

玉米雄穗颜色的 QTL 分析

袁文娟¹, 覃鸿妮^{1,2}, 王旭¹, 王国强¹, 王久光¹, 刘志斋¹, 蔡一林¹

(¹西南大学玉米研究所, 北碚 400715; ²苏州工业园区服务外包职业学院, 苏州 215123)

摘要: 雄穗是玉米的重要生殖器官, 不同品种间玉米的雄穗外观差异明显。对玉米雄穗的颜色进行遗传分析和 QTL 定位, 筛选与雄穗颜色紧密连锁的分子标记, 可以作为玉米的品种保护和品种鉴别的有用工具。同时, 紫色雄穗中花色苷类色素含量较高, 与玉米雄穗的抗虫性密切相关。本研究利用一个黑玉米自交系 SDM 为共同父本, 分别与白玉米自交系木 6 和黄玉米自交系 Mo17 杂交, 构建 2 个相关 $F_{2:3}$ 群体, 分别命名为 MuS(木 6 × SDM) 和 MoS(Mo17 × SDM), 在云南和重庆两个不同的环境中种植, 对玉米花药颜色(COAn)和花药护颖颜色(COCa)2 个性状进行 QTL 定位。结果表明: 玉米花药和花药护颖的颜色均为数量性状, 受主效基因和微效基因共同控制。2 个群体在 2 个环境中共检测到 7 个与花药颜色相关的 QTL, 位于第 2、3、6 和 10 染色体上, 其中位于第 10 染色体标记区间 umc1196a-IDP8526 内的 QTL 在重庆和云南同时表达, 对表型的贡献率分别为 23.17% 和 19.98%; 2 个群体在 2 个环境中共检测到 9 个与花药护颖颜色相关的 QTL, 位于第 3、6、9 和 10 染色体上, 其中 3 个 QTL 为环境钝感 QTL(在 2 个环境中均表达, 且至少在 1 个环境中贡献率大于 10%), 分别位于第 6 染色体标记区间 umc1979-umc1796、mmc0523-umc2006 内和第 10 染色体标记区间 umc1196a-umc2043 内, 对表型的贡献率为 10.69% ~ 59.30%。2 个群体检测到的主效 QTL 的位置和效应高度一致, 且控制花药颜色和花药护颖颜色 2 个性状的主效 QTL 有连锁分布的现象, 主要表现在 bins 6.04 处的标记 mmc0523 和 bins 10.04 处的标记 IDP8526 附近。位于第 6 和第 10 染色体上的在不同环境和遗传背景下稳定的 QTL 可以作为进一步精细定位的靶位点, 也可以为玉米雄穗颜色的分子标记辅助选择提供有价值的参考。

关键词: 玉米; 花药颜色; 花药护颖颜色; QTL 分析

Identification of QTL for Tassel Color in Maize

YUAN Wen-juan¹, QIN Hong-ni^{1,2}, WANG Xu¹, WANG Guo-qiang¹, WANG Jiu-guang¹, LIU Zhi-zhai¹, CAI Yi-lin¹

(¹Maize Research Institute, Southwest University, Beibei 400715; ²Suzhou Industrial Park Institute of Services Outsourcing, Suzhou 215123)

Abstract: Tassel is an important reproductive organ of maize and its appearance varies greatly in different maize varieties. Molecular markers tightly linked with tassel color could be screened by genetic analysis and QTL mapping on the color of the maize tassel. These molecular markers can be used as an useful tool for maize variety protection and species identification. Mean while, higher pigment content of anthocyanin in purple tassel is closely related to the insect resistance of maize tassel. In this paper, two related $F_{2:3}$ populations derived from crosses of Mu6 × SDM(MuS) and Mo17 × SDM(MoS) were used to identify QTLs for for two traits, i. e., the anther color(COAn) and the anther capes color(COCa), and the two populations were planted in two different environments in Yunnan and Chongqing for phenotyping. The results showed that the anther color and the anther cape color were both quantitative traits, jointly controlled by major genes and minor genes. Seven QTLs related to anther color were detected from the two populations in two different environments. They were located in chromosomes 2, 3, 6, and 10. The QTL within marker interval umc1196a-IDP8526 on chromosome 10 was both expressed in Chongqing and Yunnan, and contributed 23.17% and 19.98% of the phenotypic variation, respectively. Nine QTLs related to anther cape color were detected from the two groups in two environments, located in chromosome 3, 6, 9, and 10. Among them, three QTLs were stable between environments(with contribution rate more than 10% in at least one environment, detected

收稿日期: 2012-05-02 修回日期: 2012-06-20 网络出版日期: 2013-02-19

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130219.1432.001.html>

基金项目: 重庆市重大科技专项(cstc2012gg80003, cstc201280006)

作者简介: 袁文娟, 硕士, 研究方向为玉米遗传育种。E-mail: 13111010246@163.com

覃鸿妮为并列第一作者, 博士, 研究方向为作物分子育种。E-mail: qinhn@siso.edu.cn

通信作者: 蔡一林, 教授, 研究方向为玉米遗传育种。E-mail: caiyilin1789@yahoo.com.cn

in two environments). The three stable QTLs were located in the marker interval umc1979-umc1796 and mmc0523-umc2006 on chromosome 6 and the marker interval umc1196a-umc2043 on chromosome 10, explaining 10.69% to 59.30% of the phenotypic variation. The number, distribution, and effects of QTLs in two populations were highly consistent, and the major QTLs controlling the two traits of anther color and anther cape color co-localized with each other for both populations, mainly near the marker mmc0523 at bins 6.04 and the marker IDP8526 at bins 10.04. QTLs located on chromosomes 6 and 10 were stable QTLs in different environments and genetic backgrounds could be regarded as the target sites used for further fine mapping. And they could also provide a valuable reference for marker-assisted selection of maize tassel color.

Key words: Maize; anther color; anther-cape color; QTL analysis

玉米是典型的雌雄同株异花作物,其雄穗着生于茎秆顶端,具有多数穗形总状分枝^[1]。玉米雄穗是产生花粉的部位,直接影响单产的高低。不同玉米品种之间,除了雄穗的主轴与分枝形态变异程度较大外^[2],雄穗的颜色也表现出显著差异,这可能是因为雄穗的细胞液中存在多种色素如花色素、类黄酮和类胡萝卜素等所致^[3]。雄穗的颜色差异是玉米品种鉴别和评价的重要依据,同时玉米的紫色雄穗中含有较多的花色苷类色素,与其抗逆性密切相关^[4]。

玉米雄穗是重要的生殖器官,对其形态和遗传特征的探究已是整个玉米研究中不可缺少的一部分。谭树义等^[5]研究了不同光照强度和光质对其雄穗育性的影响,结果发现玉米的雄穗在弱光和单色光质条件下表现为退化不育,表明玉米的雄穗发育时期对弱光照和单色光质非常敏感。R. B. Hunter等^[6]发现玉米植株去雄以后产量提高了19%。K. S. Fischer等^[7]的研究表明,在热带种质中直接选择较少雄穗的植株,显著缩短了与耐旱性相关的散粉—吐丝间隔期(ASI, anthesis silking interval)。随着生物信息学和大量遗传分析工具的开发,应用分子标记技术进行新基因的发掘在玉米中应用相当广泛^[8], QTL (quantitative trait loci) 分析已成为剖析复杂数量性状和发掘基因的重要途径^[9]。T. G. Berke等^[10]在由高油玉米和低油玉米创制的导入系中定位到7个控制雄穗重的QTL,分布在第1、2、3、4和7染色体上。其中一个QTL同时控制着雄穗重和雄穗分枝数,位于第4染色体的umc15标记附近,S. M. Mickelson等^[11]在此区域内也定位到1个控制雄穗分枝数的QTL。汤华等^[12]利用含有266个家系的玉米F_{2,3}群体为材料,通过1年2点的田间试验,在第1、3、4、5、9和10连锁群上共检测到9个雄穗分枝数QTL。高世斌等^[13]运用复合

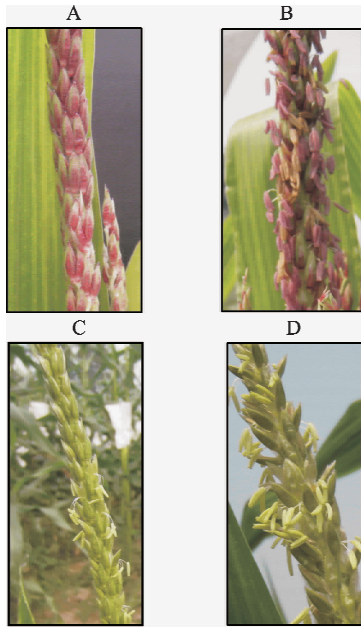
区间作图法对正常与干旱胁迫环境下的玉米F_{2,3}家系的雄穗分枝数与主轴长2个性状进行了QTL检测,2种环境下共检测到6个雄穗分枝数相关QTL。王迪等^[14]利用2套具有共同亲本黄早四F_{2,3}群体,结合2年多点的表型,鉴定了一些多个环境不同遗传背景下稳定的玉米雄穗分枝数和雄穗重相关的QTL。

可见,玉米雄穗相关性状已经引起了广大研究者的广泛关注。然而,迄今为止,关于玉米雄穗颜色的QTL分析还未见报道。本研究利用一个黑玉米自交系SDM为共同父本,分别与白玉米自交系木6和黄玉米自交系Mo17杂交,构建2个相关F_{2,3}群体,分别命名为MuS(木6×SDM)和MoS(Mo17×SDM),在云南和重庆2个不同的环境中种植,对玉米花药颜色(COAn)和花药护颖颜色(COCa)2个性状进行QTL定位。旨在鉴定控制雄穗颜色相关性状的重要基因组区段,挖掘可以在不同环境、不同遗传背景下稳定表达的QTL,为玉米雄穗颜色的分子标记辅助选择提供参考,也为玉米品种的鉴别和品种保护提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验采用3个玉米自交系作为亲本,构建2个父本相同母本不同的相关F_{2,3}群体,对玉米花药颜色和花药护颖颜色进行QTL定位。父本SDM是西南大学玉米研究所近年来培育的一个全黑玉米自交系,花药和花药护颖均为亮紫色;母本之一Mo17是世界玉米育种的骨干亲本,其子粒为黄色,花药和花药护颖均为普通玉米的黄绿色;另外一个母本木6是中国西南地区广泛应用的一个白玉米自交系,花药和花药护颖颜色与Mo17相同为黄绿色(图1)。以木6和Mo17为母本的2个F_{2,3}群体分别用MuS和MoS表示。



A, B, C 和 D 分别为 SDM 花药护颖、SDM 花药、木 6 花药和花药护颖、Mo17 花药和花药护颖

A, B, C, and D is anther-cape of SDM, anther of SDM, anther and anther-cape of mu6, anther and anther-cape of Mo17, respectively

图 1 亲本花药和花药护颖颜色

Fig. 1 Anther color and anther-cape color of parents

1.2 田间试验

2008 年春在西南大学歇马玉米基地种植 3 个亲本,并将 Mo17 和木 6 分别与 SDM 杂交获得 F_1 种子;2008 年冬在海南将 F_1 植株套袋自交产生 F_2 种子;2009 年春在歇马将 F_2 植株套袋自交产生 $F_{2,3}$ 种子;2010 年春和秋分别在歇马和云南元江种植 $F_{2,3}$ 群体,2 个群体各含 189 个家系,完全随机区组设计,每小区种 20 株,重复 2 次,种植密度为 4.5 万株/hm²,套袋自交用于表型测定。

1.3 表型测定

每个家系从第 3 株开始连续测定 13 个单株的表型,计算其平均值作为该家系 QTL 定位的表型值。花药和花药护颖等农艺性状的颜色于散粉期测定,根据颜色深浅目测赋值,具体的赋值方法见表 1。

表 1 两性状颜色测定的赋值方法

Table 1 Different scoring methods used in investigation of two traits

性状 Trait	赋值范围 Min. -Max.	0	1	2	3	4	5	6
COAn	0~5	y	r	r ⁺	p ⁻	p	p ⁺	
COCa	0~6	g	r	r ⁺	p ⁻	p ⁻	p	p ⁺

y, r, p, g 分别表示黄色、红色、紫色、绿色; -, + 分别表示某种颜色的程度; COAn, COCa 分别表示花药颜色、花药护颖颜色

y: yellow, r: red, p: purple, g: green, + (-) means the color is deeper (lighter) than the given, COAn and COCa are the color of anther and anther cape, respectively

1.4 遗传图谱构建

采用 CTAB 法^[15]提取 F_2 群体及亲本植株幼叶的 DNA。参照网站 <http://www.maizegdb.org> 的相关信息,选取覆盖玉米全基因组的 SSR 标记进行多态性引物的筛选。连锁图谱构建软件采用 Join map version 3.0 的 Haldane 函数^[16],将重组率转换成图距单位(cM, centiMorgan)。由于 2 个群体的共同标记只有 78 对,所以 2 个群体分别做连锁群。

1.5 表型数据统计分析

亲本间各性状的差异显著性检验、各性状之间的相关性分析用 IBM SPSS Statistics 19 进行。根据公式 $h^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2/n + \sigma_e^2/nr)$ 计算各性状的遗传力,其中 σ_G^2 、 σ_{GE}^2 和 σ_e^2 分别表示随机模型下的遗传方差,基因型与环境互作方差和环境误差方差, n 和 r 分别表示环境个数和重复次数^[17]。用 Microsoft Office Excel 2007 做表型频率分布图。

1.6 QTL 定位

基于完备区间作图方法 (ICIM, inclusive composite interval mapping) 的 QTL IciMapping 3.0 软件进行 QTL 分析^[18-19]。对 QTL 检测,选用 1 cM 的步长(walking speed),作 1000 次排列检验和显著水平 0.05 确定 LOD 临界值,丢失数据以删除处理。使用 Map Chart Vision 2.2 绘图。按 S. W. Stuber 等^[20]和 S. J. Tuberosa 等^[17]标准判定基因作用方式,当显性效应值与加性效应值比值的绝对值为 0~0.20 时认为是加性 (A, additive), 0.21~0.80 为部分显性 (PD, partial dominance), 0.81~1.20 为显性 (D, dominance), 大于 1.20 为超显性 (OD, over dominance)。QTL 命名,以 COAn6a-CQ 为例, COAn 表示玉米花药的颜色, 6 表示第 6 染色体, a 表示该染色体上定位的染色体 QTL 的序号, CQ 表示重庆。

2 结果与分析

2.1 雄穗颜色的表型鉴定

两性状的亲本及 $F_{2,3}$ 的表型分析见表 2, $F_{2,3}$ 家系的频率分布见图 2。花药、花药护颖颜色 SDM 均表现为紫色, Mo17 和木 6 表现为普通玉米常见的黄绿色, SDM 与 Mo17 和木 6 存在明显差异。2 个群体 $F_{2,3}$ 家系的表型表现一致: 均值介于两亲本之间, 最大值和最小值分别为亲本值, 没有超亲分离现象。这 2 个性状的遗传力均超过 80%。图 2 表明, $F_{2,3}$ 家系各部位的颜色均表现为连续分布, 但不符合正态分布, 偏度和峰度均较大。说明这 2 个性状均为数量性状, 且受主效基因控制, 适合做 QTL 检测, 但是

在做 QTL 定位时使用软件要求对表型非正态分布不敏感的软件。相关分析表明, MuS 和 MoS 中花药

颜色和花药护颖的颜色相关系数分别为 0.52 和 0.05, 表明两性状间相关性不显著。

表 2 亲本及 2 个 $F_{2:3}$ 群体的表型分析

Table 2 Analysis of phenotypic values of the parents and $F_{2:3}$ families in two populations

性状 Trait	地点 Site	MuS							MoS						
		亲本 Parent		$F_{2:3}$					亲本 Parent		$F_{2:3}$				
		SDM	Mu6	平均值 Mean	范围 Range	遗传力 (%) h^2	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	SDM	Mo17	平均值 Mean	范围 Range	遗传力 (%) h^2	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
COAn	CQ	5	0	1.09	0~5	87.6	1.11	-0.115	5	0	0.97	0~5	86.2	1.21	0.556
	YN	5	0	1.01	0~5		0.99	-0.090	5	0	1.03	0~5		1.04	0.45
COCa	CQ	6	0	2.13	0~6	88.0	0.44	-1.256	6	0	1.99	0~6	83.2	0.002	-1.382
	YN	6	0	2.09	0~6		0.36	-0.870	6	0	2.00	0~6		0.01	-1.690

COAn: 花药颜色; COCa: 花药护颖颜色; MuS: 木 6 和 SDM 杂交获得的 $F_{2:3}$ 群体; MoS: Mo17 和 SDM 杂交获得的 $F_{2:3}$ 群体; CQ: 重庆; YN: 云南
COAn: Color of anther, COCa: Color of anther cape, MuS: $F_{2:3}$ population derived from cross of Mu6 × SDM, MoS: $F_{2:3}$ population derived from cross of Mo17 × SDM, CQ: Chongqing, YN: Yunnan

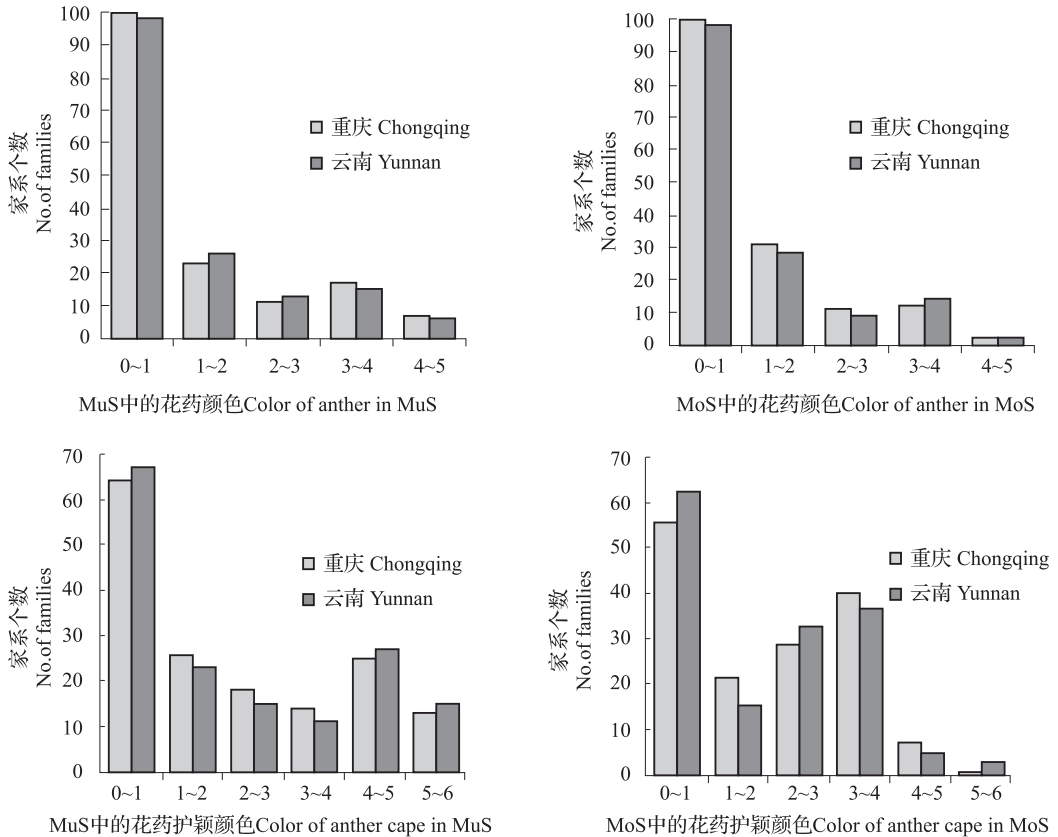


图 2 2 个 $F_{2:3}$ 群体花药颜色和花药护颖颜色的频率分布

Fig. 2 Frequency distribution of two traits in two $F_{2:3}$ populations at two sites

2.2 遗传图谱的构建

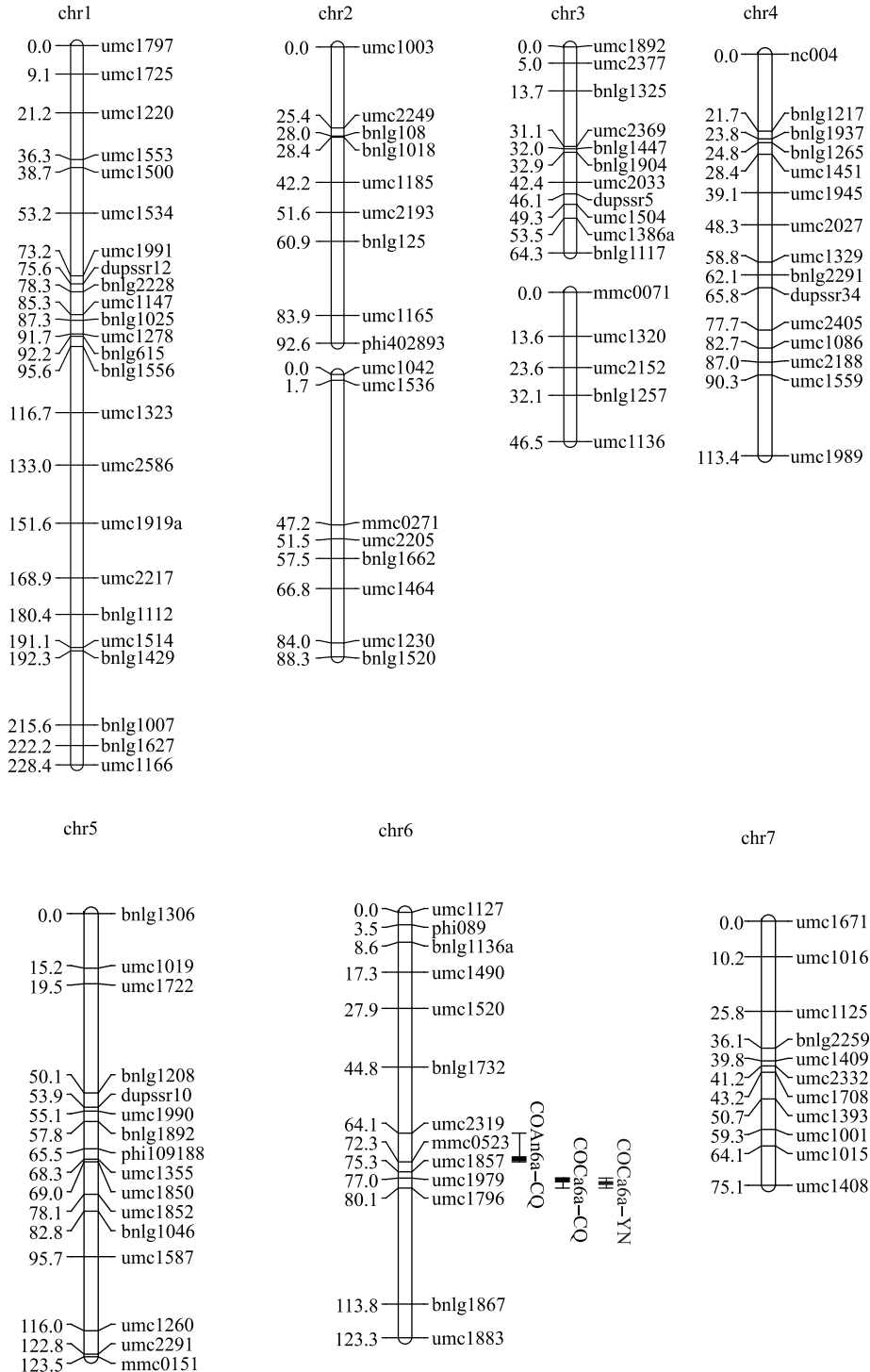
对于 MuS 群体, 从 1000 对覆盖玉米全基因组的 SSR 引物中筛选出 172 对多态性引物进行连锁分析, 构建了含 160 个标记位点的玉米基因组的 13 个连锁群 (图 3), 其中第 2、3 和 8 染色体被分成了 2 个连锁群, 总的遗传距离为 1298.067 cM, 标记间的

平均距离为 8.11 cM。每条染色体包含有 11~24 个 SSR 标记, 平均为 16 个。大部分标记与标准图谱 IBM2 2008 Neighbors Frame6 (<http://www.maizegdb.org>) 上的位置较一致, 极少数标记的位置不一致, 其中标准图谱上位于第 1、3、7 和 9 染色体上的 4 个标记 umc1883、mmc0001、bnlg1892 和 umc1357

在本连锁图谱上分别位于第 6、8、5 和 8 染色体。

对于 MoS 群体,从 1000 对覆盖玉米全基因组的 SSR 引物中筛选出 192 对 SSR 多态性引物进行连锁分析,构建了含 170 个标记位点的玉米基因组的 12 个连锁群(图 4),其中第 3、7 染色体被分成了 2 个连锁群。连锁群全长 1104.92 cM,标记间平均距离为 6.46 cM。每条染色体包括

10~22 个 SSR 标记,平均为 17 个。与标准图谱 IBM2 2008 Neighbors Frame6 (<http://www.maizegdb.org>)比较,标记 umc1386a、bnlg1191 和 umc1837 在标准图谱上分别位于第 3、9 和 7 染色体,而在本连锁图谱上分别位于第 1、8 和 10 染色体。



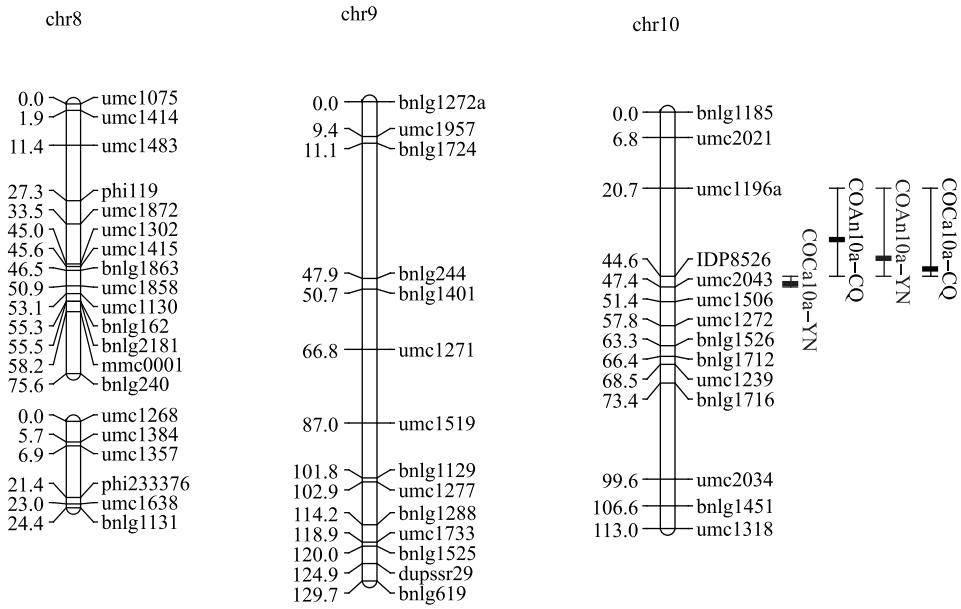
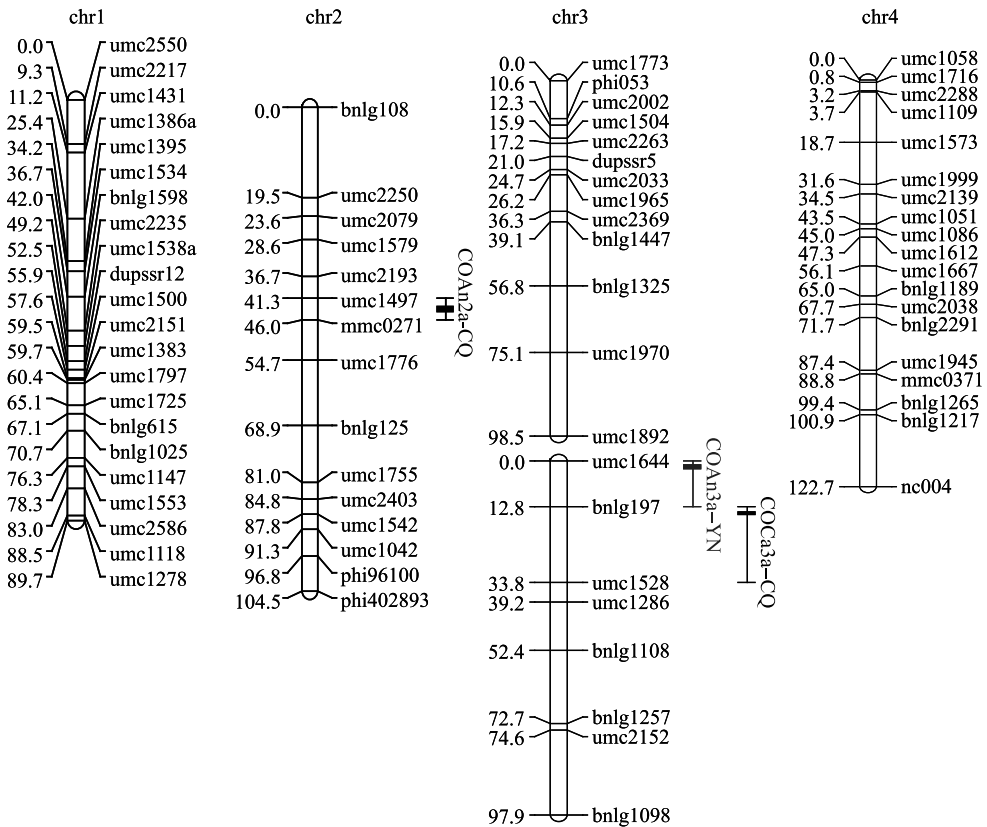


图 3 MuS 群体中检测出的花药和花药护颖相关 QTL 在连锁群上的分布

Fig. 3 Distribution of QTL for anther and anther-cape related traits on linkage map in the MuS groups



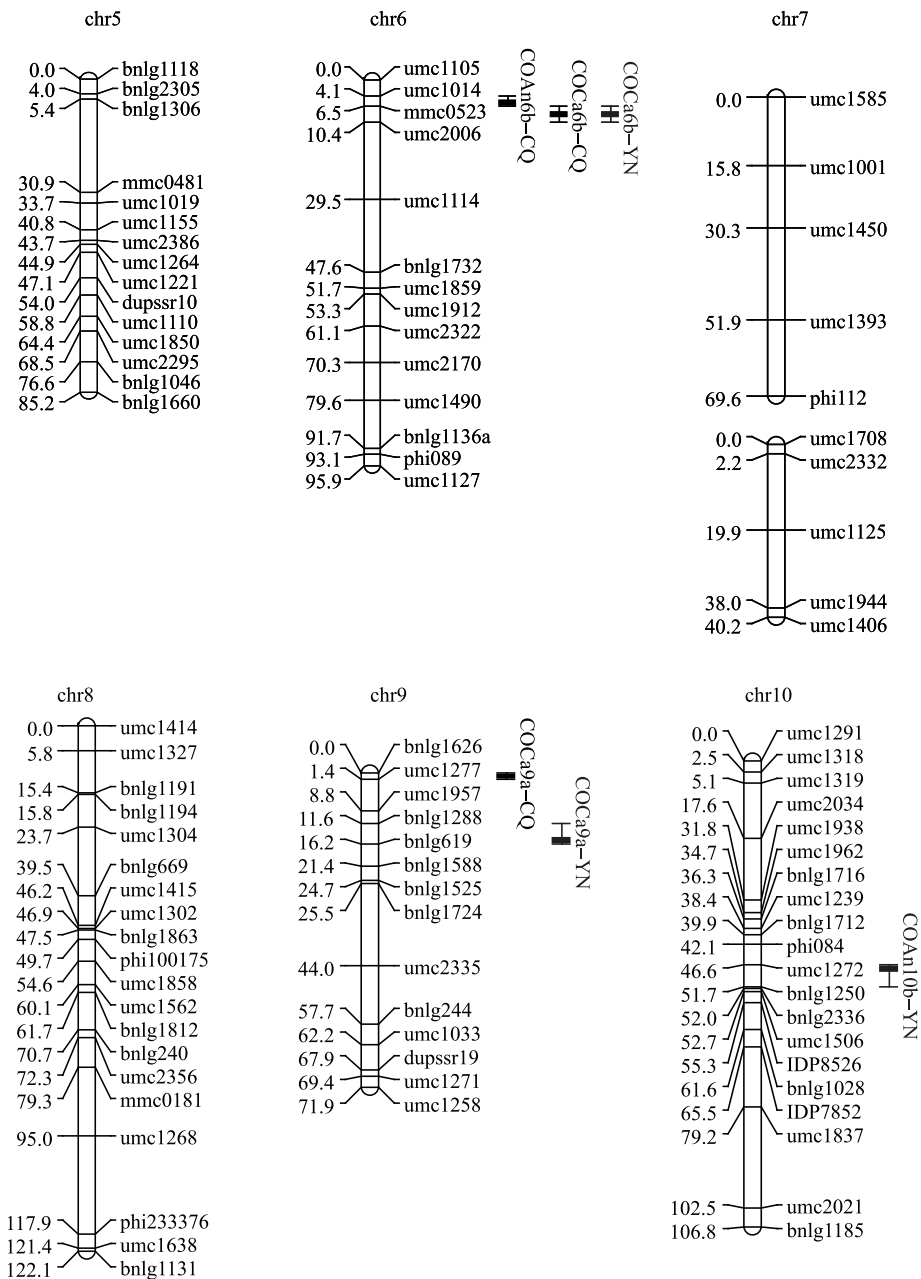


图 4 MoS 群体中检测出的花药和花药护颖相关 QTL 在连锁群上的分布

Fig. 4 Distribution of QTL for anther and anther-cape related traits on linkage map in the Mos groups

2.3 QTL 定位

2.3.1 花药的颜色定位 2 个群体中共检测到 7 个控制花药颜色的 QTL(表 3)。MuS 群体在重庆和云南分别检测到 2 个和 1 个 QTL,位于第 6 和 10 染色体,单个 QTL 的 LOD 值为 6.80 ~ 8.02,解释表型变异分别为 12.40% 和 23.17%。其中 1 个 QTL 所在的染色体区域在重庆和云南同时表达:COAn10a-CQ 和 COAn10a-YN 位于第 10 染色体的 umc1196a-IDP8526(bins 10.04),标记间的距离为 23.9 cM, LOD 值分别 8.02 和 7.68,对表型的贡献率分别为 23.17% 和 19.98%,基因作用方式分别为显性和超

显性,增效基因均来自母本木 6。MoS 群体在重庆和云南各检测到 2 个 QTL,位于第 2、3、6 和 10 染色体, LOD 值为 2.74 ~ 11.79,解释表型变异 4.25% ~ 22.88%。这几个 QTL 均只在 1 个环境检测到,没有检测到重庆和云南同时表达的 QTL 区域。

2.3.2 花药护颖的颜色定位 2 个群体中共检测到 9 个控制花药护颖颜色的 QTL(表 3)。MuS 群体在重庆和云南各检测到 2 个 QTL,位于第 6 和 10 染色体,单个 QTL 的 LOD 值为 4.95 ~ 16.26,解释表型变异分别为 10.69% 和 34.78%。2 个 QTL 所在的染色体区域均在重庆和云南同时表达:COCa6a-

CQ 和 COCa6a-YN 位于第 6 染色体的 umc1979-umc1796 (bins 6.04), 标记间的距离为 3.1 cM, *LOD* 值分别 16.26 和 12.34, 对表型的贡献率分别为 34.78% 和 25.03%, 基因作用方式均为部分显性, 增效基因均来自父本 SDM。COCa10a-CQ 和 COCa10a-YN 位于第 10 染色体的 2 个相邻区间 umc1196a-IDP8526 和 IDP8526-umc2043 (bins 10.04), *LOD* 值分别 4.95 和 6.78, 对表型的贡献率分别为 10.69% 和 13.87%, 基因作用方式分别为部分显性和显性, 增效基因均来自父本 SDM。MoS 群体在重

庆和云南分别各检测到 3 个和 2 个 QTL, 位于第 3、6 和 9 染色体, 单个 QTL 的 *LOD* 值为 2.54 ~ 28.87, 解释表型变异分别为 3.50% 和 59.30%。其中 1 个 QTL 所在的染色体区域均在重庆和云南同时表达: COCa6b-CQ 和 COCa6b-YN 位于第 6 染色体的 mmc0523-umc2006 (bins 6.04), 标记间的距离为 3.9 cM, *LOD* 值分别 28.87 和 20.57, 对表型的贡献率分别为 59.30% 和 40.20%, 基因作用方式分别为加性和部分显性, 增效基因均来自父本 SDM。

表 3 MuS 群体和 MoS 群体中检测到的 QTL

Table 3 QTLs identified in the MuS and MoS groups

群体	性状	QTL 名称	Bin 值	标记区间	位置	<i>LOD</i>	加性效应	显性效应	基因作用方式	贡献率 (%)
Group	Trait	QTL name	Bins	Interval markers	Position		<i>A</i>	<i>D</i>	Geneaction	<i>R</i> ²
MuS	COAn	COAn6a-CQ	6.04	umc2319-mmc0523	71	6.80	-0.68	0.20	PD	12.40
		COAn10a-CQ	10.04	umc1196a-IDP8526	34	8.02	0.79	-0.67	D	23.17
		COAn10a-YN	10.04	umc1196a-IDP8526	39	7.68	0.56	-0.77	OD	19.98
	COCa	COCa6a-CQ	6.04	umc1979-umc1796	77	16.26	-1.62	0.39	PD	34.78
		COCa10a-CQ	10.04	umc1196a-IDP8526	43	4.95	-0.85	0.25	PD	10.69
		COCa6a-YN	6.04	umc1979-umc1796	78	12.34	-0.85	0.24	PD	25.03
		COCa10a-YN	10.04	IDP8526-umc2043	46	6.78	-0.34	0.35	D	13.87
MoS	COAn	COAn2a-CQ	2.07	umc1497-mmc0271	44	3.63	-0.51	-0.11	PD	7.06
		COAn6b-CQ	6.04	umc1014-mmc0523	5	11.79	-0.85	0.08	A	22.88
		COAn3a-YN	3.06	umc1644-bnlgl197	0	2.74	-0.35	0.35	D	4.25
		COAn10b-YN	10.04	umc1272-bnlgl2336	47	10.79	0.75	-0.26	PD	20.45
	COCa	COCa3a-CQ	3.06	bnlg197-bnlgl1350a	14	2.61	0.27	0.63	OD	3.84
		COCa6b-CQ	6.04	mmc0523-umc2006	8	28.87	-1.81	0.27	A	59.30
		COCa9a-CQ	9.08	bnlg1626-umc1277	1	2.54	-0.41	0.17	PD	3.50
		COCa6b-YN	6.04	mmc0523-umc2006	9	20.57	-1.34	0.32	PD	40.20
COCa9a-YN	9.07	bnlg1288-bnlgl619	16	2.64	-0.39	0.24	PD	3.65		

位置和标记区间: 该 QTL 在连锁群上的位置和左右标记。加性效应: 负值表示增效等位基因来源于 SDM, 正值表示增效等位基因来源于木 6 或 Mo17。COAn: 花药的颜色; COCa: 花药护颖的颜色。贡献率: 解释表型变异的百分率

Position and interval markers: The position and adjacent markers of the QTL in linkage group. A: additive effect of the QTL, negative values indicate that the alleles for increasing trait values are contributed by SDM, positive values indicate that the alleles for increasing trait values are contributed by parent Mu6 or Mo17. COCa: color of anther-cape, COAn: color of anther. *R*² (%): percentage of phenotypic variance explained by the QTL

3 讨论

3.1 雄穗颜色相关 QTL 在不同环境和不同遗传背景下的稳定性

数量性状受多基因控制, 其基因型的表达易受环境影响产生连续变异。因此, 在不同环境下同一表型性状检测到的 QTL 的数量、位置和效应会有差别, 一般来说, 遗传力高且对表型贡献率大的 QTL 才能在不同环境下重复检测到。目标性状 QTL 对表型的贡献率大于 10%, 则认为该 QTL 是主效 QTL。如果 1 个 QTL 在 2 个环境中均能检测到, 且

至少在 1 个环境中的贡献率大于 10%, 则认为该 QTL 是环境钝感的主效 QTL^[21]。本研究在 2 个群体中均检测到了一些重要的基因组区段存在环境钝感的主效 QTL。在 MuS 群体中, 有 2 个染色体区段存在环境钝感 QTL: 第 6 染色体 umc1979-umc1796 区段内检测到的环境钝感 QTL 仅控制花药护颖颜色, 第 10 染色体 umc1196a-IDP8526 区段内的环境钝感 QTL 既与花药颜色有关又与花药护颖颜色有关。在 MoS 群体中, 只有 1 个染色体区段存在环境钝感 QTL, 位于第 6 染色体 mmc0523-umc2006 区段内, 控制花药护颖颜色。

利用相关群体可以检测到一些不同遗传背景下均能表达的 QTL,前人曾用父本相同母本不同的 2 个相关群体对玉米的多个性状进行 QTL 分析,检测到了一些不同遗传背景下的一致性 QTL^[22-23]。本研究的 2 个相关群体的定位结果表明,MuS 群体中检测到的 QTL 的数量较少,位于第 6 和第 10 染色体,贡献率均大于 10%。MoS 群体中检测到的 QTL 的数量相对较多,除了位于第 6 和第 10 染色体上的主效 QTL 外,还检测到了一些微效 QTL,位于第 2、3 和 9 染色体,这些微效 QTL 只能在单个环境中被检测到,且对表型的贡献率均小于 10%。在 bins 6.04 处的 mmc0523 附近和 bins 10.04 处的 IDP8526 附近检测到的 QTL 在不同遗传背景下稳定表达,且多数增效等位基因来自共同亲本 SDM。位于第 6 染色体上的 QTL 与 E. A. Lee 等^[24]检测到的控制玉米子粒紫色条纹对的 QTL 处于同一区域,而且二者具有共同的 SSR 标记 umc1979。该区段内存在 1 个花色苷调节基因 *pl1* (*purple plant 1*),可能与本研究中 SDM 的紫色雄穗形成有关。位于第 10 染色体上的 QTL 所在的位置与孙玲凌等^[25]检测到的控制红色花丝的 QTL 位置相同。该区段内存在 3 个花色苷的调节基因 *r1* (*colored 1*)、*Sn1* (*scutellar node color 1*)、*Lc1* (*red leaf color 1*) (<http://www.maizegdb.org/>),可能与紫色雄穗和红色花丝的形成有关。这 2 个染色体区段存在的环境钝感主效 QTL 可以作为雄穗颜色进一步精细定位的靶位点,也可以为玉米雄穗颜色的分子标记辅助选择提供新的有价值的参考。

3.2 花药颜色和花药护颖颜色的相关性和连锁关系

前人曾对玉米的多个复杂性状的相关性和连锁性进行了分析,表明表型不相关的 2 个性状,其有关的 QTL 可能会存在连锁分布的现象^[20]。本研究的相关性分析表明,花药颜色和花药护颖颜色 2 个性状的相关系数在 2 个群体中均较小,表明这 2 个性状没有显著的相关性。QTL 定位结果却显示,控制 2 个性状的 QTL 在第 6 和第 10 染色体上有连锁分布的现象,主要表现在 bins 6.04 处的 mmc0523 附近和 bins 10.04 处的 IDP8526 附近。控制玉米中花色苷色素合成的基因多数参与玉米多个植株部位的色素形成(<http://www.maizegdb.org/>),因此这些连锁的 QTL 可能是一因多效的同一 QTL,也可能是紧密连锁的不同 QTL。2 个性状没有表现出显著的相关性可能是因为参与雄穗颜色形成的结构基因和调控基因较多,花药和花药护颖中色素合成机制较为复杂所致。

参考文献

- [1] 肖伯祥,郭新宇,王丹虹. 玉米雄穗几何造型研究[J]. 玉米科学,2006,14(4):162-164
- [2] 蔡一林,刘志斋,王天宇,等. 国内部分玉米地方品种的品质与农艺性状的表型多样性分析[J]. 植物遗传资源学报,2011,12(1):31-36
- [3] 潘耕耘,邱其伟. 花瓣颜色成因分析[J]. 思茅师范高等专科学校学报,2006,22(3):19-22
- [4] Holton T A, Cornish E C. Genetics and biochemistry of antihocyanin biosynthesis[J]. Plant Cell,1995,7:1071-1083
- [5] 谭树义,赫忠友,林力,等. 不同光照强度和光质对玉米雄花育性的影响[J]. 中国农学通报,1998,14(4):6-8
- [6] Hunter R B, Daynard T B, Hume D J, et al. Effect of tassel removal on grain yield of maize (*Zea mays* L.) [J]. Crop Sci,1969,9:405-406
- [7] Fischer K S, Edmeades G O, Johnson E C. Recurrent selection for reduced tassel branch number and reduced leaf area density above the ear in tropical maize populations [J]. Crop Sci,1987,27:1150-1156
- [8] 黎敏,王天宇,石云素,等. 基因组学方法在玉米种质资源研究中的应用[J]. 植物遗传资源学报,2003,4(3):256-260
- [9] Vert G, Grotz N, Dédaldéchamp F, et al. IRT1, an *Arabidopsis* transporter essential for iron uptake from the soil and for plant growth [J]. Plant Cell,2002,14:1223-1233
- [10] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for tassel traits in maize [J]. Crop Sci,1999,39:1439-1443
- [11] Mickelson S M, Stuber C S, Stuber L, et al. Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 × Mo17 population of maize [J]. Crop Sci,2002,42:1902-1909
- [12] 汤华,严建兵,黄益勤,等. 玉米 5 个农艺性状的 QTL 定位 [J]. 遗传学报,2005,32(2):203-209
- [13] 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
- [14] 王迪,李永祥,王阳,等. 控制玉米雄穗分枝数目和雄穗重的主效 QTL 的定位 [J]. 植物学报,2011,46(1):11-20
- [15] Chen D H, Ronald P C. A rapid DNA mini preparation method suitable for AFLP and other PCR applications [J]. Plant Mol Biol Rep,1999,17:53-57
- [16] Stam P. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: Join Map [J]. Plant J,1993,3:739-744
- [17] Tuberosa R, Parentoni S, Kim T S, et al. Mapping QTL for ABA concentration in leaves of a maize cross segregating for anthesis date [J]. Maize Genet Coop News Lett,1998,72:72-73
- [18] Li H, Ye G, Wang J. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. Genetics,2007,175:361-374
- [19] Zhang L, Li H, Li Z, et al. Interactions between markers can be caused by the dominance effect of quantitative trait loci [J]. Genetics,2008,180:1177-1190
- [20] Stuber C W, Edwards M D, Wendel J F. Molecular-marker-facilitated investigation of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits [J]. Crop Sci,1987,27:639-648
- [21] Knapp S J, Stroup W W, Ross W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny means basis [J]. Crop Sci,1985,25:192-194
- [22] 彭勃,王阳,李永祥,等. 不同水分环境下玉米产量构成因子及籽粒相关性状的 QTL 分析 [J]. 作物学报,2010,36(11):1832-1842
- [23] 谭巍巍,李永祥,王阳,等. 在干旱和正常水分条件下玉米穗部性状 QTL 分析 [J]. 作物学报,2011,37(2):235-248
- [24] Lee E A, Young J A, Azizi F, et al. Phenotypic and genotypic characterization of purple kernel streak in white food maize [J]. Crop Sci,2009,49:1235-1241
- [25] 孙凌玲,林兴娥,谢慧玲,等. 玉米自交系 K12 花丝红色基因的分子标记 [J]. 河南农业大学学报,2007,41(5):480-482