

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.01477

玉米株高和穗位高的 QTL 定位

杨晓军^{1,2}, 路明^{1,3}, 张世煌¹, 周芳¹, 曲延英², 谢传晓¹

1. 中国农业科学院作物科学研究所, 国家农作物基因资源与遗传改良重大科学工程, 北京 100081;
2. 新疆农业大学农学院, 乌鲁木齐 830052;
3. 吉林省农业科学院玉米研究所, 长春 136100

摘要: 用玉米自交系掖 478 和丹 340 构建了 397 个 $F_{2:3}$ 家系群体, 利用双亲间多态的 150 个共显性 SSR 标记绘制分子连锁图谱, 图谱总长度 1 478.7 cM, 标记间平均距离 10.0 cM。在 5 种环境下对株高和穗位高性状进行鉴定, 复合区间作图法检测到 21 个株高 QTL 和 25 个穗位高 QTL。于第 1 和 5 染色体的 umc2025 – umc1035 及 umc1822 – bnlg1118 区域检测到平均贡献率分别为 12.2% 和 14.9% 的株高 QTL。于第 3 和 5 染色体的 phi029 – umc1102 及 phi109188 – bnlg1118 区域检测到平均贡献率达到 10.2% 和 22.8% 的穗位高 QTL。第 5 染色体的 Bin5.05 – 5.07 区域可能存在控制株高和穗位高的主效 QTL。株高和穗位高的基因作用方式主要是加性和部分显性效应。文章还分析了群体大小及试验环境对株高和穗位高 QTL 定位结果的影响。

关键词: 玉米; 株高; 穗位高; QTL 定位

QTL mapping of plant height and ear position in maize (*Zea mays* L.)

YANG Xiao-Jun^{1, 2}, LU Ming^{1, 3}, ZHANG Shi-Huang¹, ZHOU Fang¹, QU Yan-Ying², XIE Chuan-Xiao¹

1. National Key Facilities for Crop Gene Resource and Genetic Improvement, Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China;
2. Agronomy College, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China;
3. Institute of Maize Research, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 136100, China

Abstract: A molecular linkage map for the maize hybrid of cross between Ye478 and Dan340 was constructed by using 150 co-dominant SSR markers. The total map length was 1 478.7 cM with an average interval of 10.0 cM. Composite interval mapping was used to identify the plant height (PH) and ear position (EH) QTL at 5 environments based on the phenotypic data of 397 $F_{2:3}$ families. Then 21 PH and 25 EH relevant QTL were identified. The mean contribution of 12.2% and 14.9% QTL for plant height was identified at the interval of umc2025 – umc1035 on chromosome 1 and umc1822 – bnlg1118 on chromosome 5, respectively. Meanwhile, the mean contribution of 10.2% and 22.8% to ear position were identified at the interval of phi029 – umc1102 on chromosome 3 and phi109188 – bnlg1118 on chromosome 5. The main QTL for PH and EH were both found at the regions of Bin5.05 – 5.07 on chromosome 5. The additive and partial dominant effects were the main genetic basis for plant height and ear position in maize. The effect of population size and environments on QTL mapping were analyzed.

Keywords: maize; plant height; ear position; QTL mapping

收稿日期: 2008-02-27; 修回日期: 2008-05-10

作者简介: 农业部“948”重大项目(编号: 2006-G3)资助[Supported by “948” Major Project from Chinese Ministry of Agriculture(No.2006-G3)]

作者简介: 杨晓军(1980-), 男, 硕士研究生, 专业方向: 作物遗传育种。E-mail: x_jyang@163.com

通讯作者: 谢传晓(1972-), 男, 安徽怀宁人, 博士, 副研究员, 研究方向: 玉米分子生物学与分子育种研究。Tel: 010-62139443; E-mail: cxxie@caas.net.cn
张世煌(1948-), 男, 北京人, 博士, 研究员, 研究方向: 玉米育种、种质改良和分子生物学辅助育种研究。Tel: 010- 68918566

玉米株高和穗位高是重要的农艺性状,对作物光合等重要的生理过程有影响^[1~5]。研究株高和穗位高的遗传规律,有针对性地制定育种方案,对玉米育种具有重要意义。自 20 世纪 80 年代以来,分子标记技术以及 QTL 定位方法的快速发展为复杂数量性状的研究提供了强有力的手段。国内外研究者对玉米株高和穗位高 QTL 定位先后有多个报道^[6~16]。但不同研究者所用的群体结构、群体大小及重复、环境不同等原因,导致研究结果不尽一致。本研究利用 397 个 $F_{2:3}$ 家系对玉米株高和穗位高进行定位,旨在对玉米株高和穗位高 QTL 的单位点效应进行分析,以期发掘和鉴定主效 QTL,为株型相关的分子标记辅助育种提供研究基础。

1 材料和方法

1.1 材料与图谱构建

采用掖单 13 号的亲本自交系掖 478 和丹 340,于 2004 年夏季杂交,当年冬季在海南 F_1 自交。2005 年春季在北京种植,于苗期提取 F_2 群体 500 个单株叶片 DNA,用于基因型鉴定并构建标记连锁图谱。 F_2 群体自交后,将 397 份家系于 2005 年冬季在海南完成家系内混合授粉,作为 QTL 定位群体。并在路明等^[17]就本定位群体已报道的遗传图谱的基础上,对较大的间隙区增加标记,以完善连锁图谱。

1.2 田间试验与数据分析

2006 年在北京、河南和新疆及 2007 年在北京和河南共 5 个点播种 397 个 $F_{2:3}$ 家系及亲本和 F_1 ,新疆为春播,北京和河南为夏播。试验采用 20×20 α -Lattice 设计,行长 4.5 m,行距 0.60 m,单行区,3 次重复。按照常规生产条件进行田间管理。玉米的成熟期每行选择中间的 10 株调查株高和穗位高,株高是指地面至雄穗基部第一分枝处的距离,穗位高是指地面至第一果穗着生节位的距离。采用 SAS^[18] 软件对每个环境各性状分别做方差分析,将每个环境下所矫正的家系均值进行基本统计量分析,并做正态分布检验和相关分析。

1.3 QTL 定位分析

将五点矫正的家系均值的平均值用于 QTL 定位分析,采用 winQTLCart2.5^[19] 软件的复合区间作图法进行 QTL 定位。QTL 作用方式依据 Stuber 等^[20] 提出的判别标准。

2 结果与分析

2.1 连锁图谱的构建

以掖 478 \times 丹 340 的 500 个 F_2 单株为作图群体,用 150 对在双亲间具有多态性的 SSR 引物对 F_2 群体作基因型分析。对 151 个 SSR 标记位点进行连锁分析(phi092 标记有 2 个等位基因),共分成 10 个连锁群,有 1 个标记(phi126)未归入连锁群。用 149 对 SSR 标记构建了一个含有 150 个位点的连锁图谱,覆盖玉米基因组的 85%Bin 区域,图谱总长为 1 478.7cM,标记平均间距 10.0 cM(图 1),10 条染色体上标记平均间距在 8.3~12.6 cM 之间。图谱存在 6 个间隙稍大的标记区间(大于 30 cM),分别是第 3 染色体 umc1394 – bnlgl1523、bnlg1523 – phi374118、umc1844 – bnlgl1754,第 7 染色体 bnlgl2259 – phi082,第 8 染色体 umc1359 – bnlgl2037 和第 9 染色体 umc1519 – phi236654。大多数标记的位置与其在 IBM2005 上的位置一致,不过在本研究中 phi042(Bin9.04)定位在 3.09, phi088 (Bin3.08)定位在 3.01, phi438301(Bin4.05)定位在 4.07, phi323152(Bin10.05)定位在 10.07。另外, phi092 在该群体中检测到 2 个等位基因, phi092a 定位在 2.04~2.05 之间, phi092b 在 4.08 区域。这些标记经过重复实验结果检验,因此这些差异可能是由于材料的不同或基因型变异造成的。

2.2 表型资料的统计

对 5 个环境下 $F_{2:3}$ 家系的株高和穗位高进行方差分析,表明两个性状在家系内不同基因型间存在显著差异,因此,这些性状适宜用作 QTL 分析。各环境下的株高和穗位高有一定的差异,河南的田间表现普遍低于新疆和北京,北京和河南的年际间差异较小(表 1)。两个亲本的株高和穗位高差异很大, $F_{2:3}$ 家系中均发生超亲分离。各环境下株高和穗位高的变异系数无明显差异,穗位高的变异明显大于株高。偏度和峰度值均介于 -1 和 1 之间,符合正态分布。株高和穗位高之间呈极显著的中度正相关,5 点的相关系数分别为 0.76、0.75、0.72、0.72 和 0.75。环境间相关分析表明(表 2),两个性状在各年份间和各环境间的相关均达到极显著的高度正相关。

2.3 QTL 定位

采用复合区间作图法对株高(以 ph 加序号表示不同株高 QIL)和穗位高(以 eh 加序号表示)进行联合 QTL 定位(表 3)。共检测到 21 个株高有关的 QTL,分别

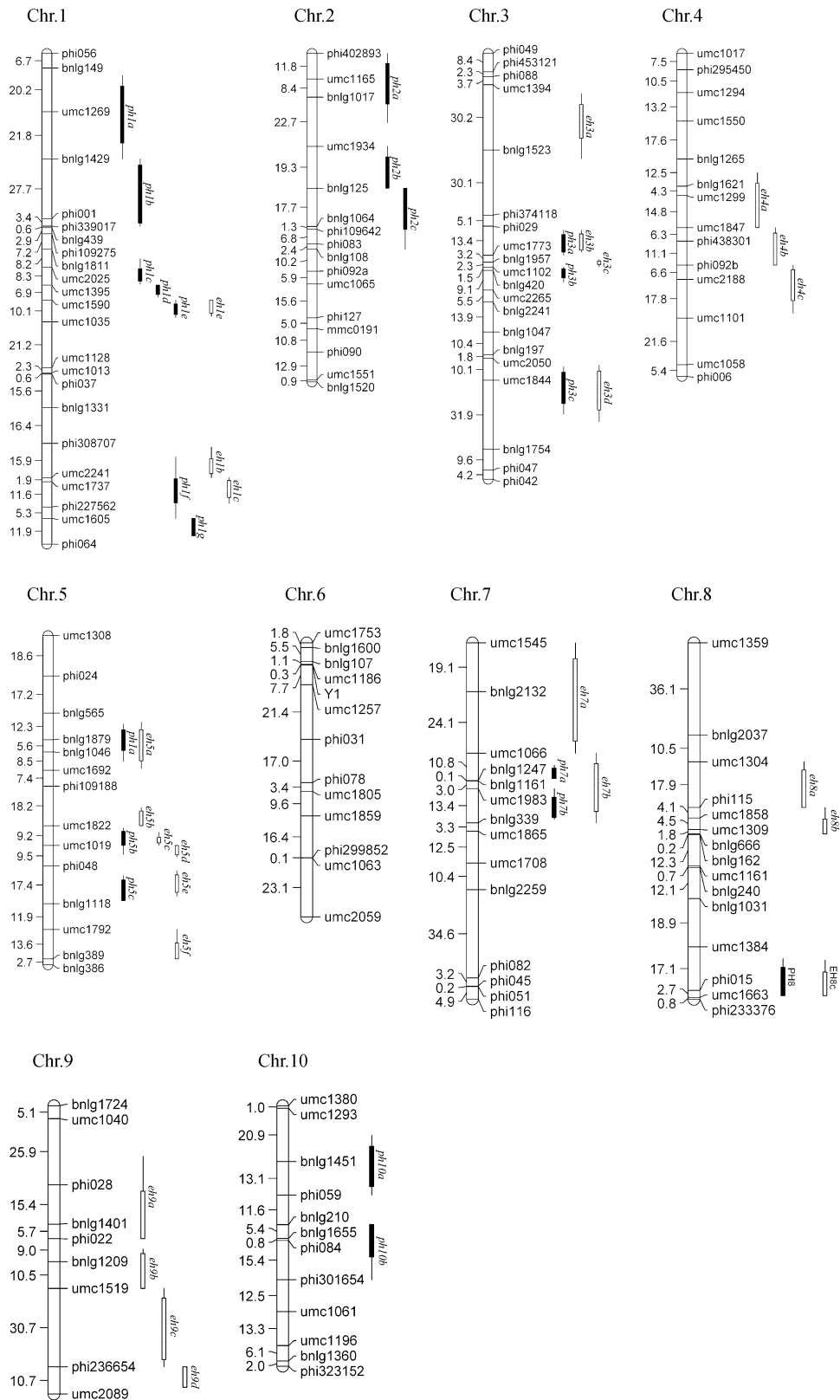


图 1 玉米株高和穗位高有关的 QTL 在分子图谱上的位置

Fig. 1 QTL position for plant height (PH) and ear position (EH) in maize genetic map

表 1 不同环境下株高和穗位高的表型值和变异

Table 1 Estimates of phenotypic value and variation for plant height and ear position under five environments

性状 ^a Trait	环境 ^b Environment	掖 478 Ye478	丹 340 Dan340	F ₁	F _{2:3} 群体 F _{2:3} population				
					均值 ^c Means	变异范围 Range	变异系数 CV%	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
PH	E1	154.46	179.77	217.99	186.94±0.86	128.51–232.85	9.2	–0.18	–0.12
	E2	157.26	191.63	213.68	194.73±0.83	152.42–258.22	8.53	0.08	0.11
	E3	140.38	164.91	192.51	167.07±0.74	132.91–208.93	8.81	0.16	–0.23
	E4	138.64	162.49	184.75	163.18±0.68	129.00–199.22	8.29	–0.01	–0.23
	E5	156.9	210.81	214.03	192.36±0.83	146.67–245.55	8.58	–0.12	–0.21
EH	E1	70.23	91.34	103.08	83.85±0.54	56.56–116.80	12.89	0.17	–0.48
	E2	69.98	92.77	85.57	82.58±0.53	57.57–114.50	12.9	0.14	–0.32
	E3	59.91	80.76	78.89	68.09±0.43	46.03–97.59	12.7	0.26	–0.22
	E4	63.25	75.35	80.65	70.92±0.41	50.42–95.46	11.39	0.24	–0.14
	E5	78.65	109.03	96.37	91.46±0.56	66.25–121.11	12.29	0.16	–0.41

注: ^a PH 表示株高, EH 表示穗位高; ^b E1、E2、E3、E4 和 E5 分别代表北京 06、北京 07、河南 06、河南 07 和新疆; ^c 均值后面为标准误。(以下表同)

Notes: ^a PH: Plant height, EH: Ear position; ^b E1: Beijing in 2006, E2: Beijing in 2007, E3: Henan in 2006, E4: Henan in 2007 and E5: Xinjiang in 2006; ^c Standard errors are attached behind the means.

表 2 株高和穗位高的环境间简单相关

Table 2 Pearson correlation coefficients among environments for plant height and ear position

环境 Environment	E1	E2	E3	E4	E5
E1		0.83 ^{**a}	0.87 ^{**a}	0.79 ^{**a}	0.85 ^{**a}
E2	0.82 ^{**b}		0.77 ^{**a}	0.84 ^{**a}	0.78 ^{**a}
E3	0.87 ^{**b}	0.8 ^{**b}		0.77 ^{**a}	0.79 ^{**a}
E4	0.79 ^{**b}	0.83 ^{**b}	0.81 ^{**b}		0.73 ^{**a}
E5	0.84 ^{**b}	0.79 ^{**b}	0.8 ^{**b}	0.73 ^{**b}	

注: ^a 对角线以上三角形为穗位高的环境间相关; ^b 对角线以下三角形为株高的环境间相关; ^{**} 表示极显著。

Notes: ^a Relation coefficients among environments for ear height in the upper triangle; ^b Relation coefficients among environments for plant height in the lower triangle; ^{**} Significant at the 0.01 probability level.

位于第 1、2、3、5、7、8 和 10 染色体, 以第 1、2、3 和 5 染色体居多, 单个 QTL 所解释的表型变异在 0.8%~14.9%。在第 1、3 和 5 染色体覆盖区域较大, 表明存在较多的 QTL。两个染色体区域的 QTL 所解释的贡献率较大, 即 Bin1.05 – 1.06(umc2025 – umc1035) 区域的 *ph1c*、*ph1d* 和 *ph1e* 及 Bin5.05 – 5.07(umc1822 – bnlgl1118) 区域的 *ph5b* 和 *ph5c*, 平均贡献率分别为 12.2% 和 14.9%。从作用方式来看, QTL 的加性效应绝对值除 *ph1b*、*ph2b* 和 *ph2c* 外均显著大于显性效应绝对值。根据 Stuber 等^[20] QTL 作用方式的判别标准, 6 个 QTL 表现加性效应, 平均贡献率 7.9%, 12 个部分显性效应, 平均贡献率 6.3%, 1 个完全显性效应, 贡献率 0.8%, 2 个超显性效应, 平均贡献率 1.2%。可见加性和部分显性效应是影响株高的最主

要的基因作用方式。

检测到 25 个与穗位高有关的 QTL, 分布于第 1、3、4、5、7、8 和 9 染色体。以第 3、5 和 9 染色体居多, 单个 QTL 所解释的表型变异在 0.2%~23.7%。两个染色体区域的 QTL 所解释的贡献率较大, Bin3.04 – 3.05(phi029 – umc1102) 区域的 *eh3b* 和 *eh3c*, 贡献率平均为 10.2%, Bin5.03 – 5.07(phi109188 – bnlgl1118) 区域的 *eh5b*、*eh5c*、*eh5d* 和 *eh5e* 平均贡献率达到 22.8%。从作用方式来看, 除 *eh3a* 和 *eh7a* 外, QTL 的加性效应绝对值均大于显性效应绝对值, 12 个 QTL 表现加性效应, 平均贡献率 9.5%, 10 个部分显性效应, 平均贡献率 7.0%, 1 个完全显性效应, 贡献率 1.3%。2 个超显性效应, 贡献率 0.6%。说明加性和部分显性效应对穗位高的遗传也起主要作用。

表 3 不同环境条件下玉米株高和穗位高 QTL 的联合定位及遗传参数

Table 3 Chromosomal location, effects and types of individual gene action of QTLs for plant height(PH) and ear position(EH) in maize under five environments

QTL ^a	临近区间 Marker interval	位置 Location (cM)	LOD	加性 A	显性 D	显性加性互作 D/A	作用方式 ^b Gene action	R ² (%)
株高 PH								
<i>ph1a</i>	bnlg149 – bnlg1429	26.71	3.94	3.17	–0.14	0.04	A	2.35
<i>ph1b</i>	bnlg1429 – phi339017	66.71	3.29	2.06	2.18	1.06	D	0.79
<i>ph1c</i>	umc2025 – umc1395	102.71	18.06	7.78	–1.75	0.23	PD	12.46
<i>ph1d</i>	umc1395 – umc1590	109.01	16.23	7.77	–2.49	0.32	PD	12.10
<i>ph1e</i>	umc1590 – umc1035	117.91	14.27	7.73	–2.08	0.27	PD	12.02
<i>ph1f</i>	umc2241 – phi22756 2	199.91	4.62	–3.88	–0.09	0.02	A	3.27
<i>ph1g</i>	umc1605 – phi064	220.81	3.32	–4.25	1.34	0.31	PD	3.67
<i>ph2a</i>	umc1165 – bnlg1017	13.81	4.34	–3.89	1.19	0.31	PD	3.55
<i>ph2b</i>	umc1934 – bnlg125	56.91	2.62	–2.41	4.60	1.91	OD	1.38
<i>ph2c</i>	bnlg125 – phi109642	70.21	2.72	–2.14	4.97	2.32	OD	1.08
<i>ph3a</i>	phi029 – umc1773	87.81	9.31	4.22	2.80	0.66	PD	3.87
<i>ph3b</i>	umc1102 – umc2265	100.21	12.15	4.11	2.49	0.60	PD	3.91
<i>ph3c</i>	umc2050 – bnlg1754	151.01	4.44	–3.07	–1.38	0.45	PD	2.04
<i>ph5a</i>	bnlg565 – bnlg1046	48.11	5.90	–5.09	1.08	0.21	PD	4.72
<i>ph5b</i>	umc1822 – umc1019	93.81	18.07	–8.51	0.30	0.04	A	14.93
<i>ph5c</i>	phi048 – bnlg1118	116.51	15.27	–8.39	1.32	0.16	A	14.90
<i>ph7a</i>	umc1066 – bnlg1247	49.21	7.37	–5.91	0.57	0.10	A	7.72
<i>ph7b</i>	umc1983 – bnlg339	63.11	7.28	–6.40	1.70	0.27	PD	8.99
<i>ph8</i>	umc1384 – umc1663	135.11	8.15	–4.07	–0.76	0.19	A	4.01
<i>ph10a</i>	bnlg1451 – phi059	25.91	4.67	–4.60	2.62	0.57	PD	4.86
<i>ph10b</i>	bnlg210 – phi084	50.61	3.32	–3.64	1.97	0.54	PD	3.04
穗位高 EH								
<i>eh1a</i>	umc1590 – umc1035	115.91	13.25	4.35	–1.09	0.25	PD	9.34
<i>eh1b</i>	phi308707 – umc2241	188.11	7.43	–3.10	–0.46	0.15	A	5.45
<i>eh1c</i>	umc1737 – phi227562	199.91	7.67	–3.15	–0.33	0.10	A	5.44
<i>eh3a</i>	umc1394 – bnlg1523	30.41	4.28	–0.68	4.54	6.72	OD	0.24
<i>eh3b</i>	phi029 – umc1773	87.81	14.03	4.16	0.81	0.19	A	9.60
<i>eh3c</i>	umc1773 – umc1102	96.41	16.67	4.38	–0.17	0.04	A	10.75
<i>eh3d</i>	umc2050 – bnlg1754	151.01	4.32	–1.55	–1.27	0.82	D	1.32
<i>eh4a</i>	bnlg1621 – umc1847	71.61	4.25	–2.30	–0.09	0.04	A	3.01
<i>eh4b</i>	umc1847 – phi092-b	92.71	4.95	–2.94	0.55	0.19	A	4.13
<i>eh4c</i>	phi092-b – umc1101	103.81	5.43	–2.37	–0.54	0.23	PD	2.68
<i>eh5a</i>	bnlg565 – umc1692	50.11	3.74	–2.69	0.78	0.29	PD	3.31
<i>eh5b</i>	phi109188 – umc1822	83.61	23.33	–6.72	–0.14	0.02	A	23.72
<i>eh5c</i>	umc1822 – umc1019	93.81	26.88	–6.55	–0.17	0.03	A	22.38
<i>eh5d</i>	umc1019 – phi048	99.01	26.07	–6.51	0.11	0.02	A	22.09
<i>eh5e</i>	phi048 – bnlg1118	114.51	20.53	–6.55	1.57	0.24	PD	23.13
<i>eh5f</i>	umc1792 – bnlg389	143.81	5.75	–3.30	1.92	0.58	PD	5.93
<i>eh7a</i>	bnlg2132 – umc1066	27.11	2.93	–1.27	–1.71	1.35	OD	0.94
<i>eh7b</i>	umc1066 – bnlg339	54.01	2.68	–1.37	–0.86	0.63	PD	1.08
<i>eh8a</i>	umc1304 – phi115	56.61	8.37	–4.19	2.30	0.55	PD	9.74
<i>eh8b</i>	umc1858 – bnlg666	70.61	9.57	–3.97	2.00	0.50	PD	8.87
<i>eh8c</i>	umc1384 – umc1663	136.21	3.48	–2.06	0.72	0.35	PD	2.59
<i>eh9a</i>	phi028 – phi022	48.41	3.06	1.94	–0.36	0.18	A	2.24
<i>eh9b</i>	phi022 – umc1519	63.11	4.78	1.95	0.38	0.19	A	2.22
<i>eh9c</i>	umc1519 – phi236654	87.61	5.30	2.30	0.84	0.37	PD	3.16
<i>eh9d</i>	phi236654 – umc2089	106.31	4.37	2.25	–0.21	0.09	A	3.00

注: ^a QTL 名称用性状的英文缩写加上所在染色体的编号表示; 字母 a, b, c...表示位于同一染色体上不同的 QTL; ^b A 为加性效应, PD 为部分显性效应, D 为显性效应, OD 为超显性效应。R²(%): 贡献率。

Notes: ^a QTLs were named after the abbreviation of the first letter of the name of the traits with a number indicating the located chromosomes. The following numbers a, b, c indicate the QTL for the same trait on same chromosome but different at different locus. ^b A: Additive; PD: Partial dominance; D: Dominance; OD: Overdominance. R²(%): Phenotypic variation.

应用混合线性模型的复合区间作图法,即利用 QTLnetwork2.0^[21]软件,结合不同环境下的表型数据进行 QTL 与环境互作分析,株高在检测到的 16 个 QTL 中有 3 个与环境发生互作,互作的 QTL 位于第 5、7 和 9 染色体上,贡献率在 0.72%~6.77%。其中在第 5 染色体的 umc1019 - phi048 区域,在 07 北京和 07 河南表达出较大的效应,其贡献率分别为 6.77%和 6.63%,在第 7 染色体的 umc1066 - bnlgl1247 区域,在 07 北京表达出较大的效应,其贡献率为 6.13%。穗位高在检测到的 17 个 QTL 中有 5 个与环境发生互作,互作的 QTL 位于第 1、3、5、8 和 9 染色体上,贡献率在 2.59%~11.04%。其中在第 3 染色体的 bnlgl1957 - umc1102 区域,在 06 北京表达出较大的效应,其贡献率为 10.06%,在第 5 染色体的 umc1822 - umc1019 区域,在 07 北京和 07 河南表达出较大的效应,其贡献率分别为 11.04%和 11.03%,在第 9 染色体的 umc1519 - phi236654 区域,在 07 北京和 06 河南表达出较大的效应,其贡献率分别为 6.40%和 6.69%。说明 QTL 与环境存在一定的互作关系。

3 讨论

3.1 株高和穗位高 QTL 定位研究的比较

国内外很多研究者对玉米株高和穗位高 QTL 定位进行了研究,定位的 QTL 数目及所在的染色体及染色体区段有所不同。Zhang 等^[9]用 200 个 R15×掖 478 的 F_{2:4} 群体,在两个环境下对株高和穗位高分别检测到 9 个和 5 个 QTL,在第 3 染色体上检测到 1 个共同的株高 QTL,穗位高在第 4 染色体上检测到 3 个共同的 QTL。Tang 等^[22]在第 3 染色体上检测到 1 个共同的株高 QTL,穗位高在第 5 染色体上检测到 2 个共同的 QTL。Milena 等^[10]在第 1、3 和 5 染色体上检测到 5 个共同的株高 QTL,穗位高在第 3、7 和 9 染色体上检测到 3 个共同的 QTL。Sibov 等^[11]在第 1 和 2 染色体上检测到 2 个共同的株高 QTL,穗位高在第 7 和 9 染色体上检测到 3 个共同的 QTL。Lu 等^[12]将株高定位在 1、3、4、7、8 和 9 染色体。严建兵等^[13]将株高 QTL 定位于第 1、3、5、8 和 9 等染色体。汤华等^[14]将穗位高的 QTL 定位于第 1、2、3 和 5 染色体,兰进好等^[15]将穗位高的 QTL 定位于第 1、5、6、8 和 10 等染色体,杨俊品等^[16]将株高定位于第 2、5、6、7 和 9 染色体,将穗位高定位于 1、2、3、6、和 7 染色体。因此,总结前人

的研究结果表明,株高与穗位高的 QTL 定位结果不尽相同,说明株高与穗位 QTL 非常复杂,不同研究者定位群体亲本间所含 QTL 位点差异不尽一致。群体大小是影响检测灵敏度的一个重要因素。Schön 等^[23]利用一个超大群体(976 个 F₅ 玉米测交家系)对群体含量在 QTL 检测中的效应做了充分研究。对于较小的作图群体,只有小部分 QTL 会被检测出来,检测出的 QTL 效应会被高估,置信区间较宽。Hyne 等^[24]也认为一般由于小群体的缘故其置信区间可能发生移动或者增大。就目前来说,作图群体一般在 250 以下。本研究利用相对较大的定位群体,达到 397 个家系,因此检测的分辨率略高,分别检测到 21 和 25 个 QTL,检测到的 QTL 的个数高于其他研究。但同时本研究者检测到 QTL 的染色体分布也相对较为集中,第 4、6 和 9 染色体未检测到株高 QTL,在第 2、6 和 10 染色体未检测到穗位高 QTL。本研究在两年五个环境下检测,环境布点试验较多,具备很好的环境效应以及基因型与环境互作效应的分析条件。但目前只提供了多环境表型数据,有待完善两年五点的数据,以提供更为可靠的分析。

3.2 株高和穗位高 QTL 定位结果的比较

分别对单点单个环境、一点两年、一年多点 and 联合定位结果进行了比较分析。

株高在第 1 染色体的 umc2025 - umc1590 和 umc1590 - umc1035、第 5 染色体的 phi048 - bnlgl118 以及第 8 染色体的 umc1384 - umc1663 在五点和联合定位都检测到。在第 3 染色体的 umc1773 - bnlgl1102 在北京和河南两年均检测到,而在新疆和联合定位未检测到。单点两年的比较:北京点还在第 1 染色体的 bnlgl1811 - umc2025 和第 5 染色体的 bnlgl565 - bnlgl1046 两年都检测到;河南点还在第 3 染色体的 phi029 - umc1773、第 5 染色体的 umc1822 - umc1019 和第 7 染色体的 umc1983 - bnlgl339 两年都检测到。一年多点比较:06 年还在第 5 染色体的 bnlgl565 - bnlgl1046 都检测到,而 07 还在第 3 染色体的 phi029 - umc1773 和 umc2025 - bnlgl1754 以及第 5 染色体的 umc1822 - umc1019 都检测到。

穗位高在第 1 染色体的 umc2241 - phi227562、第 3 染色体的 phi029 - umc1773 和 umc1773 - umc1102 以及第 5 染色体的 phi109188 - umc1822 和 umc1822 - umc1019 在 5 点和联合定位都检测到。在第 1 染色体的 umc1395 - umc1590 在北京和河南两年均检测到,而在新疆和联合定位未检测到。单点两年的比较:北

京点还在第 1 染色体的 phi308707-umc2241、第 4 染色体的 phi092b-umc1101、第 5 染色体的 bnlgl118-umc1792、第 6 染色体的 phi031-umc1805 以及第 8 染色体的 umc1304-phi115、umc1858 -umc1309 和 umc1384-umc1663 都检测到; 河南点还在第 3 染色体的 umc1394-bnlgl1523、第 5 染色体的 umc1019-phi048 和 umc1019-bnlgl1118 以及第 8 染色体的 bnlgl666 -umc1161 都检测到。一年多点比较: 06 年还在第 4 染色体的 phi092b-umc1101、第 8 染色体的 umc1384-umc1663 以及第 9 染色体的 bnlgl209 -umc1519 和 umc1519-phi236654 都检测到, 而 07 年还在第 1 染色体的 phi308707-umc2241 和第 8 染色体的 umc1304-phi115 都检测到。

3.3 株高和穗位高主效 QTL 的比较

本研究定位的株高 QTL 有两个区域的贡献率较大, Bin1.04-1.06(umc2025-umc1035)区域的 *ph1b*、*ph1c* 和 *ph1d* 及 Bin5.05-5.07(umc1822-bnlgl1118)区域的 *ph5b* 和 *ph5c*, 平均贡献率分别为 12.2%和 14.4%, 表明在这些区域可能存在 2 个以上的主效 QTL。而这些区域也在前人的结果中得到证实^[6, 11, 25-27]。值得注意的是在本研究中第 5 染色体上检测到的 QTL 很多, 且解释的贡献率较大, 说明这是控制株高的重要区域。曹永国等^[25]在 5.06 定位了一个矮生主效 QTL(*ph3*), Tang 等^[22]、张志明等^[28]和杨俊品^[16]也分别在 5.05、5.05 和 5.06 区域定位了株高 QTL。曹永国和杨俊品的研究中都利用了矮秆亲本沈 5003, 张志明和本研究则使用掖 478 作为亲本之一, 掖 478 是由 U8112×沈 5003 选育而成, 利用了沈 5003 的矮秆性状, 定位结果也得到了验证。同时, 穗位高在两个染色体区域的 QTL 所解释的贡献率较大, 即 Bin3.04-3.05(phi029-umc1102)区域的 *eh3b* 和 *eh3c*, 解释的贡献率平均为 11.6%, Bin5.05-5.07(phi109188-bnlgl1118)区域的 *eh5b*、*eh5c*、*eh5d* 和 *eh5e* 平均贡献率达到 20.7%。这些区域也同样存在前人定位的 QTL^[6, 16, 28-31]。而且, 值得注意的是, 本研究在第 5 染色体上检测到很多贡献率较大的 QTL。综上所述, 第 5 染色体的 Bin5.05 - 5.07 (umc1822 - bnlgl1118)区域可能存在控制玉米株高和穗位高的主效 QTL。

3.4 株高和穗位高的遗传效应分析

研究表明株高和穗位高的作用方式主要为加

性和部分显性效应, 而显性和超显性效应相对很少。前人研究也表明加性和部分显性效应起重要作用, 但同时超显性效应也占较大的比重(表 4)。除表中列出的之外, 还有研究者的结果也显示超显性效应是较为重要的作用方式^[9, 11]。通过比较我们及前人的研究结果, 发现 QTL 作用方式的评价结果与群体大小存在一定关系。一些研究表明, 超显性所占比例较大, 其贡献率也较大, 但群体规模却相对较小, 通常在 100~250 之间。Doerge^[32]认为定位一个 QTL 的能力受重组效应的限制, 观察到的重组事件概率随着样本容量的降低而降低。很可能是由于增大群体导致重组事件增加, 一些紧密连锁位点之间的连锁不平衡被打破, 导致检测的 QTL 数目增加和显性水平下降。Graham 等^[33]以玉米自交系 B73 和 Mo17 的杂交组合为材料进行 QTL 精细作图分析, 结果表明 Stuber 等^[34]在第 5 染色体上定位的表现超显性的产量主效 QTL, 实际上至少由两个较小的 QTL 组成, 这两个 QTL 都表现为显性效应。因此, 表面上看像是一个超显性位点, 实际上可以分解为两个相斥相连锁的显性位点。此外, 这种超显性效应偏高的现象可能是由于研究者所用的群体小、田间环境少及研究材料等原因所致。Beavis^[35]模拟研究发现小群体不仅导致 QTL 作图功效下降, 而且还会过高地估计 QTL 的效应, 小作图群体还造成对 QTL 位置的估计也有较大的偏差。因此我们的研究结果显示株高和穗位高的主要作用方式是加性和部分显性效应, 这强化了以上研究者的普遍结论, 同时也与育种实践相吻合。

3.5 遗传育种上的应用

通过对比不同研究者的分析结果发现, 大群体所显示的基因加性和部分显性效应的比重很大, 而小群体里超显性效应的比重则较大, 说明群体大小对分析结果有很大的影响, 尤其是对于数量性状。这不仅影响 QTL 定位的可靠性, 而且影响 QTL 的可靠性和实用性。因此从育种实用的角度出发, 应审慎地对待 QTL 的超显性效应。同时, 在育种中我们也应该重视群体大小对遗传效应分析的影响, 并以此作为对选择响应分析的依据之一。育种实践中对于特定的育种目标, 要求基础群体不仅平均水平高, 还要有丰富的遗传变异。由于只有基因的加性效应和基因间加性类型的互作效应(如果存在的话)才能

表 4 较小群体的株高和穗位高 QTL 作用方式比较

Table 4 Comparision of QTL gene action for plant height and ear height in smaller population

参考文献 Reference	A ^a	PD ^a	D ^a	OD ^a	群体类型 Population	大小 Size (bp)
株高 PH						
[25]	2(20.55)	1(17.9)	0	2(45.2)	铁 7922×沈 5003	106
[29]	1(39.5)	0	1(17.0)	3(8.16)	Mo17×H99	150
[16]	1(26.5)	2(22.1)	0	2(10.6)	(综 3×P138)F _{2:3}	166
[36]	0	3(18.2)	2(23.1)	1(19.6)	A188×91 黄 15	139
[15]	4(12.74)	0	0	4(4.3)	Mo17×H 黄早四	184
	1(12.9)	1(19.4)	3(18.3)	1(24.9)	H21×Mo17	120
	1(17.0)	0	0	4(19.65)	自 330×K36	114
[37]	0	3(9.7)	1(14.9)	3(11.36)	B73×L050	180
[30]	1(2.07)	1(6.03)	1(3.89)	3(4.72)	L-20-01F×L-02-03D	256
[28]	1(7.00)	4(8.35)	0	3(10.26)	R15×掖 478	229
穗位高 EH						
[30]	2(7.75)	4(5.54)	1(1.47)	2(3.58)	L-20-01F×L-02-03D	256
	0	2(12.75)	1(8.8)	1(15.6)	自 330×K36	114
[37]	2(13.4)	2(13.95)	1(13.3)	3(9.37)	B73×L050	180
[36]	1(12.9)	1(29.9)	0	0	A188×91 黄 15	139
[15]	5(6.17)	0	1(4.76)	2(4.77)	Mo17×H 黄早四	184
[16]	1(41.4)	3(15.13)	0	1(18.4)	综 3×P138 F _{2:3}	166
[28]	0	2(10.55)	0	1(12.15)	R15×掖 478	229

注: ^a QTL 的作用方式个数, () 内数字为平均贡献率; A 为加性效应, PD 为部分显性效应, D 为显性效应, OD 为超显性效应。

Notes: ^a Number of QTL gene effects, the numbers in brackets were average contribution; A: Additive; PD: Partial dominance; D: Dominance; OD: Overdominance.

被选择所固定, 而个体的育种值就是他所携带的全部基因的该类效应的总和。所以要提高选择响应, 群体内加性遗传方差一定要大, 这样选择潜力才愈大。Falconer 等^[38]也认为综合选择预期响应与家系容量有关。因此, 在大群体里进行选择才能获得较大的响应, 而小群体内的选择响应将较小而且趋于不确定。总之, 影响株高这类复杂性状的 QTL 因素有很多, 主要包括控制性状的 QTL 遗传性质、环境效应、群体大小和试验误差等。育种过程中针对此类性状的遗传改良与选择也非常困难, 本研究鉴定的 QTL 位点及其邻近的标记有可能为株高性状的选择提供一个新的手段。

参考文献(References):

- [1] XU Qing-Zhang, WANG Qing-Cheng, NIU Yu-Zhen, WANG Zhong-Xiao, ZHANG Jun. Studies on relationship between plant type and canopy photosynthesis in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21(4): 492–496.
徐庆章, 王庆成, 牛玉贞, 王忠孝, 张军. 玉米株型与群体光合作用的关系研究. *作物学报*, 1995, 21(4): 492–496.
- [2] Mock JJ, Pearce RB. An ideotype of maize. *Euphytica*, 1975, 24(3): 613–623. [\[DOI\]](#)
- [3] Duvick DN. Genetic Contributions to Yield Gains of US. Hybrid Maize: Genetic Contributions to Yield Gains of Five Major Crop Plants. Crop Science Society of America (CSSA), Madison, Wisconsin, 1984.
- [4] Duvick DN, Cassman KG. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North-Central United States. *Crop Sci*, 1999, 39(6): 1622–1630.
- [5] LI Deng-Hai, ZHANG Yong-Hui, ZHAI Yan-Ju. Effect of plant-type on maize breeding for higher yields: I. The role of plant-type in increasing yields. *Shandong Agricultural Sciences*, 1992, (3): 4–8.
李登海, 张永慧, 翟廷举. 玉米株型在高产育种中的作用: I. 株型的增产效果. *山东农业科学*, 1992, (3): 4–8.
- [6] Beavis WD, Grant D, Albertsen M, Fincher R. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci. *Theor Appl Genet*, 1991, 83: 141–145. [\[DOI\]](#)
- [7] Veldboom LR, Lee M. Genetic mapping of quantitative

- trait loci in maize in stress and nonstress environments: II. Plant height and flowering. *Crop Sci*, 1996, 36: 1320–1327.
- [8] Khairallah MM, Bohn M, Jiang C, Deutsch JA, Jewell DC, Mihm JA, Melchinger AE, González-de-León D, Hoisington DA. Molecular mapping of QTL for southwestern corn borer resistance, plant height and flowering in tropical maize. *Plant Breed*, 1998, 117: 309–318.
- [9] Zhang ZM, Zhao MJ, Ding HP, Rong TZ, Pan GT. Quantitative trait loci analysis of plant height and ear height in maize (*Zea mays* L.). *Russian J Genet*, 2006, 42 (3): 306–310. [\[DOI\]](#)
- [10] Milena L, Souza C, Bento D, Souza A, Carlini-Gracia L. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. *Mol Breed*, 2006, 17: 227–239. [\[DOI\]](#)
- [11] Sibov ST, Souza Júnior CL, Garcia AAF, Silva AR, Garcia AF, Mangolin CA, Benchimol LL, Souza AP. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 2. Quantitative trait loci (QTL) for grain yield, plant height ear height and grain moisture. *Hereditas* (Lund), 139 (2): 107–115. [\[DOI\]](#)
- [12] Lu H, Romero-Severson J, Bernardo R. Genetic basis of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 494–502.
- [13] YAN Jian-Bing, TANG Hua, HUANG Yi-Qin, SHI Yong-Gang, LI Jian-Sheng, ZHENG Yong-Lian. QTL mapping for developmental behavior for plant height in maize. *Chin Sci Bull*, 2003, 48(18): 1959–1964.
严建兵, 汤华, 黄益勤, 石永刚, 李建生, 郑用琰. 不同发育时期玉米株高 QTL 的动态分析. *科学通报*, 2003, 48(18): 1959–1964.
- [14] TANG Hua, YAN Jian-Bing, HUANG Yi-Qin, ZHENG Yong-Lian, LI Jian-Sheng. QTL mapping of five agronomic traits in maize. *Acta Genetica Sinica*, 2005, 32 (2): 203–209.
汤华, 严建兵, 黄益勤, 郑用琰, 李建生. 玉米 5 个农艺性状的 QTL 定位. *遗传学报*, 2005, 32 (2): 203–209.
- [15] LAN Jin-Hao, CHU Dong. Study on the genetic basis of plant height and ear height in maize (*Zea mays* L.) by QTL dissection. *Hereditas(Beijing)*, 2005, 27(6): 925–934.
兰进好, 褚栋. 玉米株高和穗位高遗传基础的 QTL 剖析. *遗传*, 2005, 27(6): 925–934.
- [16] YANG Jun-Pin, RONG Ting-Zhao, XIANG Dao-Quan, TANG Hai-Tao, HUANG Lie-Jian, DAI Jing-Run. QTL mapping of quantitative traits of maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(2): 188–196.
杨俊品, 荣廷昭, 向道权, 唐海涛, 黄烈健, 戴景瑞. 玉米数量性状基因定位. *作物学报*, 2005, 31(2): 188–196.
- [17] LU Ming, ZHOU Fang, XIE Chuan-Xiao, LI Ming-Shun, XU Yun-Bi, Warburton M, ZHANG Shi-Huang. Construction of a SSR linkage map and mapping of quantitative trait loci (QTL) for leaf angle and leaf orientation with an elite maize hybrid. *Hereditas(Beijing)*, 2007, 29(9): 1131–1138.
路明, 周芳, 谢传晓, 李明顺, 徐云碧, Marilyn Warburton, 张世煌. 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*, 2007, 29(9): 1131–1138.
- [18] SAS Institute. 2001 SAS/STAT user's guide v6.03. SAS Institute. Cary, N.C.
- [19] Wang S, Basten CJ, Zeng ZB. Windows QTL Cartographer 2.5 Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. (http://statgen.ncsu.edu/qtl_cart/WQTLCart.htm), 2006.
- [20] Stuber CW, Edwards MD, Wendel JF. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci*, 1987, 27: 639–648.
- [21] Yang J, Hu CC, Ye XZ, Zhu J. QTLNetwork 2.0. Institute of Bioinformatics, Zhejiang University, Hangzhou, China. 2005. <http://ibi.zju.edu.cn/software/qtlnetwork>.
- [22] Tang JH, Teng WT, Yan JB, Ma XQ, Meng YJ, Dai JR, Li JS. Genetic dissection of plant height by molecular markers using a population of recombinant inbred lines in maize. *Euphytica*, 2006, 155(1-2): 117–124.
- [23] Schön CC, Utz HF, Groh S, Truberg B, Openshaw S, Melchinger AE. QTL mapping based on resampling in a vast maize testcross experiment and its relevance to quantitative genetics for complex traits. *Genetics*, 2004, 167: 485–498. [\[DOI\]](#)
- [24] Hyne V, Kearsey MJ, Pike DJ. QTL analysis: unreliability and bias in estimation procedures. *Mol Breed*, 1995, 1: 273–282. [\[DOI\]](#)
- [25] CAO Yong-Guo, WANG Guo-Ying, WANG Shou-Cai, WEI Yan-Ling, LU Jiang, XIE You-Ju, DAI Jing-Rui. Construction of maize RFLP linkage map and identification of QTL for dwarf genes. *Chin Sci Bull*, 1999, 44(20): 2178–2182.

- 曹永国, 王国英, 王守才, 魏艳玲, 卢江, 谢友菊, 戴景瑞. 玉米 RFLP 遗传图谱的构建及矮生基因定位. 科学通报, 1999, 44(20): 2178–2182.
- [26] Melchinger AE, Utz HF, Schön CC. Quantitative trait locus (QTL) mapping using different testers and independent population samples in maize reveals low power of QTL detection and large bias in estimates of QTL effects. *Genetics*, 1998, 149: 383–403.
- [27] Chris CC, Melchinger AE, Boppenmaier J, Brunllaus-Jung E, Herrmann RG, Seitzer JF. RFLP mapping in maize: quantitative trait loci affecting testcross performance of elite European flint lines. *Crop Sci*, 1994, 34: 378–389.
- [28] ZHANG Zhi-Ming, ZHAO Mao-Jun, RONG Ting-Zhao, PAN Guang-Tang. SSR linkage map construction and QTL identification for plant height and ear height in maize (*Zea mays* L.) *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33 (2): 341–344. 张志明, 赵茂俊, 荣廷昭, 潘光堂. 玉米 SSR 连锁图谱构建与株高及穗位高 QTL 定位. 作物学报, 2007, 33 (2): 341–344.
- [29] Veldboom LR, Lee M. Molecular-marker-facilitated studies of morphological traits in maize. II: Determination of QTLs for grain yield and yield components. *Theor Appl Genet*, 1994, 89(4): 451–458. [\[DOI\]](#)
- [30] Lima M, Souza C, Bento D, Souza A, Carlini-Garcia L. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize. *Mol Breed*, 2006, 17 (3): 227–239. [\[DOI\]](#)
- [31] Berke TG, Rocheford TR. Quantitative trait loci for flowering plant and ear height and kernel traits in maize. *Crop Sci*, 1995, 35(6): 1542–1549.
- [32] Doerge R. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nat Rev Genet*, 2002, 3: 43–52. [\[DOI\]](#)
- [33] Graham GI, Wolff DW, Stuber CW. Characterization of a yield quantitative trait locus on chromosome five of maize by fine mapping. *Crop Sci*, 1997, 37: 1601–1610.
- [34] Stuber CW, Lincoln SE, Wolff DW. Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics*, 1992, 132 (3): 823–839.
- [35] Beavis WD. The Power and Deceit of QTL Experiments: Lessons from Comparative QTL Studies. In: Wilkinson DB, ed. Proc 49th Annals of Corn and Sorghum Research Conference. ASTA, Washington, 1994, 250–266.
- [36] WU Jian-Wei, LIU Cheng, SHI Yun-Su, SONG Yan-Chun, ZHANG Gui-Yin, MA Zhi-Ying, WANG Tian-Yu, LI Yu. QTL analysis of plant height and ear height in maize under different water regimes. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2005, 6 (3): 266–271. 吴建伟, 刘成, 石云素, 宋燕春, 张桂寅, 马峙英, 王天宇, 黎裕. 不同水分条件下玉米株高和穗位高的 QTL 分析. 植物遗传资源学报, 2005, 6(3): 266–271.
- [37] YU Yong-Tao, ZHANG Ji-Min, SHI Yun-Su, SONG Yan-Chun, WANG Tian-Yu, LI Yu. QTL analysis for plant height and leaf angle by using different populations of maize. *Journal of Maize Sciences*, 2006, 14(2): 88–92. 于永涛, 张吉民, 石云素, 宋燕春, 王天宇, 黎裕. 利用不同群体对玉米株高和叶片夹角的 QTL 分析. 玉米科学, 2006, 14(2): 88–92.
- [38] Falconer DS, Markay TFC. Introduction to quantitative genetics. 4th edn. London: Longman, 1996.