

玉米穗行数 QTL 及其互作分析

李成璞, 白 苇, 翟立红, 陶勇生, 张祖新
(河北农业大学农学院, 保定 071000)

摘要:利用与穗行数有关的 5 个导入系及轮回亲本综 3 进行 Griffing IV 双列杂交发展分离群体, 结合 SSR 标记和田间表型鉴定, 分析玉米穗行数 QTL 及其相互作用。在导入系 × 综 3 所发展的 5 个 F₂ 群体中, 仅在一个群体中检测到 1 个穗行数 QTL, 所解释的表型变异为 10.68%。在导入系间杂交所发展的 F₂ 群体中检测到 9 个 QTLs, 分别位于第 1、3、8 染色体上, 所解释的表型变异在 4.53% ~ 6.52% 之间。另外, 检测到 2 对 QTL 间互作, 10 对 QTL 与未检测到 QTL 的导入片段间的互作, 单个 F₂ 群体中各类互作所解释的表型变异显著大于 QTL 所解释的表型变异。这些结果表明, 基因互作在玉米穗行数形成中起着重要的作用。

关键词:玉米 (*Zea mays* L.); 穗行数; 数量性状位点; 遗传效应; 上位性

Identifying and Interaction Assay of QTL for Row Number per Ear of Maize

LI Cheng-pu, BAI Wei, ZHAI Li-hong, TAO Yong-sheng, ZHANG Zu-xin
(College of Agronomy, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000)

Abstract: Five introgression lines (ILs) and Zong3 were selected to develop segregated populations by Griffing IV diallel crossing for identifying of QTL for row number per ear and assay of QTL interaction. The SSR markers were used to screen genotype of ILs and F₂ individual. In the five IL × Zong3 F₂ populations, only one QTL for row number per ear was detected, with 10.68% phenotypic variation. In populations derived from crossing among ILs, total of 9 QTLs were detected, on chromosome 1, 3 and 8, with 4.53% to 6.52% phenotypic variation. In addition, 2 pairs interactions between QTLs, 10 pairs interactions between QTLs and introgressed fragments without QTLs were detected. The sum of phenotypic variation explained by all of interaction pairs was significantly higher than that explained by QTLs in each of F₂ populations. These results indicated that epistasis plays an important role in genetic controlling of row number per ear in maize.

Key words: Maize (*Zea mays* L.); Row number per ear; Quantitative trait locus; Genetic effect; Epistasis

玉米产量性状为数量性状, 受多基因控制, 基因间存在着复杂的相互作用, 且基因的表达易受环境影响。穗行数是一个与产量相关的重要性状, 相对于其他复杂的数量性状而言, 穗行数表型数据的获得相对容易且准确, 是进行数量遗传学研究的理想模式性状之一。因此, 探明控制玉米穗行数 QTL 及其互作方式与效应, 对于阐明玉米穗行数的遗传基

础以及玉米穗行数的定向改良具有重要的意义。

自 Bateson 首次用“上位性”描述某些基因对其他基因的遮盖作用以来, 人们逐步认识到了上位性的重要性^[1]。近年来, 随着数量性状 QTL 定位资料的积累, 进一步认识到上位性是复杂性状的重要遗传基础。崔俊明等^[2]指出, 在影响穗行数形成的基因效应中, 上位性效应占 11.98%。严建兵等^[3]认

收稿日期: 2011-04-24 修回日期: 2011-06-08

基金项目: 国家重点基础研究计划 (2009CB118400); 国家自然科学基金 (30871536)

作者简介: 李成璞, 硕士研究生, 研究方向: 作物遗传育种。E-mail: lichengpu200@126.com

通讯作者: 张祖新, 博士, 教授。E-mail: zuxinzhang@mail.hzau.edu.cn

为上位性 QTL 可能在玉米产量性状的遗传中起着与主效 QTL 一样重要的作用。路明等^[4]在对叶夹角和叶向值的 QTL 定位中检测到 9 对上位性互作位点,表明上位性互作在叶夹角和叶向值的遗传中也起较重要的作用;而穗长 QTL 间检测到 4 对上位性互作^[5]。但李开忠等^[6]认为控制穗行数的基因以显性作用为主,上位性作用不明显。王阳等^[7]通过干旱胁迫与正常灌溉条件对玉米产量性状 QTL 进行分析,发现各 QTL 以部分显性和超显性为主。在水稻中, Yu 等^[8]指出基因间的互作是广泛存在的,并对杂种优势有很大的影响。Zhuang 等^[9]也发现上位性对产量性状有重要影响。王伟等^[10]对稻米粒型的 QTL 上位性分析中检测到 2 对控制粒长的 QTL 和 1 对控制粒宽的 QTL,贡献率从 2.59% ~ 7.42% 不等。Yuval 等^[11]认为影响番茄产量性状的基因中多位点间存在广泛的上位性效应。以上研究表明,上位性在数量性状的遗传中起着重要的作用。

为解析数量性状 QTL 间的互作,近年来,人们相继开发了多个利用分离群体分析 QTL 间互作的计算机软件^[12-15],为研究 QTL 的上位性效应提供了有力的工具。但是,由于分离群体的遗传背景非常复杂,影响了这些软件检测 QTL 互作的功效。导入系或染色体片段代换系的发展,特别是 QTL 近等基因系(QTL-NIL)的发展,为 QTL 鉴定和 QTL 间互作的研究提供了良好遗传材料^[16]。因此,本研究在课题组前期发展的综 3 衡白导入系群体(Z3HBILs)^[17]中,选择多份玉米穗行数具有差异的导入系为材料,在进一步鉴定导入片段中是否含有玉米穗行数 QTL 的基础上,研究穗行数 QTL 间的互作以及穗行数 QTL 与其他位点的互作,以期探讨上位性在玉米穗行数形成中的遗传作用。

1 材料与方法

1.1 试验材料及其表型鉴定

以综 3(Zong3)为受体、衡白 522(HB522)为供体亲本,利用回交结合分子标记辅助选择技术,构建了综 3 衡白导入系(Z3HBILs)群体^[17]。在该群体中,选择了 5 份在穗行数上具有差异的导入系(Introgression lines, ILs)。以这 5 份 ILs 及轮回亲本综 3 为材料,按 Griffing IV 法进行双列杂交,得到 15 个 F₁,自交得到 15 个 F₂群体。各导入系的表型分别于 2009 年和 2010 年在保定进行 2 年田间鉴定,每个组合的双亲本、F₁及其 F₂群体于 2010 年于保定田间种植,待植株成熟后考察穗行数。亲本和 F₁分开

独立种植,采用随机区组设计,双行区,3 次重复。每个 F₂群体均种植 20 行,每行 13 株,保证 F₂群体的个体数大于 150 株。统计分析采用 Excel 和 SPSS 13.0 软件。

1.2 QTL 及其互作分析

使用 CTAB 法提取 DNA^[18],利用导入片段两侧和导入片段内的 SSR 标记对亲本及其 F₂单株进行基因型分析,采用 IciMapping3.0 软件鉴定穗行数 QTL 及其互作^[19-24]。根据 Yuval 等^[11]的方法进行 QTL 遗传效应分析。

2 结果与分析

2.1 导入系表型及基因型评价

供试的 5 个 ILs 于 2009 年和 2010 年进行田间鉴定,与轮回亲本综 3 相比,4 个 ILs 表现为穗行数减少,只有 IL5 的穗行数高于综 3(表 1),这可能与染色体片段供体系衡白 522 的穗行数显著少于综 3 有关,同时也表明被导入的衡白 522 基因在综 3 背景中具有较稳定减效作用,而 IL5 所含的其他导入片段可能对穗行数有增效作用。

使用 459 对 SSR 标记分析导入系基因型发现,5 个系导入片段的覆盖率分别为 2.1%、12.4%、3.7%、5.0%、9.1%,背景回复率分别为 97.9%、87.6%、96.3%、95.0%、90.9%,平均为 93.54%,各 IL 所导入染色体的目标片段如表 1 所示。

表 1 5 个供试导入系及综 3 的穗行数表型

Table 1 Row number per ear of 5 introgression lines and Zong3

家系 Line	标记 Marker	染色体 Chr.	均值和标准差 Mean ± s	
			2009 年	2010 年
IL1	umc1177	1.01	12.47 ± 0.18 **	12.23 ± 0.21 **
IL2	bnlg1083	1.02	10.37 ± 0.20 **	10.20 ± 0.26 **
IL3	umc1065	2.06	13.33 ± 0.51 **	14.07 ± 0.21 **
IL4	nc030	3.04	13.78 ± 0.22 **	14.72 ± 0.30 **
IL5	phi080	8.08	15.70 ± 0.44 **	17.15 ± 0.29 **
Zong3	—	—	15.00 ± 0.38 **	16.48 ± 0.39 **
HB522	—	—	10.86 ± 0.47 **	11.00 ± 0.58 **

IL1, IL2, IL3, IL4, IL5 分别表示 5 个导入系。*、** 分别表示亲本间差异达到 0.05 和 0.01 显著水平,下同

IL1, IL2, IL3, IL4 and IL5 indicate 5 introgression lines, respectively. * and ** indicate the significance at $P < 0.05$ and $P < 0.01$ level, respectively. The same as below

2.2 导入系中穗行数 QTL 的鉴定

5 个 ILs 分别与综 3 杂交后自交,发展成 5 个 F₂

群体。各群体的田间穗行数表型为连续变异,群体中穗行数的变化范围从 8 ~ 22 行不等,均值在 12.8

~ 15.7 行之间(表 2)。与 IL 亲本相比,群体变化范围广,存在超亲表型。

表 2 2010 年 F₂ 群体穗行数田间表型及方差分析

Table 2 Phenotypic value and analysis of variance of row number per ear of F₂ population in 2010

F ₂ 群体	样本量	最小值	最大值	均值	标准差	偏度	峰度
F ₂ population	n	Min(rows)	Max(rows)	Mean(rows)	s	Skewness	Kurtosis
IL1 × Z3	167	10	18	13.1 ± 0.1 *	1.8	0.34 ± 0.2	-0.37 ± 0.4
IL2 × Z3	235	10	18	12.8 ± 0.1 *	1.6	0.40 ± 0.2	0.17 ± 0.3
IL3 × Z3	181	8	22	15.6 ± 0.2 *	2.7	-0.11 ± 0.2	-0.04 ± 0.4
IL4 × Z3	152	8	18	15.1 ± 0.2 *	2.2	-0.51 ± 0.2	-0.12 ± 0.4
IL5 × Z3	188	10	22	15.7 ± 0.2 *	2.3	0.45 ± 0.2	0.12 ± 0.4
IL2 × IL1	213	8	18	12.0 ± 0.1 *	1.5	0.77 ± 0.2	0.29 ± 0.3
IL2 × IL3	212	8	16	12.4 ± 0.1 *	1.7	-0.03 ± 0.2	-0.23 ± 0.3
IL2 × IL4	221	8	18	12.8 ± 0.1 *	1.5	0.17 ± 0.2	0.52 ± 0.3
IL2 × IL5	233	8	20	13.4 ± 0.1 *	2.0	0.33 ± 0.2	0.40 ± 0.3
IL1 × IL3	216	10	22	15.9 ± 0.2 *	2.6	-0.07 ± 0.2	-0.38 ± 0.3
IL1 × IL4	213	10	22	14.6 ± 0.1 *	2.0	0.20 ± 0.2	0.61 ± 0.3
IL1 × IL5	235	10	20	14.5 ± 0.1 *	2.1	0.08 ± 0.2	-0.38 ± 0.3
IL3 × IL4	192	10	22	16.1 ± 0.2 *	2.4	0.05 ± 0.2	-0.21 ± 0.4
IL3 × IL5	190	10	24	16.2 ± 0.2 *	2.3	-0.11 ± 0.2	0.24 ± 0.4
IL4 × IL5	172	10	18	14.1 ± 0.1 *	1.7	-0.13 ± 0.2	0.08 ± 0.4

Z3 为轮回亲本综 3 Z3 = Zong3

在导入片段内增加分子标记,利用 5 个导入系与综 3 杂交后自交所发展的 F₂ 群体,分别对 5 个导入系的导入片段中是否含有穗行数 QTL 进行定位。每个目标导入片段中增加的标记数:IL1 为 11 个、IL2 为 22 个、IL3 为 20 个、IL4 为 14 个、IL5 为 14 个,并重新构建连锁群。经 QTL 检测,仅在 IL2 × Z3

的 F₂ 群体中鉴定了 1 个穗行数 QTL,位于第 1 染色体 HND45 - HND8 区段,LOD 值为 5.45,解释 10.68% 的表型变异,呈加性效应(表 3)。证明 5 个导入系中只在 bnlgl083 - umc1479 导入片段内存在控制穗行数的 QTL。

表 3 穗行数 QTLs 及其遗传效应

Table 3 Identification and genetic effect of QTL for row number per ear of maize

F ₂ 群体	染色体	标记区间	LOD 值	贡献率(%)	加性效应	显性效应
F ₂ population	Chr.	Marker interval	LOD value	PVE	EstA	EstD
IL2 × Z3	1	HND45 - HND8	5.45	10.68	-0.72	0.26
IL2 × IL1	1	umc1044 - HND5	2.06	4.53	-0.44	0.16
		HND9 - HND123	2.43	5.11	-0.48	0.17
IL2 × IL3	1	bnlg1083 - umc1044	2.39	4.97	-0.39	-0.55
		umc1044 - HND5	2.35	5.1	-0.37	-0.58
IL2 × IL4	1	umc1044 - HND45	2.79	5.55	-0.49	-0.15
		HND9 - HND123	2.46	5.14	-0.46	-0.20
IL2 × IL4	3	umc1030 - bnlgl2136	2.99	4.48	-0.19	-0.55
IL2 × IL5	1	HND9 - HND123	3.33	6.10	-0.70	-0.08
		8	umc1141 - umc1005	3.60	6.52	0.73

PVE: QTL 解释的表型变异; EstA: 加性效应估值; EstD: 显性效应估值

PVE: Phenotypic variation explained by QTL. EstA: Estimated additive effect. EstD: Estimated dominance effect

2.3 利用导入系间杂交发展的 F₂ 群体检测穗行数 QTL

利用不同导入系间杂交后自交所发展的 F₂ 群体,进行 QTL 检测发现,以 IL2 为亲本之一的杂交组合,均可以检测到穗行数 QTL,这些 QTL 主要来源于 IL2,具有负向效应。特别是第 1 染色体上导入片段内的几个 QTLs 集中分布于 bnlgl083 - umc1479 区段内,其中 umc1044 - HND5 和 HND9 - HND123 这两个区段内的 QTLs 被多次检测到,说明这 2 个染色体区段真实存在控制穗行数的基因,这一结果与利用 IL 与综 3 杂交所发展的 F₂ 群体的定位结果一致(图 1)。不同群体定位到的 QTL,在同一染色体区段内位置的差异,可能与 F₂ 群体的表型鉴定及群体大小有关。另外,在第 3 和第 8 染色体上的导入片段内各检测到了 1 个 QTL,特别是第 8 染色体上来源于 IL5 的 QTL,其加性效应值略大于第 1 染色体上的 QTL,相对于综 3 的该位点表现为增效。IL5 的穗行数较综 3 有所增加,可能是该位点及该位点与其他位点的互作所致。

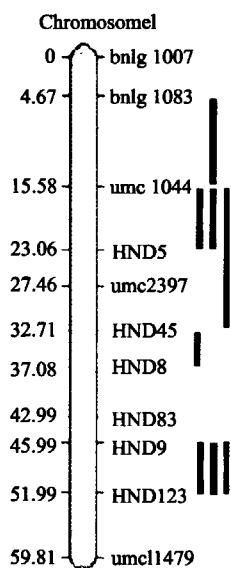


图 1 第 1 染色体导入区段内的穗行数 QTL 鉴定结果

Fig. 1 Identification of QTL for row number per ear in introgression segment on chromosome 1

红色、蓝色、棕色、绿色和黑色分别为鉴定于 IL2 × Z3、IL2 × IL1、IL2 × IL3、IL2 × IL4 和 IL2 × IL5 群体的 QTL

The bars with red, blue, brown, green and black color show the QTL position identified from IL2 × Z3, IL2 × IL1, IL2 × IL3, IL2 × IL4 and IL2 × IL5 populations, respectively

2.4 穗行数 QTL 间及其与遗传背景的互作分析

通过 IciMapping3.0 软件,以 5.0 cM 为步移计算,仅在以 IL2 为亲本发展的 5 个 F₂ 群体中检测到

QTL 的互作;其中,在 IL2 × IL4 和 IL2 × IL5 群体中检测到 QTL 间互作 2 对,所解释的表型变异分别为 7.29% 和 7.40%,以显加互作为主。QTL 与未检测到 QTL 的导入片段间的互作 10 对,主要为第 1 染色体上 QTL 与第 1、2、3、4、8 染色体的导入片段之间的互作,所解释的表型变异为 5.03% ~ 11.77%,以显加互作为主;不含 QTL 的导入片段间的互作 8 对,可解释的表型变异为 5.08% ~ 10.92%,以显显互作为主(表 4)。就单个群体而言,各类互作所解释的表型变异总和在 10.5% ~ 51.5% 之间;其中,IL2 × IL4 和 IL2 × IL5 群体中检测的各类互作所解释的表型变异分别为 51.5% 和 27.2%,大于 QTL 所解释的表型变异(表 4)。这些结果说明,基因互作在玉米穗行数形成中起着重要的作用。

3 讨论

大量研究证明穗行数是数量性状,与其他产量因子间存在复杂的相互作用,性状的形成受多基因控制,基因间存在着复杂的相互作用并易受环境影响^[26]。基因效应的估计对玉米工作者是十分重要的,特别是上位性的基因效应,对育种工作有着很大的影响^[27-28]。

本研究针对 5 个与穗行数有关的 ILs 进行 QTL 分析,结果证明含有 bnlgl083 - umc1479 导入片段的 QTL 真实存在。在双列杂交后产生的 F₂ 群体中,检测到穗行数 QTL 的存在,且主要集中在第 1 染色体的导入片段处。导入片段内的穗行数 QTL 表现为负向加性效应,在 IL2 与综 3 杂交产生的 F₂ 群体中未能检测到其他 F₂ 群体中检测到的 QTL,这主要与各导入系所含有的导入片段有关,也可能是主效 QTL 的表达遮掩了其他 QTL 的作用^[29]。IL2 × IL5 的 F₂ 群体既能检测到来源于 IL2 导入片段的负向加性效应 QTL,又能检测到来源于 IL5 导入片段的正向加性效应 QTL。从 QTL 遗传效应分析,来源于 IL5 导入片段的 QTL,相对于综 3 的该位点具有增加穗行数的作用,这也能较好地解释 IL5 的穗行数高于综 3。

与穗行数有关的 QTL 可以在不同 QTL-ILs 中被检测到,且分布于不同染色体上,证明穗行数受多基因控制。这些 QTL 不仅以加性作用方式控制穗行数的形成,还可以通过与其他基因座位之间的互作来影响性状的表达^[4,27,30]。基因互作分析检测到 QTL 间互作 2 对,QTL 与未检测到 QTL 的导入片段间的互作 10 对,各种类型的互作所解释的表型变异

表 4 穗行数 QTLs 与其他片段的互作

Table 4 Interaction between the mapping QTLs for row number per ear and other segments

F ₂ 群体 F ₂ population	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	贡献率 PVE	QTL1 加性值 A1	QTL2 加性值 A2	QTL1 显性值 D1	QTL2 显性值 D2	加加效 应值 AA	加显效 应值 AD	显加效 应值 DA	显显效 应值 DD	互作类型 Type of interaction
IL2 × Z3	1	HND45 - HND8	4	umc1194 - phi086	11.77	-0.22	-0.30	0.37	0.26	0.09	-1.24	-0.36	-0.36	AD
	1	HND8 - HND83	4		10.92	0.49	-0.27	0.26	0.10	-0.02	-1.22	-0.49	-0.25	AD
IL2 × IL1	1	HND9 - HND123	1	bnlg1014 - umc1292	5.03	-0.72	0.11	-0.35	-0.36	0.14	0.56	-0.13	0.93	DD
	1	HND8 - HND83	1		5.48	-0.69	0.06	-0.31	-0.43	0.15	0.53	-0.04	1.07	DD
IL2 × IL3	1	bnlg1083 - umc1044	2	bnlg1831 - umc1065	6.51	-0.53	-0.03	-0.38	0.42	-0.47	0.42	0.69	-0.45	DA
	1	HND9 - HND123	7	umc1015 - phi034	6.16	-0.33	0.27	0.17	0.75	0.39	-0.25	-0.44	-1.24	DD
	7	umc1015 - phi034	2	umc2252 - umc1003	5.43	-0.36	0.45	1.11	0.61	0.58	0.15	-0.09	-1.15	DD
IL2 × IL4	7	phi034 - umc1066	2		5.66	-0.58	0.33	0.84	0.43	0.76	0.36	0.18	-0.74	AA/DD
	1	umc1044 - HND45	3	umc1030 - bnlg2136	7.29	-0.38	-0.69	-0.46	-0.82	0.29	-0.05	0.87	0.64	DA
	1		3	bnlg1447 - umc1425	5.26	-0.34	-0.51	-0.44	-0.62	0.18	-0.23	0.82	0.51	DA
	1	HND9 - HND123	3		6.08	-0.45	-0.53	-0.35	-0.57	0.37	-0.05	0.84	0.32	DA
	1	bnlg1007 - bnlg1083	3	umc1030 - bnlg2136	8.64	-0.35	-0.34	-0.52	-1.31	0.04	0.09	0.19	1.36	DD
	1	bnlg1083 - umc1044	3		5.66	-0.37	-0.28	-0.45	-1.12	0.08	0.02	0.11	1.37	DD
	1	bnlg1953 - bnlg1007	3	nc030 - bnlg1447	5.90	-0.02	-0.14	-0.51	-0.72	-0.01	-0.65	0.11	0.93	DD
	1	bnlg1007 - bnlg1083	3		5.08	-0.04	-0.14	-0.38	-0.69	-0.04	-0.59	0.05	0.87	DD
IL2 × IL5	1	bnlg1953 - bnlg1007	3	bnlg1447 - umc1425	7.62	-0.11	-0.14	-0.78	-1.02	-0.32	-0.37	0.34	1.32	DD
	1	HND9 - umc1397	8	umc1141 - umc1005	7.40	-0.53	0.25	-0.04	0.13	-0.67	-0.31	0.88	-0.03	DA
	1	bnlg1083 - umc1044	8		6.31	0.03	0.18	0.53	0.63	-0.31	-0.08	0.97	-1.19	DD
	1	HND45 - HND9	8		8.30	0.11	0.14	0.01	0.16	-0.68	-0.07	1.17	-0.21	DA
1	umc1397 - HND123	8		5.21	-0.60	0.20	0.02	0.18	-0.47	-0.19	0.88	-0.17	DA	

加粗字体表示定位到的穗行数 QTLs。PVE: 上位性 QTL 解释的表型变异; A1、A2 分别表示第 1 个、第 2 个 QTL 的加性效应值; D1、D2 分别表示第 1 个、第 2 个 QTL 的显性效应值; AA、AD、DA、DD 分别表示两位点间的加加效应值、加显性效应值、显加性效应值、显显性效应值

The bold letters indicate the detected QTL for row number per ear. PVE: Phenotypic variation explained by QTL pair of interaction. A1, A2 show the estimated additive effect of the first QTL and the second QTL, respectively. D1, D2 show the estimated dominance effect of the first QTL and the second QTL, respectively. AA, AD, DA and DD indicate the estimated additive × additive effect, additive × dominance effect, dominance × additive effect and dominance × dominance effect, respectively

之和较大,表明上位性效应在穗行数的形成中具有重要的作用,这支持了前人^[2-5,9-11]在其他作物研究中发现的上位性在产量性状的形成中起着重要作用的观念。另外,未检测 QTL 的导入片段间也会发生相互作用,在本研究检测到 8 对这类互作,如在第 7 染色体 umc1015 - phi034 的导入片段中并未检测到控制穗行数的 QTL,但该区段分别与第 1、第 2 染色体的 QTL 发生互作。这类未检测到 QTL 的导入片段间存在的大量互作,可能对穗行数的形成也起到一定作用,同时,也增加了数量性状变异的复杂性。

随着分子标记技术的发展,分子标记辅助选择已成为传统育种的重要补充。通过分子标记辅助选择使有利基因通过杂交、回交等多种杂交技术,将其聚合到同一个体中,最终达到培育高产、优质、多抗农作物品种的目的。本研究发现,控制玉米穗行数形成的遗传基础非常复杂,穗行数 QTL、QTL 间的互作以及 QTL 与遗传背景的互作都不同程度上影响穗行数的表现。因此,在针对玉米穗行数 QTL 的分子标记辅助选择和聚合过程中,不仅要弄清楚与穗行数有关的基因及其遗传效应,更应该探明这些基因间的互作方式和互作效应,以指导杂交组合和基因组合方式的选择,实现其育种价值。

参考文献

- [1] Tyler J V W. Statistical Applications in Genetics and Molecular Biology [M]. The Berkeley Electronic Press, 2010:1-2
- [2] 崔俊明,张进忠,刘智萍,等. 玉米果穗结构经济性状的基因效应分析 [J]. 杂粮作物, 2008, 28(5): 279-282
- [3] 严建兵,汤华,黄益勤,等. 玉米产量及构成因子主效和上位性的 QTL 的全基因组扫描分析 [J]. 科学通报, 2006, 12(51): 1413-1420
- [4] 路明,周芳,谢传晓,等. 玉米杂交种被单 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 [J]. 遗传, 2007, 29(9): 1131-1138
- [5] 路明,周芳,谢传晓,等. 玉米穗长上位效应和 Q × E 互作效应分析 [J]. 作物杂志, 2007(4): 30-32
- [6] 李开忠,李盛曼. 玉米穗部性状的遗传性研究 [J]. 玉米科学, 2006, 14(3): 13-16
- [7] 王阳,刘成,王天宇,等. 干旱胁迫和正常灌溉条件下玉米产量性状的 QTL 分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(2): 179-183
- [8] Yu S B, Li J X, Xu C G, et al. Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid [J]. PNAS, 1997, 8(94): 9226-9231
- [9] Zhuang J Y, Fan Y Y, Rao Z M, et al. Analysis on additive effects and additive-by-additive epistatic effects of QTLs for yield traits in a recombinant inbred line population of rice [J]. Theor Appl Genet, 2002, 105: 1137-1145
- [10] 王伟,叶志云,郑景生,等. 稻米粒形的 QTL 定位及上位性和 QE 互作分析 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(7): 1344-1350
- [11] Yuval E, Dani Z. Less-Than-Additive Epistatic Interactions of Quantitative Trait Loci in Tomato [J]. Genetics, 1996, 143: 1807-1817
- [12] Wang J K, Bernardo R. Variance of Marker Estimates of Parental Contribution to F2 and BC1-Derived Inbreds [J]. Crop Sci, 2000, 40(5): 659-665
- [13] Cao G, Zhu J, He C, et al. Impact of epistasis and QTL × environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2001, 103: 153-160
- [14] 朱军. 运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法 [J]. 浙江大学学报, 1999, 33(3): 327-335
- [15] 高用明,朱军. 植物 QTL 定位方法的研究进展 [J]. 遗传, 2000, 22(3): 175-179
- [16] 吕爱枝,王立秋,曹熙敏,等. 玉米染色体片段代换系对瘤黑粉病的抗性研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(3): 489-493
- [17] 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 [J]. Plant Breed, 2009, 129(4): 376-384
- [18] Saghari-Marouf M A, Biyashev R M, Yang G P, et al. Extraordinarily polymorphic microsatellite DNA in barley: species diversity, chromosomal location and population dynamics [J]. PNAS, 1994, 91(12): 5466-5470
- [19] Sun Y P, Wang J K, Jonathan H. C, et al. Efficiency of selective genotyping for genetic analysis of complex traits and potential applications in crop improvement [J]. Mol Breed, 2010, 26(3): 493-511
- [20] Li H H, Hearne S, Banziger M, et al. Statistical properties of QTL linkage mapping in biparental genetic populations [J]. Heredity, 2010, 105: 257-267
- [21] Wang J K, Wan X Y, Li H H, et al. Application of identified QTL-marker associations in rice quality improvement through a design-breeding approach [J]. Theor Appl Genet, 2007, 115(1): 87-100
- [22] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. Genetics, 2007, 175(1): 361-374.
- [23] Zhang L Y, Li H H, Li Z L, et al. Interactions Between Markers Can Be Caused by the Dominance Effect of Quantitative Trait Loci [J]. Genetics, 2008, 108: 1177-1190
- [24] Zhang L Y, Wang S Q, Li H H, et al. Effects of missing marker and segregation distortion on QTL mapping in F2 populations [J]. Theor Appl Genet, 2010, 121(6): 1071-1082
- [25] Yuval E, Dani Z. An Introgression Line Population of *Lycopersicon pennellii* in the Cultivated Tomato Enables the Identification and Fine Mapping of Yield-Associated QTL [J]. Genetics, 1995, 141: 1147-1162
- [26] Upadaya N, da Silva H S, Bohn M O, et al. Genetic and QTL analysis of maize tassel and ear inflorescence architecture [J]. Theor Appl Genet, 2005, 112(4): 592-606
- [27] Moreau L, Charcosset A, Gallais A. Experimental evaluation of several cycles of marker-assisted selection in maize [J]. Euphytica, 2004, 137: 111-118
- [28] Yan J B, Tang H, Huang Y Q, et al. Quantitative trait loci mapping and epistatic analysis for grain yield and yield components using molecular markers with an elite maize hybrid [J]. Euphytica, 2006, 149: 12-131
- [29] 孙永建,周济,徐华山,等. 利用代换系分析水稻株高 QTL 及其互作效应 [J]. 分子植物育种, 2010, 8(6): 1068-1073
- [30] 蔡一林,王久光,孙海燕,等. 玉米几个株型性状的遗传模型及其与穗粒性状的典型相关分析 [J]. 作物学报, 2002, 28(6): 829-834

玉米穗行数QTL及其互作分析

作者: [李成璞](#), [白苇](#), [翟立红](#), [陶勇生](#), [张祖新](#), [LI Cheng-pu](#), [BAI Wei](#), [ZHAI Li-hong](#), [TAO Yong-sheng](#),
[ZHANG Zu-xin](#)

作者单位: [河北农业大学农学院, 保定, 071000](#)

刊名: [植物遗传资源学报](#) 

英文刊名: [Journal of Plant Genetic Resources](#)

年, 卷(期): 2011, 12(6)

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201106020.aspx