

引用格式:

柳志华, 肖仁杰, 徐莹, 罗红兵, 黄成. 利用大刍草渗入系群体定位玉米株高和穗位高 QTL [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46(4): 381-385.

LIU Z H, XIAO R J, XU Y, LUO H B, HUANG C. QTL mapping of plant height and ear height in maize using a teosinte introgression line population[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2020, 46(4): 381-385.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



利用大刍草渗入系群体定位玉米株高和穗位高 QTL

柳志华¹, 肖仁杰¹, 徐莹¹, 罗红兵^{1,2}, 黄成^{1,2*}

(1.湖南农业大学农学院, 湖南 长沙 410128; 2.湖南省玉米工程技术研究中心, 湖南 长沙 410128)

摘要: 利用玉米自交系 W22 与大刍草杂交衍生得到的包含 866 个家系的渗入系群体, 结合均匀覆盖玉米全基因组的 19 838 个 SNP 分子标记, 采用 R/qtl 的多 QTL 模型对玉米株高和穗位高进行高精度的 QTL 定位分析。结果表明: 玉米株高和穗位高存在广泛的遗传变异, 属于典型的数量性状, 由微效多基因控制; 共检测到 4 个控制株高的 QTL, 分别位于第 1、5 和 8 染色体上, 单个株高 QTL 表型贡献率变幅为 2.33% ~ 4.85%, 加性效应的变幅为 2.33 ~ 6.01 cm; 共检测到 10 个控制穗位高的 QTL, 分别位于第 1、2、3、5、6、7 和 8 染色体上, 单个穗位高 QTL 表型贡献率的变幅为 1.77% ~ 6.15%, 加性效应的变幅为 1.75 ~ 6.25 cm。

关键词: 玉米; 大刍草渗入系; 株高; 穗位高; QTL 定位

中图分类号: S513.01 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2020)04-0381-05

QTL mapping of plant height and ear height in maize using a teosinte introgression line population

LIU Zhihua¹, XIAO Renjie¹, XU Ying¹, LUO Hongbing^{1,2}, HUANG Cheng^{1,2*}

(1.College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2.Maize Engineering Technology Research Center of Hunan Province, Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Using a large population of 866 maize-teosinte introgression lines that has been genotyped into 19,838 SNP markers, we performed a high resolution QTL mapping of the plant height and ear height. The results showed that there are wide genetic variations in plant height and ear height, which belong to typical quantitative traits and are controlled by the genes of small effect. Totally, 4 QTL of the plant height were located on chromosome 1, 5 and 8, and the phenotypic contribution rate and additive effect of each QTL ranged from 2.33% to 4.85% and from 2.33 cm to 6.01 cm, respectively. In addition, 10 QTL of the ear height were located on chromosome 1, 2, 3, 5, 6, 7 and 8, and the phenotypic contribution rate and additive effect of each QTL ranged from 1.77% to 6.15% and from 1.75 cm to 6.25 cm, respectively.

Keywords: maize; teosinte introgression line; plant height; ear height; QTL mapping

株高和穗位高是构成玉米理想株型的 2 个重要农艺性状。研究表明, 株高和穗位高过高, 会降低种植密度、抗倒伏性和收获指数; 过低, 则影响田

间通透性, 提高病虫害感染率, 降低生物产量^[1]。进一步解析玉米株高和穗位高的遗传基础, 对选育具有理想株型且高产的玉米品种具有重要意义。

收稿日期: 2019-10-17

修回日期: 2019-11-27

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0101803); 国家自然科学基金项目(31801319); 湖南省教育厅优秀青年项目(18B117)

作者简介: 柳志华(1993—), 女, 甘肃平凉人, 硕士研究生, 主要从事玉米种质创新与利用研究, liuzhihua317@stu.hunau.edu.cn; *通信作者, 黄成, 博士, 讲师, 主要从事玉米遗传学及功能基因组学研究, hc66@hunau.edu.cn

玉米株高和穗位高是典型的数量性状,由微效多基因控制。随着测序成本的逐渐降低和分子标记技术的快速发展,国内外研究者利用连锁群体和关联群体对玉米株高和穗位高开展了大量的定位研究^[2-7],并检测到许多控制玉米株高和穗位高的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)和关联位点,但仅有少数基因被克隆。*ZmGA3ox2* 主要在玉米茎尖表达,提高 *ZmGA3ox2* 的表达,促进 GA1 的积累,增加细胞长度和节间长,表现出更高的株高^[8]。*Dwarf3*^[9]、*Dwarf8*^[10]、*Dwarf9*^[11]、*Anther ear1*^[12] 和 *ZmGID1a*^[13] 可通过赤霉素途径调控玉米株高。*Brachytic2*^[14] 和 *ZmPIN1a*^[15] 是调控玉米生长素极性运输的关键基因,与野生型相比, *Brachytic2* 的突变体植株和 *ZmPIN1a* 的过表达植株均显著降低了株高和穗位高。尽管目前对玉米株高和穗位高的研究较多,但利用玉米-大刍草渗入系群体解析玉米株高和穗位高遗传基础的研究还鲜有报道。

本研究中,利用包含 866 个家系的玉米-大刍草渗入系群体,结合均匀覆盖全基因组的 19 838 个 SNP 分子标记,对玉米株高和穗位高进行高精度的 QTL 定位分析,旨在为进一步克隆玉米株高和穗位高 QTL 和分子标记辅助选择育种提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

以玉米自交系 W22 作为受体亲本和轮回亲本,以大刍草(*Zea mays ssp. parviglumis*)作为供体亲本,通过杂交 1 次、回交 2 次和自交 3 次衍生而成 BC₂S₃ 渗入系群体,共包含 866 个家系。该群体已经利用 GBS(genotyping-by-sequencing)简化基因组测序技术获得了均匀覆盖玉米全基因组的 19 838 个 SNP 分子标记。

1.2 方 法

1.2.1 试 验 设 计

2019 年春季在湖南省浏阳市(28.2°N, 113.6°E)国家农作物品种区域试验站种植 BC₂S₃ 渗入系群体。田间试验采用扩增式不完全随机区组设计。每个小区种植 2 行,每行种植 15 株,株距 25 cm。每垄种植 2 个家系。垄高 15 cm,垄宽 70 cm,沟宽

30 cm。田间管理同当地生产管理。

1.2.2 表 型 调 查

散粉 10 d 后调查株高和穗位高,每个家系从第 3 株开始,连续调查 8 个单株。株高即从地面至植株顶叶叶环的高度。穗位高即从地面至最上部雌穗着生节的高度。

1.2.3 数 据 分 析

利用 SAS 软件计算每个家系株高和穗位高的最佳线性无偏估计值(BLUP),运用 R 软件对表型数据进行正态分布检验,计算变异系数、偏度、峰度,并分析株高和穗位高的相关性。

1.2.4 QTL 定 位

参照 HUANG 等^[16]的方法,利用 R/qtl 的多 QTL 模型进行 QTL 定位分析。应用 Haley-Knott 回归进行 QTL 简单区间定位分析,并采用置换检验(permutation test)10 000 次的方法确定各性状 QTL 的 LOD 阈值($\alpha = 0.05$)。将简单区间定位得到的 QTL 模型进行多 QTL 模型拟合,并利用 R/qtl 的 refineqtl 命令优化每个 QTL 的位置。进一步利用 addqtl 命令检测基因组是否存在其他显著改善模型的 QTL,如果检测到新的 QTL,则重新拟合多 QTL 模型和优化 QTL 位置。重复此过程,直至检测不到新的 QTL。最后利用 fitqtl 命令计算所有 QTL 解释的总表型贡献率及单个 QTL 的加性效应和表型贡献率。参照 MCCOUCH 等^[17]在 1997 年提出的方法进行 QTL 命名。

2 结 果 与 分 析

2.1 株高和穗位高表型值统计分析

运用 R 软件对玉米-大刍草渗入系群体的株高和穗位高表型值进行统计分析,结果(表 1)表明:渗入系群体的株高和穗位高存在广泛的遗传变异,株高和穗位高的变异范围分别为 113.2~192.3 cm 和 28.0~81.5 cm,变异系数分别为 8.35%和 18.85%,穗位高的变异程度大于株高;株高和穗位高的偏度和峰度绝对值均小于 1,说明渗入系群体的株高和穗位高表型值均服从正态分布,呈现典型的数量性状遗传特征,符合 QTL 定位要求。

表 1 株高和穗位高表型值的统计分析结果

性状	均值/cm	变异范围/cm	变异系数/%	偏度	峰度
株高	154.6	113.2~192.3	8.35	-0.04	0.18
穗位高	50.6	28.0~81.5	18.85	0.33	-0.11

2.2 株高和穗位高的频率分布及相关性分析

频率分布分析结果(图 1-a, 图 1-b)表明, 渗入系群体的株高和穗位高表型值均呈现连续性变异,

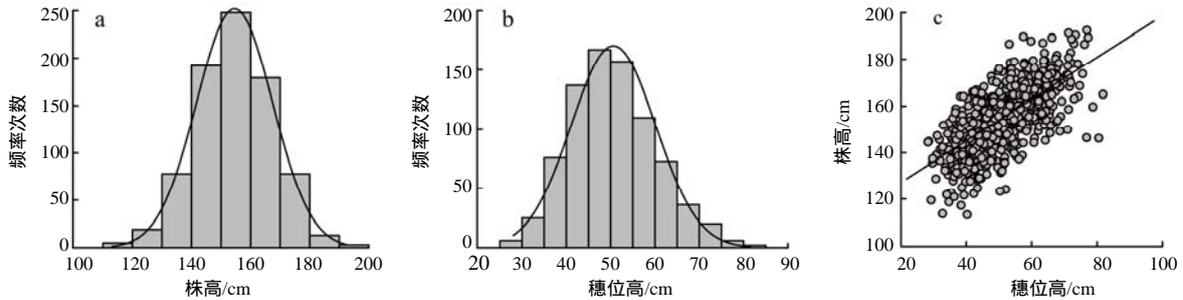


图 1 株高和穗位高的频率分布及相关性分析结果

Fig. 1 Frequency distribution and correlation analysis of plant height and ear height

且频数分布图与正态分布曲线拟合较好, 表明株高和穗位高属于典型的由多基因控制的数量性状。相关性分析结果(图 1-c)表明, 株高和穗位高之间存在极显著的正相关, Pearson 相关系数为 0.66($P < 0.01$), 株高和穗位高的拟合方程为 $y = 0.89x + 109.36$, 株高和穗位高呈线性的正相关关系, 表明株高和穗位高可能具有相似的遗传基础, 具有部分相同的调控基因和代谢途径。

2.3 株高和穗位高 QTL 定位分析

利用 R/qtl 的多 QTL 模型对渗入系群体的株高和穗位高进行 QTL 定位分析, 采用置换检验 10 000

次的方法, 确定株高和穗位高 QTL 的 LOD 阈值(分别为 4.22 和 4.16), 共检测到 14 个 QTL, 分别位于第 1、2、3、5、6、7 和 8 染色体上(图 2)。

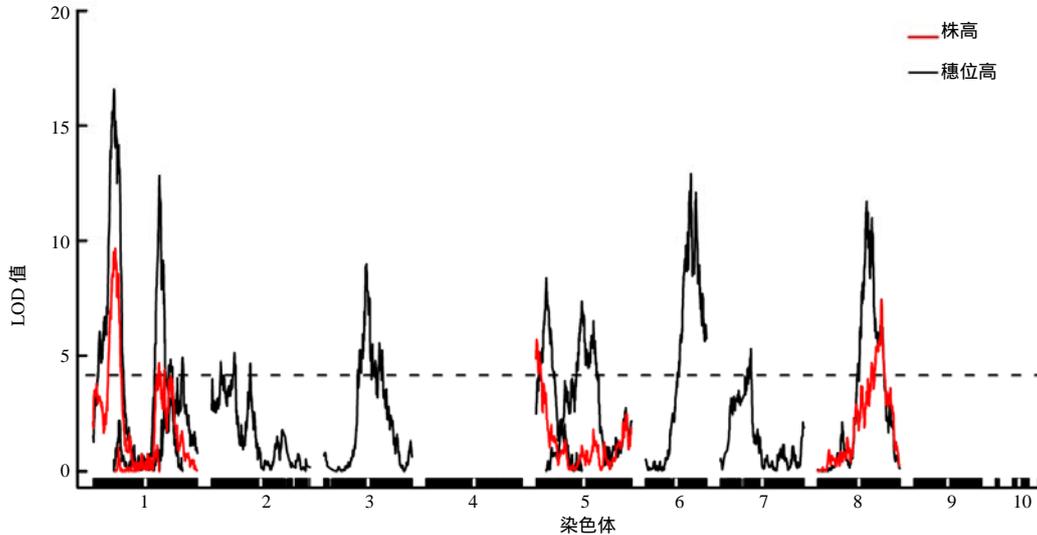


图 2 株高和穗位高 QTL 图谱

Fig.2 QTL map for plant height and ear height

2.3.1 株高 QTL

共检测到 4 个玉米株高 QTL, 分别为 *qPH1-1*、*qPH1-2*、*qPH5-1* 和 *qPH8-1*, 位于第 1、5 和 8 染色体上, 两侧分子标记分别为 m00824 与 m01009、m06413 与 m06822、m25156 与 m25315、m45071

与 m45142, 单个 QTL 的 LOD 峰值为 4.77~9.77, 加性效应大小为 2.33~6.01 cm, 表型贡献率为 2.33%~4.85%, 且 4 个 QTL 的增效等位基因均来自大刍草(表 2)。

表2 株高和穗位高 QTL 定位结果

QTLs	染色体	标记区间	遗传位置/cM	LOD 值	加性效应/cm	显性效应/cm	贡献率/%
<i>qPH1-1</i>	1	m00824—m01009	41.03	9.77	4.83	0.49	4.85
<i>qPH1-2</i>	1	m06413—m06822	119.83	4.77	6.01	3.17	2.33
<i>qPH5-1</i>	5	m25156—m25315	2.50	5.79	3.52	2.74	2.84
<i>qPH8-1</i>	8	m45071—m45142	117.14	7.53	2.33	6.27	3.71
<i>qEH1-1</i>	1	m00817—m00912	38.39	16.58	3.90	1.63	6.15
<i>qEH1-2</i>	1	m06496—m06617	119.83	12.84	6.25	2.93	4.71
<i>qEH1-3</i>	1	m07716—m07838	161.32	4.92	1.75	2.15	1.77
<i>qEH2-1</i>	2	m08456—m10331	42.00	5.11	2.84	0.09	1.84
<i>qEH3-1</i>	3	m16893—m17099	77.47	8.95	3.94	1.61	3.25
<i>qEH5-1</i>	5	m25461—m25542	19.33	8.36	3.28	0.59	3.03
<i>qEH5-2</i>	5	m28055—m29030	82.91	7.35	2.25	2.14	2.66
<i>qEH6-1</i>	6	m35223—m35631	82.19	12.92	3.33	2.57	4.74
<i>qEH7-1</i>	7	m36519—m38032	55.24	5.29	-2.30	0.54	1.90
<i>qEH8-1</i>	8	m43919—m44688	89.75	11.70	2.79	2.52	4.28

“-”示大刍草等位基因的显性效应减少的性状表型值。

2.3.2 穗位高 QTL

共检测到 10 个玉米穗位高 QTL, 分别为 *qEH1-1*、*qEH1-2*、*qEH1-3*、*qEH2-1*、*qEH3-1*、*qEH5-1*、*qEH5-2*、*qEH6-1*、*qEH7-1* 和 *qEH8-1*, 位于第 1、2、3、5、6、7 和 8 染色体上, 两侧分子标记分别为 m00817 与 m00912、m06496 与 m06617、m07716 与 m07838、m08456 与 m10331、m16893 与 m17099、m25461 与 m25542、m28055 与 m29030、m35223 与 m35631、m36519 与 m38032、m43919 与 m44688, 单个 QTL 的 LOD 峰值为 4.92 ~ 16.58, 加性效应大小为 1.75 ~ 6.25 cm, 表型贡献率为 1.77% ~ 6.15%, 且 10 个 QTL 中有 9 个 QTL 的增效等位基因来自大刍草, 只有 *qEH7-1* 的增效等位基因来自玉米自交系 W22(表 2)。

进一步分析发现, 位于第 1 染色体上的株高 QTL *qPH1-1*(35.0 ~ 44.0 cM) 与穗位高 QTL *qEH1-1*(35.0 ~ 39.6 cM) 的置信区间存在重叠, 位于第 1 染色体上的株高 QTL *qPH1-2*(113.3 ~ 125.2 cM) 与穗位高 QTL *qEH1-2*(117.9 ~ 122.3 cM) 的置信区间也存在重叠, 且增效等位基因均来自大刍草, 表明这 2 个区段可能存在紧密连锁的控制玉米株高和穗位高的不同基因, 或是同一基因的一因多效作用。

3 结论与讨论

本研究中, 玉米株高和穗位高之间存在极显著

的正相关关系, 表明株高和穗位高可能具有相似的遗传基础, 且一般株高较高的植株穗位高也相应较高, 这与前人的研究结果相一致^[1-2]。QTL 定位分析发现: 在第 1 染色体上的 2 个区段均检测到置信区间重叠的株高和穗位高 QTL, 表明这 2 个区段可能存在紧密连锁的控制玉米株高和穗位高的不同基因, 或是同一基因的一因多效作用; 在第 5 和 8 染色体上, 同时检测到了株高和穗位高 QTL, 但 QTL 的置信区间没有重叠; 大部分株高和穗位高 QTL 的置信区间没有重叠, 甚至位于不同的染色体上, 在玉米第 2、3、6 和 7 染色体上仅检测到穗位高 QTL, 而没有检测到株高 QTL。以上结果表明, 控制玉米株高和穗位高的基因大多是不同的, 即株高和穗位高具有相对独立的遗传基础和不同的遗传调控机制; 因此, 在今后的育种实践中, 可以单独改良玉米株高和穗位高。

参考文献:

- [1] 兰进好, 褚栋. 玉米株高和穗位高遗传基础的 QTL 剖析[J]. 遗传, 2005, 27(6): 925-934.
LAN J H, CHU D. Study on the genetic basis of plant height and ear height in maize(*Zea mays* L.) by QTL dissection[J]. Hereditas (Beijing), 2005, 27(6): 925-934.
- [2] 郑德波, 杨小红, 李建生, 等. 基于 SNP 标记的玉米株高及穗位高 QTL 定位[J]. 作物学报, 2013, 39(3): 549-556.
ZHENG D B, YANG X H, LI J S, et al. QTL

- identification for plant height and ear height based on SNP mapping in maize(*Zea mays* L.)[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(3): 549–556.
- [3] 何坤辉, 常立国, 崔婷婷, 等. 多环境下玉米株高和穗位高的 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(8): 1443–1452.
HE K H, CHANG L G, CUI T T, et al. Mapping QTL for plant height and ear height in maize under multi-environments[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(8): 1443–1452.
- [4] LI X P, ZHOU Z J, DING J Q, et al. Combined linkage and association mapping reveals QTL and candidate genes for plant and ear height in maize[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 833.
- [5] WANG B B, LIU H, LIU Z P, et al. Identification of minor effect QTLs for plant architecture related traits using super high density genotyping and large recombinant inbred population in maize(*Zea mays*)[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 17.
- [6] WENG J F, XIE C X, HAO Z F, et al. Genome-wide association study identifies candidate genes that affect plant height in Chinese elite maize(*Zea mays* L.) inbred lines[J]. *PLoS One*, 2011, 6(12): e29229.
- [7] YANG N, LU Y L, YANG X H, et al. Genome wide association studies using a new nonparametric model reveal the genetic architecture of 17 agronomic traits in an enlarged maize association panel[J]. *PLoS Genetics*, 2014, 10(9): e1004573.
- [8] TENG F, ZHAI L H, LIU R X, et al. *ZmGA3ox2*, a candidate gene for a major QTL, *qPH3.1*, for plant height in maize[J]. *The Plant Journal*, 2013, 73(3): 405–416.
- [9] WINKLER R G, HELENTJARIS T. The maize *Dwarf3* gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in gibberellin biosynthesis[J]. *The Plant Cell*, 1995, 7(8): 1307–1317.
- [10] THORNSBERRY J M, GOODMAN M M, DOEBLEY J, et al. *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time[J]. *Nature Genetics*, 2001, 28(3): 286–289.
- [11] WINKLER R G, FREELING M. Physiological genetics of the dominant gibberellin-nonresponsive maize dwarfs, *Dwarf8* and *Dwarf9*[J]. *Planta*, 1994, 193(3): 341–348.
- [12] BENSON R J, JOHAL G S, CRANE V C, et al. Cloning and characterization of the maize *An1* gene[J]. *The Plant Cell*, 1995, 7(1): 75–84.
- [13] 白文钦, 胡明瑜, 潘晓雪, 等. 玉米赤霉素受体基因 *ZmGID1a* 的克隆及功能研究[J]. *安徽农业大学学报*, 2019, 46(1): 133–140.
BAI W Q, HU M Y, PAN X X, et al. Cloning and functional study of *ZmGID1a* gene in maize[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2019, 46(1): 133–140.
- [14] MULTANI D S, BRIGGS S P, CHAMBERLIN M A, et al. Loss of an MDR transporter in compact stalks of maize *br2* and sorghum *dw3* mutants[J]. *Science*, 2003, 302: 81–84.
- [15] LI Z X, ZHANG X R, ZHAO Y J, et al. Enhancing auxin accumulation in maize root tips improves root growth and dwarfs plant height[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(1): 86–99.
- [16] HUANG C, CHEN Q Y, XU G H, et al. Identification and fine mapping of quantitative trait loci for the number of vascular bundle in maize stem[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(1): 81–90.
- [17] MCCOUCH S R, CHO Y G, YANO M, et al. Report on QTL nomenclature[J]. *Rice Genetics Newsletter*, 1997, 14: 11–13.

责任编辑: 毛友纯
英文编辑: 柳正