

# 玉米生育期 QTL 定位及上位性互作效应的遗传研究

韩娅楠<sup>1</sup>, 刘福建<sup>2</sup>, 王瑞霞<sup>3</sup>, 丁俊强<sup>1</sup>, 李志敏<sup>1</sup>, 李贤唐<sup>1</sup>, 吴建宇<sup>3</sup>

(1. 河南农业大学 农学院, 河南 郑州 450002; 2. 商丘技师学院, 河南 商丘 476100; 3. 河南农业大学 生命科学院, 河南 郑州 450002)

**摘要:**为了探讨玉米生育期的遗传规律,以自交系 N6和 BT-1为亲本组配了重组自交系 (Recombinant inbred line, R L)群体,利用 207个微卫星标记构建分子标记遗传连锁图谱,对生育期相关的抽雄、吐丝和散粉 3个性状进行 QTL 定位,并进行上位性效应分析。结果表明,在第 1染色体 umc1676 - umc1590区域和第 2染色体的 umc1422 - umc1776 区域存在共同控制抽雄、吐丝和散粉 3个性状的稳定的 QTL 位点。生育期 3个性状 QTL 的上位性分析,都检测到 3 对加性-加性上位性互作效应,分别可以解释 3.78% ~ 5.43%, 1.24% ~ 2.36%和 3.27% ~ 4.04%的表型遗传变异。上位性效应是生育期性状的重要遗传基础。

**关键词:** 玉米; 生育期; 数量性状基因座位; 上位性分析

**中图分类号:** S513.03 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2010)02-0084-04

## QTL Mapping and Epistasis Analysis of Flowering Related Traits in Maize

HAN Ya-nan<sup>1</sup>, LIU Fu-jian<sup>2</sup>, WANG Rui-xia<sup>3</sup>, DING Jun-qiang<sup>1</sup>,

LI Zhi-min<sup>1</sup>, LI Xian-tang<sup>1</sup>, WU Jian-yu<sup>3</sup>

(1. Agronomy College of Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 2. Shangqiu Technician Institution, Shangqiu 476100, China; 3. Life Sciences College of Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract:** Genetic studies of flowering related traits are important in maize breeding, in this study, a recombinant inbred line (R L) population derived from the cross between N6 and BT-1 was used for flowering related traits evaluation; a genetic linkage map with 207 SSR markers was constructed for quantitative trait loci (QTL) mapping. The results indicated that stable additive QTL conferring flowering related traits, including days to tasseling, days to silking and days to anthesis were identified on chromosomes 1 (bin 1.05 - 1.06) and 2 (bin 2.02) in two environments. For QTL with epistatic effects, 3 pairs of epistatic QTL were detected for days to tasseling, days to silking and days to anthesis, respectively, which can account for 3.78% - 5.43%, 1.24% - 2.36% and 3.27% - 4.04% phenotypic variation. Epistatic QTL are the important genetic basis for flowering related traits in maize.

**Key words:** Maize; Flowering related traits; Quantitative trait loci (QTL); Epistasis interaction

在作物育种实践中,既要考虑获得最大的光合时间,又要考虑作物类型和所在生态区区域特点以及耕作制度的影响,因而生育期适中是重要的育种目标之一<sup>[1]</sup>。不同生态区对玉米生育期的要求有所不同,相对来讲,东北春玉米区强调最大限度地发挥光能,黄淮海玉米区更关注与下茬作物如小麦的衔接,考虑上下两茬总的作物产量,因而玉米生育期的改良显得更为重要。玉米生育期改良的成效取决于掌握该性状遗传规律的深度和广度。近年来,国内外学者在不同玉米群体中检测到影响生育期性状

的多个 QTL<sup>[2-7]</sup>,加深了对玉米生育期的认识。由于 QTL 方法的不断完善,可以更深入地了解基因座位的遗传网络情况,其中,上位性效应逐渐成为理论研究的热点<sup>[8-10]</sup>。过去对玉米生育期的研究基于单个 QTL 效应的分析,不知道是否存在上位性效应,考虑到上位性效应存在的普遍性,有必要解析 QTL 之间的上位性互作并估算其效应,从而更好地指导育种实践。试验以生育期存在明显差异的优良自交系 N6和 BT-1为亲本,构建 F<sub>7,8</sub> R L 群体,利用混合线性模型的 QTL 分析方法,进行生育期性状的 QTL

收稿日期: 2009-11-12

基金项目: 国家高技术研究发展计划项目 ("863 计划") (2006AA10ZID5)

作者简介: 韩娅楠 (1984-), 女, 河南鄆城人, 在读硕士, 主要从事作物遗传育种研究。

通讯作者: 吴建宇 (1964-), 男, 河南淮阳人, 教授, 博士生导师, 主要从事玉米分子育种等方面的研究。

以及上位性互作效应分析,丰富生育期性状的遗传基础并为遗传改良提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料和性状调查

以生育期较短的自交系 N6和生育期较长的自交系 BT-1为亲本,采用单粒传法,构建了由 250 个家系组成的重组自交系 ( $F_{7:8}$ )群体。分别于 2007 年和 2008年春季种植于河南农业大学科教园区,随机区组设计,3次重复,家系单行种植,每行 15株,行距 0.67 m,株距 0.26 m,取中间 10株进行性状调查。从播种到 50%家系抽雄、吐丝、散粉的天数记为抽雄期、吐丝期、散粉期。

1.2 表型数据处理

以重组自交系群体每个家系平均数为基础,分别计算各性状平均数,作为性状表型值。应用 SAS 软件对亲本和家系的生育期性状进行统计分析,按完全随机模型估计方差组成成分,根据 Knapp 等<sup>[11]</sup>计算广义遗传力。并利用 SPSS软件,选用 T检验中的两尾法,评价性状间的相关关系。

1.3 遗传图谱的构建

在五至六叶期取亲本、 $F_1$ 、RL 家系叶片,利用 SDS法<sup>[12]</sup>提取并纯化总 DNA。根据玉米基因组数据库 (<http://www.maizegdb.org>)提供的引物序列,选取均匀分布于 10条染色体上的 600对 SSR 引物,筛选出双亲间具有多态性的 213对共显性标记,采用多态性好的 207对标记对重组自交系群体进行遗传作图。

对所有电泳条带进行统计,来源于 BT-1、N6带

型分别记为“1”和“2”,缺失记为“-”。利用“Kosambi”函数<sup>[13]</sup>将重组率转换成图距 (cM),用 MAPMAKER/EXPver 3.0<sup>[14]</sup>构建玉米分子遗传连锁图。图谱覆盖玉米基因组 1 826.9 cM,标记间平均距离为 8.8 cM。图谱标记顺序与 BM 公布的图谱顺序基本一致。第 1 染色体标记间平均距离最大,为 10.88 cM;第 8 染色体标记间平均距离最小,为 7.61 cM。在构建的遗传连锁图谱上,没有明显的断点,可以满足 QTL 定位的要求。

1.4 QTL 分析

采用 Network2.0<sup>[15]</sup>对生育期性状进行主效 QTL 定位、上位性以及与环境互作效应分析,计算每个 QTL 对各性状的加性效应和贡献率。

2 结果与分析

2.1 亲本间生育期相关性状的差异及在群体中的变异

亲本 N6、BT-1 和重组自交系群体在年份间的表现见表 1。2 个亲本在生育期上表现出明显差异,亲本 N6的抽雄、吐丝和散粉期较短;RL 系各性状的群体平均值接近中亲值,从 RL 系的变异幅度分析,均表现超双亲分离,并呈连续分布,符合多基因控制的数量性状特征。方差分析表明,重组自交系群体家系间在生育期上也存在极显著差异,两年表型数据的综合分析结果表明,抽雄期、吐丝期和散粉期的广义遗传力分别为 81.0%,87.3%和 86.5%,表现出较高的遗传力,表明群体生育期相关性状的遗传主要由基因型控制,适合进行 QTL 分析。

表 1 生育期在双亲间的差异及在 RL 群体中的变异

Tab 1 Variation of flowering related traits between two parents and among the RL population									
性状 Traits	年份 Years	亲本 Parents		RL 群体 RL population		变异来源 Variance components			遗传力 Heredity $h^2_{BS}$
		N6	BT-1	Mean	$\pm$ std	分布范围 Range	$\sigma^2_g$	$\sigma^2_{ge}$	$\sigma^2_e$
抽雄期	2007年	67.4 $\pm$ 1.3	76.4 $\pm$ 2.1	72.8 $\pm$ 3.5	66.0~83.0	36.57**	-	9.77	78.9
Tassel	2008年	63.2 $\pm$ 4.2	69.8 $\pm$ 0.5	67.3 $\pm$ 3.5	60.0~81.0	23.88**	-	1.08	95.7
emergence	2年综合	65.4 $\pm$ 0.9	73.1 $\pm$ 1.3	70.0 $\pm$ 3.2	63.7~79.5	48.19**	9.44**	6.95	81.0
吐丝期	2007年	70.1 $\pm$ 1.4	78.8 $\pm$ 0.7	75.7 $\pm$ 3.6	68.0~85.5	35.90**	-	7.17	83.4
Silk	2008年	66.4 $\pm$ 0.7	72.0 $\pm$ 1.2	70.0 $\pm$ 3.7	61.0~85.0	24.71**	-	0.93	96.4
emergence	2年综合	68.3 $\pm$ 1.0	75.4 $\pm$ 0.9	72.9 $\pm$ 3.4	65.7~83.0	48.90**	8.97**	5.16	87.3
散粉期	2007年	69.0 $\pm$ 3.5	78.0 $\pm$ 2.1	74.6 $\pm$ 3.6	67.3~83.0	36.08**	-	8.09	81.7
Anthesis	2008年	65.6 $\pm$ 0.5	71.8 $\pm$ 0.5	69.4 $\pm$ 3.6	61.0~83.0	23.88**	-	1.08	95.7
	2年综合	67.3 $\pm$ 2.0	74.9 $\pm$ 1.3	72.0 $\pm$ 3.3	64.8~81.8	48.20**	8.88**	5.78	86.5

注: \*\*. 代表显著性  $P < 0.01$ 。 Note: \*\*. Significant at  $P < 0.01$ .

根据重组自交系群体的抽雄期、吐丝期和散粉期 3 个性状在年份间的平均表现,对性状间的相关性进行分析(表 2)。在不同年份中,抽雄期、吐丝期和散粉期都呈极显著正相关,相关系数为 0.607~

0.950。因此,通过对生育期性状的相关性分析和控制这些性状的 QTL 分析,可以进一步解析在遗传基础上的内在联系,为阐明生育期相关性状的遗传规律奠定基础。

表 2 玉米生育期相关性状的相关性分析

Tah 2 Correlation analysis of the flowering related traits in maize

年份 Years	性状 Traits	2007年			2008年		
		抽雄期 Tassel emergence	吐丝期 Silk emergence	散粉期 Anthesis	抽雄期 Tassel emergence	吐丝期 Silk emergence	散粉期 Anthesis
2007年	抽雄期 Tassel emergence	1					
	吐丝期 Silk emergence	0.865**	1				
	散粉期 Anthesis	0.950**	0.882**	1			
2008年	抽雄期 Tassel emergence	0.678**	0.676**	0.694**	1		
	吐丝期 Silk emergence	0.607**	0.695**	0.641**	0.898**	1	
	散粉期 Anthesis	0.679**	0.678**	0.699**	0.993**	0.897**	1

2.2 生育期相关性状 QTL 分析

应用基于混合线性模型的 Network 2.0 统计软件,对抽雄期、吐丝期和散粉期进行 QTL 分析(表 3)。抽雄期检测到 4 个 QTL,分布在第 1(2 个 QTL)、2 和 4 染色体上,单个 QTL 的贡献率为 1.33%~6.63%,累计可以解释 15.44%的表型遗传变异;吐丝期检测到 2 个 QTL,分别位于第 1 和第 2 染色体上,贡献率分别为 4.62%和 2.64%,累计

解释 7.24%的遗传变异;散粉期检测到 2 个 QTL,分别分布在第 1 和 2 染色体上,贡献率分别为 5.89%和 2.59%,累计解释遗传变异的 8.48%;在第 1 染色体 umc1676 - umc1590 区域和第 2 染色体的 umc1422 - umc1776 区域检测到共同控制抽雄、吐丝和散粉性状的 QTL。在检测到的 QTL 中,除位于第 1 染色体的增效等位基因来自于亲本 N6 外,其他 QTL 的增效位点均来自亲本 BT-1。

表 3 RL 群体生育期相关性状 QTL 的加性效应

Tah 3 Estimated significant additive effects of QTL involved in flowering related traits of RL population

性状 Traits	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	位点 Position	加性效应 Additive	表型贡献率 / % Variation
抽雄期 Tassel emergence	1.05 - 1.06	umc1676 - umc1590	101	- 1.19****	6.63
	1.06 - 1.07	bnlg1598 - bnlg1556	124.8	- 0.38****	3.77
	2.02	umc1422 - umc1776	56.2	0.79****	3.71
	4.09 - 4.10	umc1173 - bnlg589	161.6	0.77****	1.33
吐丝期 Silk emergence	1.05 - 1.06	umc1676 - umc1590	102	- 1.24****	4.62
	2.02	umc1422 - umc1776	56.2	0.73****	2.64
散粉期 Anthesis	1.05 - 1.06	umc1676 - umc1590	101	- 1.46****	5.89
	2.02	umc1422 - umc1776	58.2	0.69****	2.59

注:加性效应。正号表明来自 BT-1 的等位基因起增效作用;贡献率由复合区间作图软件直接计算出来;\*\*\*\*. 代表显著性  $P < 0.0001$ 。  
Notes: Additive effect. Positive values of the additive effect indicate that the BT-1 alleles are in the direction of increasing the plant traits; Variation explained by each QTL; \*\*\*\*. Significant at  $P < 0.0001$ .

表 4 RL 群体生育期相关性状 QTL 的上位性互作效应

Tah 4 Estimated epistasis effects of QTL detected for the flowering related traits in RLs

性状 Traits	标记区间 Marker interval	位置 Position	标记区间 Marker interval	位置 Position	互作效应值 Effort score	贡献率 / % Variation
抽雄期 Tassel emergence	ph011 - umc1885	1.09	umc1097 - nc007	5.00 - 5.01	1.06****	5.43
	bnlg1018 - umc2032	2.04	bnlg1200 - umc1666	7.01 - 7.02	- 0.82****	3.78
	bnlg1505 - umc1539	3.05	bnlg1380 - bnlg1792	7.02 - 7.03	- 0.82****	4.43
吐丝期 Silk emergence	umc1106 - bnlg1014	1.01	umc1536 - bnlg1233	2.09	0.64***	1.24
	umc2032 - umc2030	2.04	bnlg1200 - umc1666	7.01 - 7.02	- 0.80****	2.36
	umc1307 - bnlg1505	3.05	bnlg1200 - umc1666	7.01 - 7.02	- 0.77****	2.06
散粉期 Anthesis	ph011 - umc1885	1.09	umc1097 - nc007	5.00 - 5.01	1.03****	4.04
	umc2032 - umc2030	2.04	bnlg1200 - umc1666	7.01 - 7.02	- 0.85****	3.27
	umc1307 - bnlg1505	3.05	bnlg1380 - bnlg1792	7.02 - 7.03	- 0.85****	3.88

2.3 生育期相关性状 QTL 上位性效应分析

生育期性状的上位性效应分析结果见表 4。对于抽雄期性状,共检测到 3 对加性 × 加性上位性互作效应,表型贡献率为 3.78%~5.43%,涉及到第 1、2、3、5 和 7 染色体;对于吐丝期性状,检测到 3 对控制吐丝期的加性 × 加性上位性互作效应,表型贡献率为

1.24%~2.36%,涉及第 1、2、3 和 7 染色体;对于散粉期性状,检测到 3 对控制散粉期的加性 × 加性上位性互作效应,表型贡献率为 3.27%~4.04%,涉及第 1、2、3、5 和 7 染色体。在所有上位性互作位点中,没有发现显著的加性效应位点。进一步分析发现,部分上位性互作效应还控制一个以上的生育期性状。

如染色体 1.09 区和 5.00 - 5.01 区的互作效应, 分别与抽雄和散粉期有关; 2.04 区和 7.01 - 7.02 区的互作效应, 分别与吐丝期和散粉期有关。

以上结果表明, 一些 QTL 位点对表型没有直接影响, 但可以通过位点间互作对性状产生影响, 加性加性上位性效应是抽雄、吐丝和散粉等生育期性状的重要遗传组成。

### 3 讨论

利用重组自交系群体, 通过 2 年的试验, 在第 1 染色体的 umc1676-umc1590 区域 (bin1.05 - 1.06) 和第 2 染色 umc1422-umc1776 区域 (bin2.02) 检测到 2 个共同控制抽雄期、吐丝期和散粉期的稳定 QTL, 这 2 个稳定的 QTL 位点对生育期起到重要的作用, 这与前人的研究结果基本一致<sup>[16-20]</sup>。在 1.05 - 1.06 区, 分别检测到了控制抽雄、吐丝和散粉的 QTL, 在此区域内, 张吉民<sup>[7]</sup>、胡彦民<sup>[20]</sup>也分别检测到了 1 个开花期性状 QTL 和 1 个吐丝期 QTL, 这些结果表明, 第 1 染色体的 05 - 06 区段是控制抽雄、吐丝和散粉等生育期的 QTL 热点区域, 3 个性状间可能存在基因的多效性或者同一染色体区域多个 QTL 是紧密连锁的<sup>[3, 16, 17, 21]</sup>, 该区域是研究玉米抽雄、吐丝和散粉性状的重要基因组区段, 该区域新型标记的开发对分子标记辅助选择具有重要意义。

在玉米生育期的遗传组成中, 存在上位性效应<sup>[22-26]</sup>。试验通过对抽雄期、吐丝期和散粉期进行 QTL 分析, 不仅检测到了稳定的 QTL 以及 QTL 热点区域, 而且检测到极显著的上位性效应, 表型贡献率在 1.24% ~ 5.43%。深入分析发现, 对于分析的群体, 上位性位点中的单个位点的效应不显著, 对性状表现没有影响, 推测 QTL 可以通过位点间的互作, 对性状的表现起修饰作用。此外, 还检测到了一些上位性 QTL 同时影响 2 个生育期性状。因此, 可以初步推断上位性效应是玉米生育期性状重要的遗传基础。生育期性状上位性遗传效应以及形式的多样性需要在更广泛的范围内验证。

### 参考文献:

- [1] 李仕贵, 马玉清, 何平, 等. 不同环境条件下水稻生育期和株高的 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2002, 28 (4): 546 - 550.
- [2] Ribaut J M, Hoisington D A, Deutsch J A, et al. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize 1. Flowering parameters and the anthesis silking interval [J]. Theor Appl Genet, 1996, 92 (7): 905 - 914.
- [3] Veldboom L R, Lee M. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and nonstress environments. Plant height and flowering [J]. Crop Sci, 1996, 36 (5): 1320 - 1327.
- [4] Berke T G, Rocheford T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize [J]. Crop Sci, 1995, 35 (6): 1542 - 1549.
- [5] Reba C A, Blanchard P, Perret D, et al. Mapping quantitative trait loci controlling silking date in a diallel cross among four lines of maize [J]. Theor Appl Genet, 1997, 95 (3): 451 - 459.
- [6] Zehr B E, Dudley J W, Rufener G K. QTLs for degree of pollen-silk discordance, expression of disease lesion mimic, and leaf curl response to drought [J]. Theor Appl Genet, 1994, 68: 110 - 111.
- [7] 张吉民, 刘成, 石云素, 等. 干旱胁迫和正常灌溉条件下玉米开花相关性状的 QTL 分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5 (2): 161 - 165.
- [8] Cao G Q, Zhu J, He C X, et al. QTL analysis for epistatic effects and QTL × environment interaction effects on final height of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Genetica Sinica, 2001, 28 (2): 135 - 143.
- [9] 江良荣, 王伟, 黄建勋, 等. 水稻粒形性状的上位性和 QE 互作效应分析 [J]. 分子植物育种, 2009, 7 (4): 690 - 698.
- [10] 高用明, 朱军, 宋佑胜, 等. 水稻永久 F<sub>2</sub> 群体抽穗期 QTL 的上位性及其与环境互作效应的分析 [J]. 作物学报, 2004, 30 (9): 849 - 854.
- [11] Knapp S J, Stroup W W, Ross W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis [J]. Crop Sci, 1985, 25: 192 - 194.
- [12] 曹永国, 王国英, 王守才, 等. 玉米 RFLP 遗传图谱的构建及矮生基因定位 [J]. 科学通报, 1999, 44 (20): 2178 - 2182.
- [13] Kosambi D D. The estimation of map distances from recombination values [J]. Ann Eugen, 1944, 12: 172 - 175.
- [14] Lander E S, Green P, Abrahanson J. MAPMAKER: an interactive computer package maps of experimental and natural populations [J]. Genomics, 1987, 1: 174 - 181.
- [15] Wang S C, Basten C J, Zeng Z B. Windows QTL Cartographer Version 2.5. Available at <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WinQTLCart.html>
- [16] Veldboom L R, Lee M, Woodman W L. Molecular marker facilitated studies in an elite maize population. I. Linkage analysis and determination of QTL for morphological traits [J]. Theor Appl Genet, 1994, 88: 7 - 16.
- [17] Austin D F, Lee M. Genetic resolution and verification of quantitative trait loci for flowering and plant height with recombinant inbred lines of maize [J]. Genome, 1996, 39: 957 - 968.
- [18] 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.
- [19] 李玉玲, 李学慧, 董永彬, 等. 利用相同来源 F<sub>2</sub> 和 BC<sub>2</sub>S<sub>1</sub> 群体定位玉米生育期 QTL [J]. 华北农学报, 2007, 22 (6): 38 - 43.
- [20] 胡彦民, 吴欣, 李翠香, 等. 玉米制种花期相关性状的 QTL 分析 [J]. 南京农业大学学报, 2008, 31 (1): 11 - 16.
- [21] Alber B S, Edwards M D, Sterber C W. Isoenzymatic identification of quantitative trait loci in crosses of elite maize inbreds [J]. Crop Sci, 1991, 31: 267 - 274.
- [22] Doebley J, Stec A, Gustus C. Teosinte branched1 and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance [J]. Genetics, 1995, 141: 333 - 346.
- [23] 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: 121 - 131.
- [24] 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]. Mol Breeding, 2007, 20: 41 - 51.
- [25] Ding J Q, Wang X M, Subhash C, et al. Identification of QTL for maize resistance to common smut by using recombinant inbred lines developed from the Chinese hybrid Yuyu22 [J]. Theor Appl Genet, 2008, 49: 147 - 154.
- [26] 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全基因组扫描分析 [J]. 科学通报, 2006, 51 (12): 1413 - 1421.