测量玉米中部随机5粒种子的4个子粒柔嫩度性状,包括果肉硬度、种皮硬度、种皮脆性、果肉紧实度。将子粒混样后利用离子色谱(IC)对子粒中蔗糖、果糖、葡萄糖、麦芽糖4种可溶性糖含量进行测定。

1.2 数据处理与分析

利用Excel 2019和SPSS 20.0软件,采用描述性统计模型进行表型描述分析(均值、范围、标准差、变异系数),检验数据是否符合正态分布;采用Pearson模型对不同环境进行相关分析;利用R语言计算广义遗传率和最佳无偏线性预测值(BLUP)。

1.3 遗传图谱构建

利用基于靶向测序的基因组检测(genotyping by target sequencing, GBTS)^[17]对F₂代266个单株进行基因分型,最终保留4 479个高质量SNP标记用于连锁图谱的构建,选用Kosambi函数估算遗传距离(cen-timorgan, cM),构建群体遗传图谱。

1.4 QTL分析

通过Windows QTLcartographer 2.5对4个果皮性状和4种糖含量的BLUP值进行QTL分析。采用复合区间作图法^[18],扫描步长设定为0.5 cM,窗口大小设定为10 cM,置信区间为95%,正反向回归运算选定Model6,设定LOD阈值为3,用1-LOD区间法确定QTL的置信区间即为QTL区间^[19]。命名QTL的格式为:前缀是“q”,随后是性状简写,再是QTL所在染色体号,最后是定位在同一染色体上的QTL的流水号,该数字用“-”与染色体的编号相连。

1.5 候选基因的预测及其功能注释

利用Bin图谱将QTL区间缩短为LOD值最高的两个间隔断点间^[20]。基于MaizeGDB网站(<http://www.maizegdb.org/>)中B73v4版本的序列信息,确定顶点Bin中包含的所有基因,并根据玉米基因信息对主效QTL候选基因组进行功能注释。

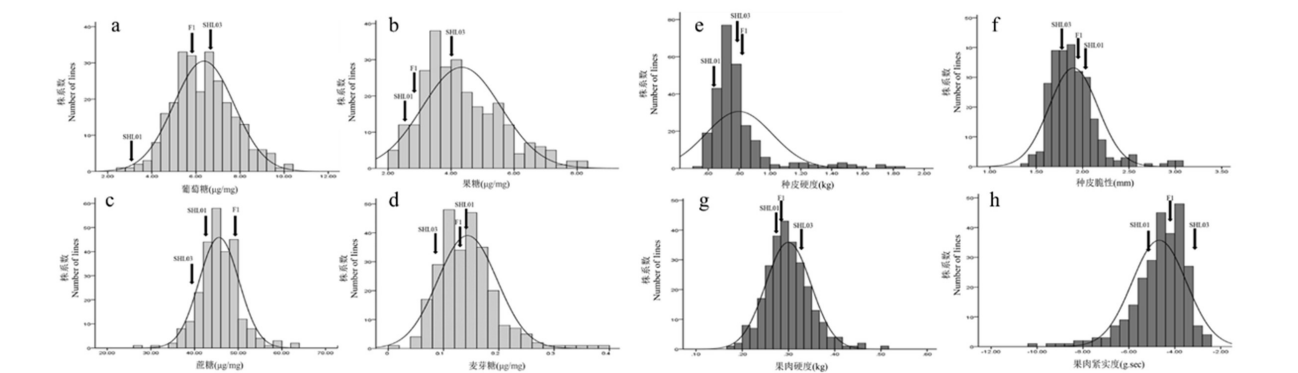
2 结果与分析

2.1 表型变异和遗传力

亲本和F_{2:3}植物的表型分析见表1。SHL03的果糖、葡萄糖含量和果肉硬度显著高于SHL01,各性状表现出不同程度的超亲分离,子粒含糖量和果皮性状均表现为连续性的变异,8个性状的CV值的范围

在9.98%~37.33%。麦芽糖、果糖、葡萄糖、种皮硬度、果肉紧实度这5个性状变异系数大,分离范围广,变异类型多。计算麦芽糖($H^2=0.57$)、果糖($H^2=0.49$)、葡萄糖($H^2=0.47$)、蔗糖($H^2=0.31$)、果肉硬度($H^2=0.57$)、种皮硬度($H^2=0.14$)、种皮脆性($H^2=0.10$)和果肉

紧实度($H^2=0.67$)的广义遗传率,遗传率为中等水平。种皮硬度和种皮脆性的广义遗传率较低,可溶性糖的广义遗传率为相似的中等水平,这8个性状表现出正态分布,符合数量性状的遗传特征,适合下一步进行QTL定位(图1,表1)。



注:a~d:甜玉米中葡萄糖、果糖、蔗糖、麦芽糖的表型分布;e~h:甜玉米种皮硬度、种皮脆性、果肉硬度、果肉紧实度表型分布。
Note: a~d, Content of glucose, fructose, sucrose and maltose in kernel; e~h, Pericarp-hardness, pericarp-brittleness, flesh-hardness and firmness in kernel.

图1 甜玉米可溶性糖和子粒嫩度性状表型分布

Fig.1 Distribution of phenotypes for soluble sugar and kernel tenderness traits in sweet corn

表1 F_{2:3}群体的表型性状分布和广义遗传率

Table 1 Distribution of phenotypic traits and generalized heritability of F_{2:3} population

性状 Trait	F _{2:3}					
	平均值	变幅	偏度	峰度	变异系数(%)	广义遗传率
	Mean	Range	Skewness	Kurtosis	CV	H ²
麦芽糖	0.14±0.053	0.005 7 ~ 0.39	0.97	2.85	37.33	0.57
果糖	4.32±1.250	2.000 0 ~ 8.20	0.20	0.97	28.84	0.49
葡萄糖	6.32±1.430	0.002 0 ~ 10.25	-0.64	2.70	22.61	0.47
蔗糖	45.60±4.550	26.740 0 ~ 62.88	-3.41	22.97	9.98	0.31
果肉硬度	299.73±48.810	182.900 0 ~ 512.90	-0.05	4.71	16.29	0.57
种皮硬度	0.80±0.240	0.550 0 ~ 2.56	3.04	14.04	29.72	0.14
种皮脆性	1.92±0.320	1.360 0 ~ 3.86	1.72	12.30	16.85	0.10
果肉紧实度	-4.68±1.180	-10.020 0 ~ 2.41	-1.09	3.16	25.15	0.67

2.2 性状之间的相关性分析

对甜玉米4种含糖量性状和4种果皮柔嫩度性状进行相关性分析,图2结果显示,含糖量性状之间都是极显著相关(图2),其中,麦芽糖和果糖之间的相关系数为0.25,麦芽糖和葡萄糖相关系数为0.24,麦芽糖和蔗糖之间相关系数为0.30,果糖和葡萄糖之间的相关系数达到0.82($P=0.82$, $P\leq0.01$),果糖和蔗糖相关系数为0.38,葡萄糖和蔗糖之间相关系数为0.33;子粒柔嫩度性状之间果肉硬度和种皮脆性之间相关系数为0.16,果肉硬度和果肉紧实度相关系数为0.16,种皮硬度和种皮脆性之间相关系数为0.76,且都为极显著相关,种皮硬度、种皮脆性和果

肉紧实度之间均为极显著负相关,相关系数分别为-0.44和-0.30,果肉硬度和种皮硬度之间不相关。

2.3 食味品质的QTL定位

2.3.1 可溶性糖性状QTL的鉴定

利用F_{2:3}群体构建了高密度的遗传连锁图谱,对子粒中可溶性糖含量的QTL定位,总共检测到所有性状的26个QTL(表2,图3),麦芽糖定位到7个QTL,果糖定位到6个QTL,葡萄糖定位到6个QTL,蔗糖定位到7个QTL。这些QTL分别位于1、2、3、4、6、7、10号染色体上,其中,qGLU2-1、qGLU2-2的这些QTL的表型贡献率超过10%,为主效QTL^[21]。

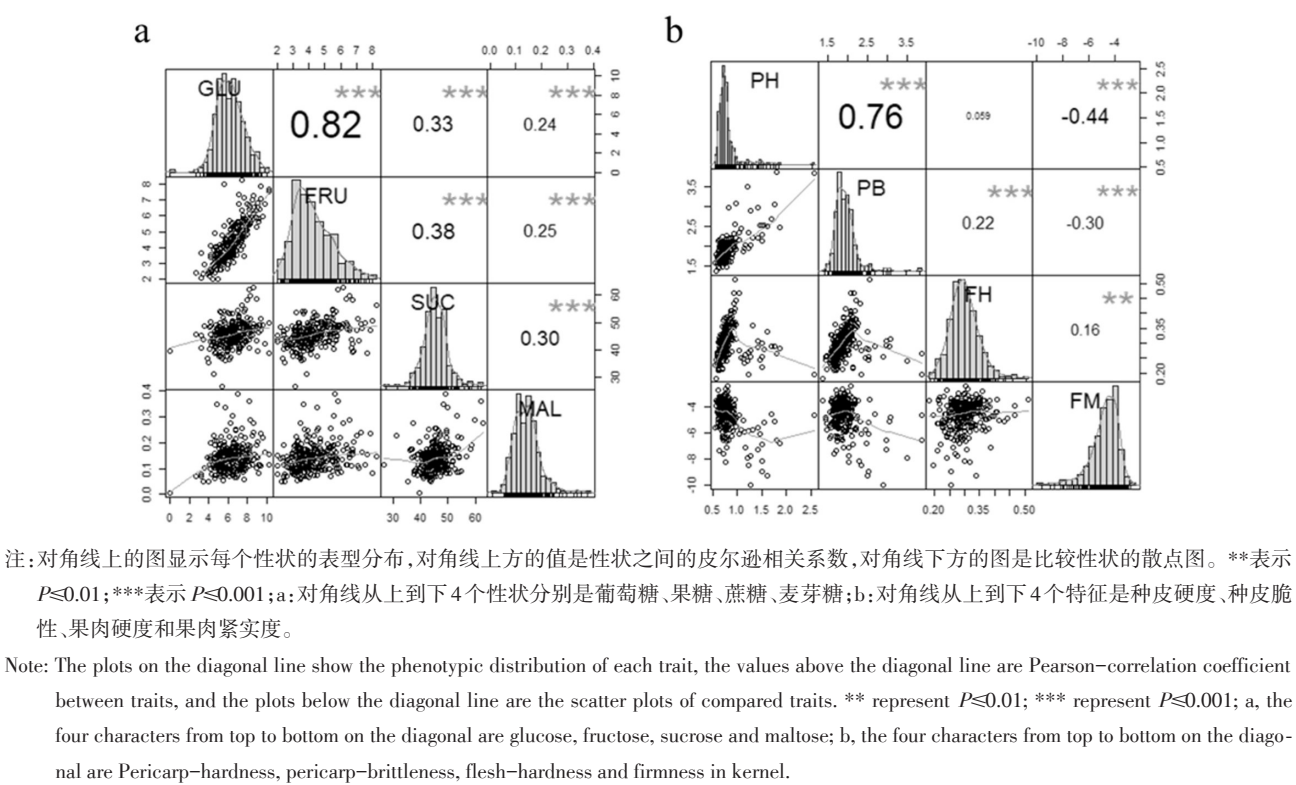


图2 口味品质性状频率分布及相关性

Fig.2 Frequency distributions and correlations of taste quality traits

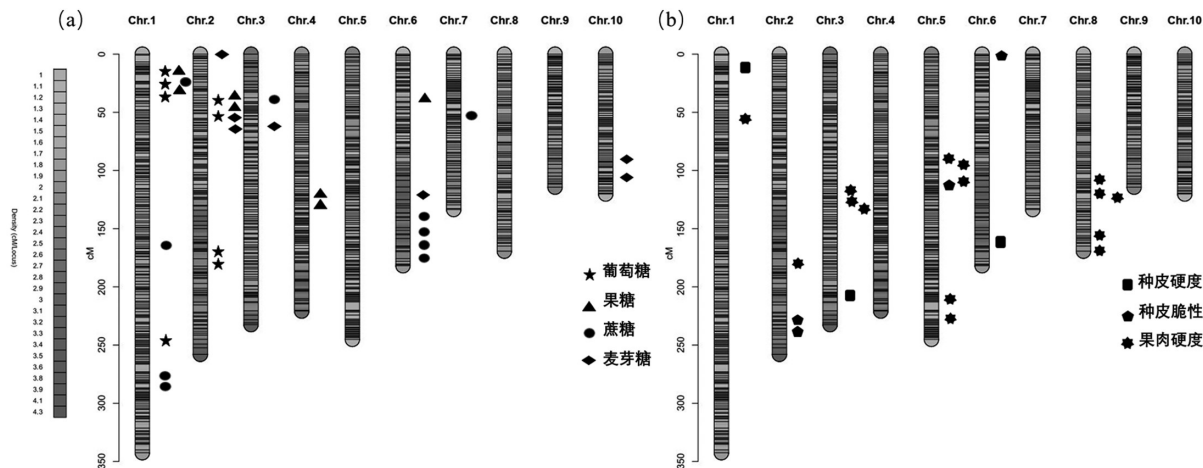
表2 子粒可溶性糖性状的QTL定位

Table 2 QTL mapping of grain soluble sugar traits

性 状 Trait	染色体 Chr.	QTL	遗传间距(cM) Genetic interval	物理位置(Mb) Physical position	顶点位置(cM) Peak	LOD	加性效应 Addition	表型贡献率 R^2
GLU	1	qGLU1-1	15.98 ~ 16.69	296.75 ~ 297.38	16.01	2.99	-0.19	0.07
GLU	1	qGLU1-2	24.80 ~ 29.37	292.10 ~ 294.68	25.61	4.84	0.16	0.01
GLU	1	qGLU1-4	248.38 ~ 250.38	60.53 ~ 78.11	249.51	2.64	0.40	0.05
GLU	2	qGLU2-1	44.03 ~ 47.92	18.56 ~ 24.60	47.51	7.81	-0.65	0.16
GLU	2	qGLU2-2	51.15 ~ 55.13	25.74 ~ 30.13	54.71	6.31	-0.60	0.13
GLU	2	qGLU2-3	173.83 ~ 184.6	202.75 ~ 210.9	175.81	2.71	0.34	0.01
FRU	1	qFRU1-1	15.98 ~ 16.69	296.75 ~ 297.38	16.01	2.66	-0.20	0.07
FRU	2	qFRU2-1	41.74 ~ 42.48	14.80 ~ 17.15	42.31	2.59	-0.56	0.05
FRU	2	qFRU2-2	46.92 ~ 48.71	23.94 ~ 25.92	47.51	4.12	-0.44	0.07
FRU	4	qFRU4-1	126.66 ~ 128.19	132.06 ~ 135.27	126.71	2.68	-0.34	0.05
FRU	4	qFRU4-2	132.8 ~ 137.50	148.74 ~ 159.92	135.91	3.79	-0.39	0.02
FRU	6	qFRU6-1	38.70 ~ 40.73	158.91 ~ 159.54	40.41	2.53	-0.31	0.02
SUC	1	qSUC1-2	164.97 ~ 169.51	200.19 ~ 201.19	166.41	2.53	-1.24	0.04
SUC	1	qSUC1-3	280.68 ~ 283.11	25.64 ~ 32.28	282.31	2.89	1.19	0.01
SUC	1	qSUC1-4	286.72 ~ 289.96	22.01 ~ 22.97	287.51	3.45	1.40	0.03
SUC	3	qSUC3-1	47.27 ~ 49.00	204.44 ~ 205.2	47.81	2.91	-1.02	0.06
SUC	6	qSUC6-1	142.87 ~ 149.06	86.69 ~ 88.45	147.91	2.73	-0.48	0.05
SUC	6	qSUC6-2	154.43 ~ 155.26	36.43 ~ 65.33	154.91	2.73	-0.49	0.06
SUC	7	qSUC7-2	51.61 ~ 52.41	120.92 ~ 134.49	52.11	8.44	-3.65	0.08
MAL	2	qMAL2-1	0.00 ~ 1.53	0.36 ~ 1.44	0.01	4.84	0.02	0.03
MAL	2	qMAL2-3	54.73 ~ 58.35	27.11 ~ 30.34	56.41	3.73	0.01	0.08

续表2 Continued 2

性状 Trait	染色体 Chr.	QTL	遗传间距(cM) Genetic interval	物理位置(Mb) Physical position	顶点位置(cM) Peak	LOD	加性效应 Addition	表型贡献率 R^2
MAL	2	qMAL2-4	62.30 ~ 64.88	40.12 ~ 41.72	64.21	3.76	0.01	0.08
MAL	3	qMAL3-1	81.36 ~ 85.41	178.90 ~ 181.07	81.91	2.56	0.01	0.04
MAL	6	qMAL6-1	140.51 ~ 142.87	87.90 ~ 91.41	141.51	2.74	-0.01	0.02
MAL	10	qMAL10-1	94.54 ~ 97.46	139.91 ~ 142.36	95.51	4.86	0.02	0.09
MAL	10	qMAL10-2	102.39 ~ 106.00	143.63 ~ 144.26	104.61	4.67	0.02	0.08



注:a:甜玉米中可溶性糖定位到的QTL;b:甜玉米子粒柔嫩度定位到的QTL。
Note: a, Contents of soluble sugar; b, kernel tenderness.

图3 可溶性糖和子粒嫩度性状QTL在遗传连锁图谱上的分布
Fig.3 QTL location for taste quality traits

2.3.2 口感性状QTL的鉴定

对甜玉米的果皮性状的QTL定位,共有20个QTL和食用品质相关(图3,表3),其中,果肉硬度定位到15个QTL,分别位于1、2、3、5、8号染色体,其中,位于3号和5号染色体的qFH3-1、qFH3-2、

qFH5-2、qFH5-3的表型变异超过10%,分别是12.2%、11.4%、12.1%、10.5%,为主效QTL,其他QTL的对表型变异的贡献率在1.0%~8.7%,种皮脆性定位到4个QTL,分别位于2、5、6号染色体,种皮硬度定位到1个QTL,位于6号染色体上。

表3 子粒柔嫩度性状的QTL定位
Table 3 QTL mapping of grain tenderness traits

性状 Trait	染色体 Chr.	QTL	遗传间距(cM) Genetic interval	物理位置(Mb) Physical position	顶点位置(cM) Peak	LOD	加性效应 Addition	表型贡献率 R^2
PH	6	qPH6-1	165.61 ~ 166.49	25.98 ~ 36.10	165.61	3.36	-0.05	0.01
PB	2	qPB2-1	236.21 ~ 237.12	236.71 ~ 240.00	236.21	3.17	-0.10	0.07
PB	2	qPB2-2	239.84 ~ 245.12	236.57 ~ 242.20	241.41	3.11	-0.10	0.07
PB	5	qPB5-1	115.48 ~ 117.12	63.48 ~ 64.03	116.31	3.37	0.09	0.08
PB	6	qPB6-1	0.00 ~ 0.84	169.13 ~ 171.28	0.81	3.22	0.08	0.07
FH	1	qFH1-1	54.43 ~ 55.14	280.12 ~ 282.50	54.91	6.74	0.02	0.04
FH	2	qFH2-1	182.16 ~ 187.08	209.51 ~ 212.64	184.61	2.66	-0.01	0.02
FH	3	qFH3-1	119.26 ~ 120.08	156.03 ~ 156.42	119.31	8.83	-0.02	0.12
FH	3	qFH3-2	128.16 ~ 130.57	122.37 ~ 138.37	128.71	8.34	-0.02	0.11
FH	3	qFH3-3	135.43 ~ 137.89	126.16 ~ 126.49	135.41	7.10	-0.02	0.09
FH	5	qFH5-1	91.49 ~ 92.29	28.98 ~ 33.51	91.51	5.86	0.02	0.08

续表3 Continued 3

性 状	染色体	QTL	遗传间距(cM)	物理位置(Mb)	顶点位置(cM)	LOD	加性效应	表型贡献率
Trait	Chr.		Genetic interval	Physical position	Peak		Addition	R ²
FH	5	qFH5-2	99.39 ~ 99.39	21.38 ~ 23.16	99.41	8.92	0.02	0.12
FH	5	qFH5-3	105.76 ~ 108.00	43.10 ~ 50.00	106.81	6.89	0.02	0.11
FH	5	qFH5-4	211.15 ~ 212.87	208.27 ~ 211.65	212.11	3.50	0.01	0.04
FH	5	qFH5-5	221.56 ~ 224.22	214.08 ~ 215.51	222.61	3.05	0.01	0.04
FH	8	qFH8-1	102.64 ~ 106.94	150.24 ~ 150.48	102.71	4.94	0.02	0.02
FH	8	qFH8-2	110.37 ~ 112.41	161.71 ~ 162.79	111.71	6.13	0.02	0.01
FH	8	qFH8-3	117.18 ~ 117.85	160.75 ~ 161.63	117.21	5.65	0.01	0.01
FH	8	qFH8-4	150.24 ~ 152.73	178.17 ~ 178.34	151.11	4.42	-0.02	0.03
FH	8	qFH8-5	159.95 ~ 162.95	177.66 ~ 179.28	160.01	3.12	-0.01	0.02

2.4 不同性状的 QTL 共定位

子粒可溶性糖含量和子粒柔嫩度性状 QTL 之间相关基因组区域的共享定义为物理位置在 QTL 的置信区间内的部分重叠(图4)。7个性状的 QTL 置信区间均存在不同程度的重叠,葡萄糖与果糖的 QTL 在 1 号染色体上定位到同一区间,并且与种皮

硬度有 0.1 Mb 的重叠,葡萄糖与蔗糖在 1 号染色体上有 2.7 Mb 的重叠。葡萄糖与果糖在 2 号染色体上有 0.2 Mb 的重叠,并且葡萄糖和麦芽糖有 3 Mb 的重叠,与果肉硬度有 1.4 Mb 的重叠,在这些区域可能存在同时调控几种性状的基因。

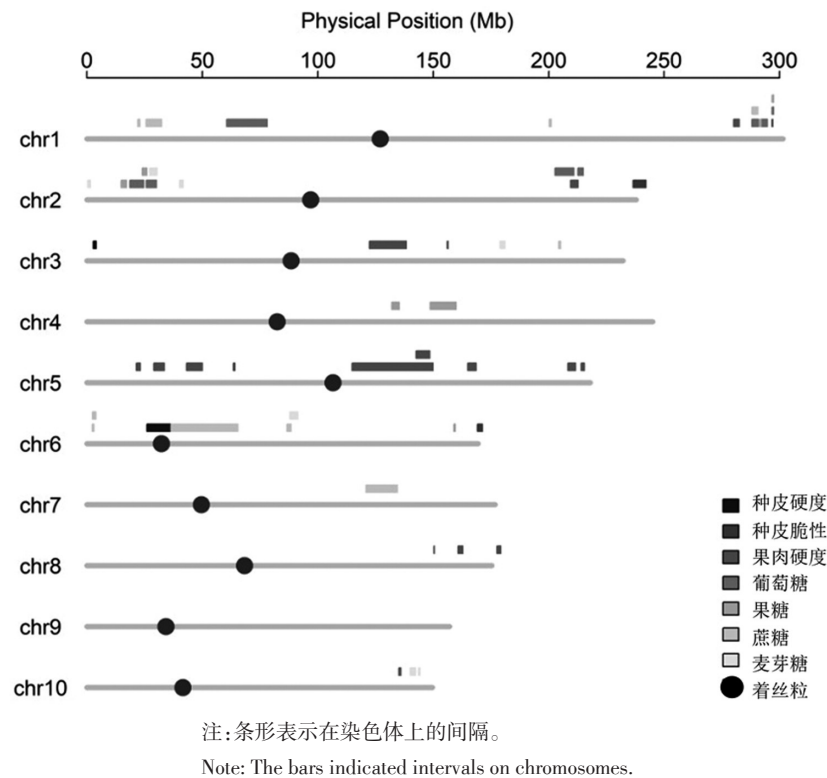


图4 鉴定的食味品质数量性状基因座(QTL)的共定位
Fig.4 QTL co-localization for taste quality traits

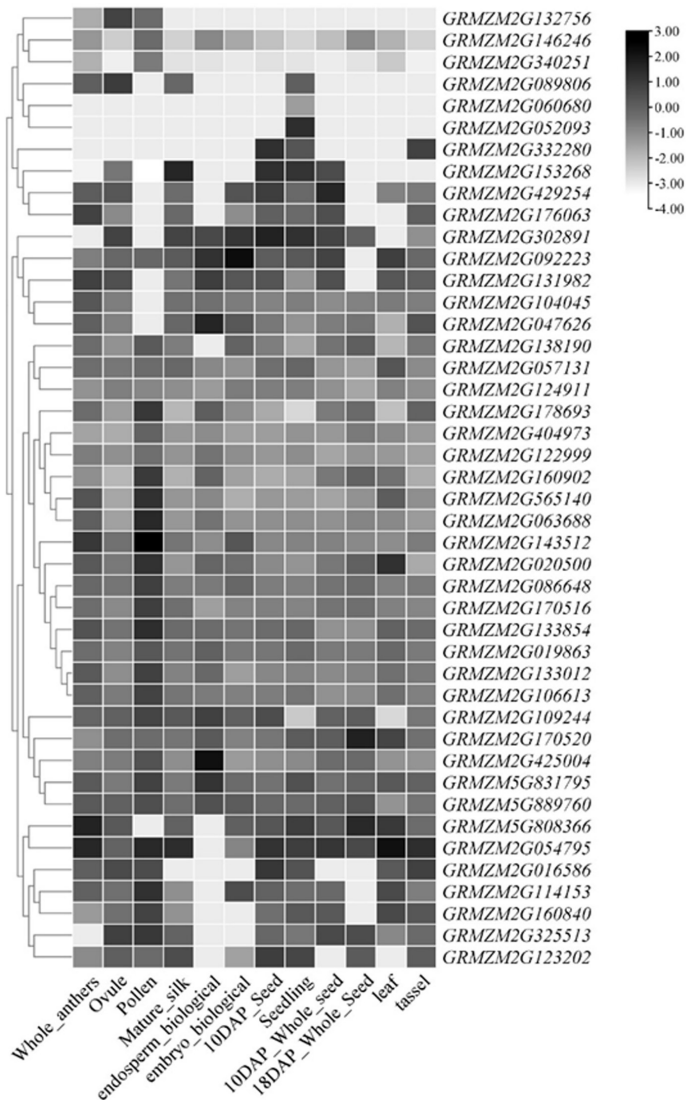
2.5 食味品质 QTL 定位的候选基因

将所有性状的阈值设定为 2.5,主效 QTL 被定义为对超过 10% 的表型变异有贡献的 QTL, 根据 B73 参考基因组的 v4 版本,确定了本实验所定位的主效

QTL 所在区间对应的物理位置: QTL qFH3-1 为 Chr3: 156029542- 156421008、qFH3- 2 为 Chr3: 122371874-138372172、qFH5-2 为 Chr3: 126159799-126487736、qFH5- 3 为 Chr5: 28983722- 33512396、

qGLU2-1 为 Chr2:18564829-24597840、qGLU2-2 为 Chr2:25738504-30125649。在 maizeGDB 网站上,从这些置信区间共找到 44 个注释基因。根据基因的

功能注释以及组织特异性表达热图筛选与子粒含糖量和果皮柔嫩度相关的候选基因(图 5)。可溶性糖和果皮性状的相关候选基因分别为 24 和 20 个。



注:颜色表示候选基因的相对信号强度。
Note: The colors indicated the relative signal intensities of candidate genes.

图5 候选基因在不同器官或组织中的基因表达模式

Fig.5 Gene expression patterns of candidate genes in different organs or tissues

3 结论与讨论

果皮柔嫩度是指果皮抵抗由于咀嚼而破碎的能力,甜糯玉米果皮柔嫩度是评价食用品质的重要指标。玉米果皮柔嫩度与子粒的果皮厚度呈负相关。测微计法、硬度计法等^[22]能明确区分果皮厚度及柔韧性,但仅参考果皮厚度作为鲜食玉米食用品质的评价指标是片面的。本研究利用 SMS TA.XT plus 质构仪测量子粒柔嫩度,不仅考虑果皮对食用的影响,果肉同样考虑,不同玉米品种在乳熟期胚乳已积累

了较多的固形物,此时质构仪所反映的实际上是自交系子粒果皮和胚乳共同的抗穿透能力。可以更好地模拟在食用时果皮和内容物人的咀嚼,克服了人工品尝法结果因人而异的缺点,确保表型鉴定结果的客观性。

叶片光合作用形成的光合作用产物在植株体内主要以蔗糖的形式进行运输,由叶片运转到子粒中的蔗糖是合成子粒中各种物质的基础^[23-25]。子粒发育过程中,蔗糖的含量反映了淀粉合成底物的供应水平,子粒中蔗糖含量高时有利于淀粉合成^[26,27],淀

粉的含量过多导致甜玉米的口感下降,果肉相关的果肉硬度与蔗糖含量显著相关,说明蔗糖的含量影响果肉的淀粉含量。可溶性糖之间的相关性均呈现极显著相关,并且相关性较高,但是可溶性糖含量和果皮性状之间大多呈现不相关关系,从而说明选择含糖量高的玉米品种并不影响其嫩度,反而选择高糖品种可能促进其他可溶性糖的含量值。

运输到子粒中的光合产物最初以蔗糖的形式存在,蔗糖降解生成UDPG和果糖后才能用来合成淀粉^[28]。所以本研究中子粒果糖和葡萄糖的含量的相关系数高达0.82,并且葡萄糖和果糖的许多QTL位于共同的基因组区域,这些结果表明,一些控制葡萄糖和果糖的基因可能是相同的或遗传相关的,也许这些基因负责可溶性糖性状之间的相关性。植物激素在正常植物的生长发育中起着重要的作用^[29,30],GRMZM5G808366、GRMZM2G429254为生长素反应因子^[31],参与植物中生长素介导的转录调控,基因GRMZM2G089806编码生长素诱导蛋白,基因GRMZM5G831795编码IAA-氨基酸水解酶,通过从IAA-氨基酸结合物中释放游离IAA参与生长素稳态^[32,33],对植物生长和发育起到重要作用。

叶绿体是植物细胞的重要细胞器。绿色植物通过叶绿体,利用光能,通过光合作用合成可溶性糖^[34~36],基因GRMZM2G133012编码蛋白网状叶绿体,为叶绿体内的蛋白质,可能参与植物的光合作用生成类物质。

转录因子(TFs)对于基因表达的调节至关重要,他们可以激活或抑制其靶基因的转录。发现10个候选基因,在不同的水平的基因表达调控的,转录调节相关基因GRMZM2G160902、GRMZM2G160840、GRMZM2G057131,其中,GRMZM2G404973、GRMZM2G153268、GRMZM2G132756、GRMZM2G176063、GRMZM2G302891编码锌指蛋白家族,锌指蛋白(zinc finger protein)是一类具有“指状”结构域的转录因子,负责调控基因的表达,有研究表明锌指蛋白对调控子粒产量^[37]。GRMZM2G123202、GRMZM2G047626编码玉米MYB转录因子,MYB家族植物转录因子在植物中执行各种生物学过程的功能^[38],有研究表明MYB基因与玉米淀粉生物合成有关^[39]。基因GRMZM2G054795编码YABBY转录因子^[40],该家族是植物特异转录因子家族,在植物的生长、发育和形态发生中起作用^[41,42]。

本研究中确定的一些标记-性状关联与之前报道的与子粒含糖量和果皮柔嫩度相关的基因存在联

系。并且通过基因表达谱分析获得与子粒内可溶性糖的积累和果皮性状相关的器官/组织发育阶段的基因表达特异性信息,可以更全面地理解基因的功能。根据基因的功能注释以及组织特异性表达热图筛选与子粒含糖量和果皮柔嫩度相关的候选基因。子粒内可溶性糖的积累和果皮性状的发育受到几个关键因素的控制,如光合作用效率、光合产物的分配、植物激素、转录因子、一系列蛋白质因子和环境影响。本研究结果可为食用品质性状的精细定位主效基因克隆和可溶性糖含量高、食用口感更好的鲜食甜玉米品种选育提供理论依据,并且需要进一步研究以更准确地识别重叠区域。因此,有必要优化标记密度并改善连锁图谱,为QTL的精细定位打下基础,并为通过标记辅助选择提高食用品质提供理论依据。

参考文献:

- [1] HU X, LIU J, LI W, et al. Biosynthesis and accumulation of multi-vitamins in black sweet corn(*Zea mays* L.) during kernel development [J]. J. Sci. Food Agric., 2020, 100(14): 5230-5238.
- [2] FENG X, PAN L, WANG Q, et al. Nutritional and physicochemical characteristics of purple sweet corn juice before and after boiling[J]. PLoS One, 2020, 15(5): e233094.
- [3] WU X, WANG B, XIE F, et al. QTL mapping and transcriptome analysis identify candidate genes regulating pericarp thickness in sweet corn[J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 117.
- [4] LANDONI M, PUGLISI D, CASSANI E, et al. Phlobaphenes modify pericarp thickness in maize and accumulation of the fumonisin mycotoxins[J]. Sci. Rep, 2020, 10(1): 1417.
- [5] TADMOR Y, AZANZA F, HAN T, et al. RFLP mapping of the sugary enhancer1 gene in maize[J]. Theor Appl Genet, 1995, 91(3): 489-494.
- [6] PARK K J, SA K J, KOH H J, et al. QTL analysis for eating quality-related traits in an F_{2:3} population derived from waxy corn x sweet corn cross[J]. Breeding Science, 2013, 63(3): 325.
- [7] ROOK F, HADINGHAM S A, LI Y, et al. Sugar and ABA response pathways and the control of gene expression[J]. Plant Cell Environ, 2006, 29(3): 426-434.
- [8] REYES F G R, VARSEVELD G W, KUHN M C. Sugar composition and flavor quality of high sugar(shrunken) and normal sweet corn[J]. Journal of Food Science, 1982, 47(3): 753-755.
- [9] WALLACE J G, LARSSON S J, BUCKLER E S. Entering the second century of maize quantitative genetics[J]. Heredity(Edinb), 2014, 112(1): 30-38.
- [10] LIU M, TAN X, YANG Y, et al. Analysis of the genetic architecture of maize kernel size traits by combined linkage and association mapping[J]. Plant Biotechnol J., 2020, 18(1): 207-221.
- [11] QIAN Y L, ZHANG X Q, WANG L F, et al. Detection of QTLs controlling fast kernel dehydration in maize(*Zea mays* L.)[J/OL]. Genet Mol Res, 2016, 15(3): gmr.15038151, DOI <http://dx.doi.org/10.4238/gmr.15038151>.

- [12] PANG J, FU J, ZONG N, et al. Kernel size-related genes revealed by an integrated eQTL analysis during early maize kernel development[J]. *Plant J.*, 2019, 98(1): 19–32.
- [13] RAIHAN M S, LIU J, HUANG J, et al. Multi-environment QTL analysis of grain morphology traits and fine mapping of a kernel-width QTL in Zheng58 x SK maize population[J]. *Theor Appl Genet*, 2016, 129(8): 1465–1477.
- [14] YI Q, LIU Y, HOU X, et al. Genetic dissection of yield-related traits and mid-parent heterosis for those traits in maize(*Zea mays* L.)[J]. *BMC Plant Biol.*, 2019, 19(1): 392.
- [15] YANG C, ZHANG L, JIA A, et al. Identification of QTL for maize grain yield and kernel-related traits[J]. *J. Genet*, 2016, 95(2): 239–247.
- [16] WANG G, ZHAO Y, MAO W, et al. QTL Analysis and fine mapping of a major QTL conferring kernel size in maize(*Zea mays*)[J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 603920.
- [17] GUO Z, WANG H, TAO J, et al. Development of multiple SNP marker panels affordable to breeders through genotyping by target sequencing(GBTS) in maize[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(3): 1–12.
- [18] ZENG Z B. Precision mapping of quantitative trait loci[J]. *Genetics* (Austin), 1994, 136(4): 1457–1468.
- [19] VIDAL-RIOJA L, LARRAMENDY M L, SEMORILE L. Ag-NOR staining and in situ hybridization of rDNA in the chromosomes of the south american camelids[J]. *Genetica*, 1989, 79(3): 215–222.
- [20] WANG T, WANG M, HU S, et al. Genetic basis of maize kernel starch content revealed by high-density single nucleotide polymorphism markers in a recombinant inbred line population[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 288–300.
- [21] COLLARD B C Y, JAHUFER M Z Z, Brouwer J B, et al. An introduction to markers, quantitative trait loci(QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts[J]. *Euphytica*, 2005, 142(1): 169–196.
- [22] ZIESLIN N, KHAYAT E, YOGEV S. Response of potted plants of tropical origin to changes in the night temperature regime[J]. *Scientia Horticulturae*, 1987, 33(3): 299–305.
- [23] ROTSCHE D, BROSSARD T, BIHMIDINE S, et al. Radiosynthesis of 6'-Deoxy-6-[18F] fluorosucrose via automated synthesis and its utility to study in vivo sucrose transport in maize(*Zea mays*) leaves [J]. *PLoS One*, 2015, 10(5): e128989.
- [24] REN X, ZHANG J. Research progresses on the key enzymes involved in sucrose metabolism in maize[J]. *Carbohydrate Research*, 2013, 368: 29–34.
- [25] BAKER R F, LEACH K A, BOYER N R, et al. Sucrose transporter ZmSut1 expression and localization uncover new insights into sucrose phloem loading[J]. *Plant Physiol*, 2016, 172(3): 1876–1898.
- [26] LI J, BAROJA-FERNANDEZ E, BAHAJI A, et al. Enhancing sucrose synthase activity results in increased levels of starch and ADP-glucose in maize(*Zea mays* L.) seed endosperms[J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(2): 282–294.
- [27] LEACH K A, TRAN T M, SLEWINSKI T L, et al. Sucrose transporter2 contributes to maize growth, development, and crop yield [J]. *J. Integr Plant Biol*, 2017, 59(6): 390–408.
- [28] JULIUS B T, SLEWINSKI T L, BAKER R F, et al. Maize Carbohydrate partitioning defective1 impacts carbohydrate distribution, callose accumulation, and phloem function[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(16): 3917–3931.
- [29] CHEN Y, HAO X, CAO J. Small auxin upregulated RNA(SAUR) gene family in maize: identification, evolution, and its phylogenetic comparison with Arabidopsis, rice, and sorghum[J]. *J. Integr. Plant Biol*, 2014, 56(2): 133–150.
- [30] FENG S, YUE R, TAO S, et al. Genome-wide identification, expression analysis of auxin-responsive GH3 family genes in maize (*Zea mays* L.) under abiotic stresses[J]. *J. Integr. Plant Biol*, 2015, 57(9): 783–795.
- [31] LIU H, QIN C, CHEN Z, et al. Identification of miRNAs and their target genes in developing maize ears by combined small RNA and degradome sequencing[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 25.
- [32] D IPPOLITO S, VANKOVA R, JOOSTEN M H A J, et al. Knocking down expression of the auxin-amidohydrolase IAR3 alters defense responses in Solanaceae family plants[J]. *Plant Science*, 2016, 253: 31–39.
- [33] WANG X, MENG J, DENG L, et al. Diverse functions of *iaa-leucine* resistant PpILR1 provide a genic basis for auxin-ethylene crosstalk during peach fruit ripening[J]. *Front Plant Sci.*, 2021, 12: 655758.
- [34] GAN P, LIU F, LI R, et al. Chloroplasts- beyond energy capture and carbon fixation: tuning of photosynthesis in response to chilling stress[J]. *Int. J. Mol Sci.*, 2019, 20(20): 5046.
- [35] SCHMIDT S B, EISENHUT M, SCHNEIDER A. Chloroplast transition metal regulation for efficient photosynthesis[J]. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(8): 817–828.
- [36] NIKKANEN L, RINTAMÄKI E. Chloroplast thioredoxin systems dynamically regulate photosynthesis in plants[J]. *Biochemical Journal*, 2019, 476(7): 1159–1172.
- [37] ZHOU B, LIN J Z, PENG D, et al. Plant architecture and grain yield are regulated by the novel DHHC-type zinc finger protein genes in rice(*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Science*, 2017, 254: 12–21.
- [38] DU H, FENG B, YANG S, et al. The R2R3-MYB transcription factor gene family in maize[J]. *PLoS One*, 2012, 7(6): e37463.
- [39] XIAO Q, WANG Y, DU J, et al. ZmMYB14 is an important transcription factor involved in the regulation of the activity of the ZmBT1 promoter in starch biosynthesis in maize[J]. *FEBS J.*, 2017, 284(18): 3079–3099.
- [40] LIU L, HUANG J, HE L, et al. Dissecting the genetic architecture of important traits that enhance wild germplasm resource usage in modern maize breeding[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(10–11): 213–222.
- [41] ZHANG T, LI C, LI D, et al. Roles of YABBY transcription factors in the modulation of morphogenesis, development, and phytohormone and stress responses in plants[J]. *J. Plant Res.*, 2020, 133(6): 751–763.
- [42] YANG Z, GONG Q, WANG L, et al. Genome-wide study of YABBY genes in upland cotton and their expression patterns under different stresses[J]. *Frontiers in Genetics*, 2018, 9: 33.

(责任编辑:朴红梅)