

周 玲, 张体付, 梁帅强, 等. 利用三重测交群体解析玉米穗部性状杂种优势遗传学基础[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(5): 986-992.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.05.005

利用三重测交群体解析玉米穗部性状杂种优势遗传学基础

周 玲, 张体付, 梁帅强, 陆海燕, 吕远大

(江苏省农业科学院种质资源与生物技术研究所/江苏省农业生物学重点实验室, 江苏 南京 210014)

摘要: 玉米穗部性状与产量密切相关, 剖析控制穗部性状杂种优势数量性状位点(QTL)有助于加深杂种优势作用机制的理解, 为杂种优势的应用提供理论指导。本研究根据三重测交交配设计方法组配了 121 个测交后代的三重测交(TTC)群体, 并利用完备区间作图法(ICIM)对穗部性状杂种优势进行了 QTL 分析。经检测, 共发现 13 个主效 QTLs。其中, 穗长检测到 2 个 QTL, 穗粗检测到 4 个 QTL, 穗行数检测到 1 个 QTL, 行粒数检测到 2 个 QTL, 百粒质量检测到 4 个 QTL。这些 QTL 分别分布于第 1、第 2、第 3、第 4、第 5 和第 10 染色体上。QTL 位点作用模式分析结果表明, 超显性位点最多(10 个), 加性位点最少(2 个), 单位点可解释 8.2%~23.3% 的表型变异。对 QTL 位点上位性互作进一步剖分发现, 穗粗、穗行数和百粒质量性状中存在 9 对不同位点的上位性互作, 单位点可解释 20.4%~35.3% 的表型变异。研究结果表明, 加性、显性及两位点上位性互作是玉米穗部性状杂种优势形成的主要遗传学基础。

关键词: 玉米; 穗部性状; 杂种优势; 三重测交群体; 数量性状位点(QTL)

中图分类号: S513.035.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2017)05-0986-07

Deciphering the genetic basis of heterosis for ear traits using the triple testcross population in maize

ZHOU Ling, ZHANG Ti-fu, LIANG Shuai-qiang, LU Hai-yan, LYU Yuan-da

(Institute of Crop Germplasm and Biotechnology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Provincial Key Laboratory of Agrobiotechnology, Nanjing 210014, China)

Abstract: Ear traits are closely correlated with the yield in maize. The understanding of the genetic basis of heterosis for ear traits could facilitate maize breeding program. In this study, the triple testcross(TTC) populations consisting of 121 testcross progenies were constructed based on the TTC genetic mating design. In total, thirteen different QTLs for five ear traits were mapped on chromosomes 1, 2, 3, 4, 5 and 10 using inclusive composite interval mapping (ICIM) method. Of these, 2, 4, 1, 2 and 4 QTLs were detected for ear length (EL), ear diameter (ED), rows per ear (RPE), kernels per row (KPR) and hundred kernel weight (HKW), respectively. According to the action mode of QTLs, these QTLs for five ear traits were classified as overdominant (10) and additive (2), with single locus accounting for 8.2%~23.3% of the total variation. In addition, nine marker pairs with digenic epistatic effects were scanned for the ED, RPE and HKW, and the

total variation explained by single digenic interaction was 20.4%~35.3%. These findings suggest that additive, dominant and digenic epistasis contribute to genetic basis of heterosis for maize ear traits together.

Key words: maize; ear trait; heterosis; triple testcross population; quantitative trait locus(QTL)

收稿日期: 2017-04-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(31671760、31601315); 江苏省自然科学基金项目(BK20160582)

作者简介: 周 玲(1987-), 女, 安徽合肥人, 博士, 助理研究员, 研究方向为作物遗传育种。(E-mail) zlingxiaoyao@163.com。张体付为共同第一作者。

杂种优势是指 2 个以上遗传基础不同的亲本杂交所产生的杂种后代优于亲本的现象,在作物育种中得到了广泛应用,特别是玉米产量的提高,主要来源于其强大的杂种优势^[1-4]。玉米穗部性状与产量密切相关,其百粒质量、穗长、穗粗、穗行数和行粒数是增产的主要影响因素^[5-7],剖析控制穗部性状杂种优势数量性状位点(QTL)有助于加深对杂种优势作用机制的理解。近年来,对杂种优势遗传基础的阐述已经由早期的显性假说和超显性假说发展到现在的基因组(DNA)、转录组(RNA)和蛋白组等多组学水平^[8-12]。杂种优势的遗传机理存在多种结论,通过对目标性状杂种优势 QTL 位点的剖析,可以明确 QTL 的作用模式及其遗传效应。目前,许多学者利用不同的分离群体对玉米穗部相关性状进行了大量研究,鉴定出许多控制穗部性状的主效 QTL,并在育种中得到了一定的应用。例如,Yan 等^[13]采用 R/qtl 方法检测到穗行数、行粒数和百粒质量的主效 QTL 分别为 7 个、5 个和 5 个。尽管近几年研究检测到的 QTL 数目逐渐增多,但是对于同一性状,由于所用材料、环境和 QTL 分析方法不同,研究结果也不尽相同,说明玉米穗部性状遗传规律较为复杂且易受环境影响。对于复杂的数量性状来说,上位性效应是解析其遗传基础必不可少的。例如,Ma 等^[14]对玉米产量相关性状进行了 QTL 定位,得到 10 个穗长 QTLs, 13 个穗行数 QTLs, 2 个粒质量 QTLs,同时进行了 QTL 之间的上位性互作分析,得到 44 个上位性互作 QTLs,包含大部分主效 QTLs。研究结果表明,上位性效应可能参与主效 QTL 对相关性状的影响,是玉米产量性状的重要遗传基础。然而,受遗传群体的限制,对相关 QTL 上位性互作研究的报道较少。为了进一步了解 QTL 的上位性互作, Kearsey 和 Jinks^[15]开发了一套三重测交(TTC)遗传交配设计,该交配设计可以精确地检测上位性互作并且在上位性不存在的情况下无偏地估计加性效应和显性效应。Li 等^[16]、张体付等^[17]和 Kusterer 等^[18]分别以水稻、玉米和拟南芥为材料,利用 TTC 设计,对杂种优势 QTL 进行分析。杂种优势 QTL 定位分析所用的群体和方法较多,但与常规遗传群体相比,来源于 IBM(Intermated B73×Mo17)重组自交系群体测交后代的 TTC 群体由于在 F_1 代进行了 4 次互交,含有更高的遗传交换信息,因此可构建高分辨率的遗传图谱^[19]。尽管复合区间作图

(CIM)法是近 10 年来广泛应用的 QTL 或者基因定位方法,但其算法本身存在一些缺陷,致使检测的 QTL 效应可能会被侧连标记之外的标记变量吸收,难以推广到上位型互作 QTL 的定位上,而完备区间作图(ICIM)法可以克服 CIM 法的不足,大大提高上位性 QTL 的检测功效,更好地检测连锁 QTL^[20]。

本研究拟以玉米高交换信息遗传群体 IBM 组配的 TTC 群体为研究群体,构建高分辨率遗传图谱,利用 ICIM 法对穗长、穗粗、穗行数、行粒数和百粒质量进行全基因扫描,检测该遗传背景下各性状的杂种优势 QTL 位点,并对互作位点进行剖析,明确穗部性状杂种优势 QTL 的作用模式及遗传效应,以为穗部性状杂种优势的利用提供指导。

1 材料与方法

1.1 三重测交群体(TTC)的构建

根据 Kearsey 等^[15]提出的 TTC 遗传设计方法,随机选取 121 株不同的 IBM 株系,分别与其亲本 B73、Mo17 和 F_1 (B73×Mo17)进行测交得到 TTC 群体后代 TC(B)、TC(M)和 TC(F),构建了包含 363 株不同基因型个体的 3 个测交群体,每个测交群体 121 株。

1.2 穗部性状田间调查

2014 年在江苏省农业科学院六合试验基地,采用完全随机区组设计,共设 3 个小区,每个小区包括 121 个 IBM 重组自交家系(RIL)、121 个 TC(B)、121 个 TC(M)及 121 个 TC(F)。设 B73、Mo17 及杂交种 F_1 为对照。小区为单行区,行长 3.6 m,行距 60.0 cm,株距 30.0 cm。为减轻边际效应的影响,小区周边种植了保护行。玉米的整个生育期采用常规栽培管理措施。田间管理同一般大田,成熟后每个小区考种 5 个穗,项目包括穗长、穗粗、穗行数和行粒数,取小区的均值作为每个材料的数据,脱粒后测定籽粒百粒质量,每个小区测 2 次百粒质量,以均值作为小区数据。

1.3 数据处理

穗部性状的杂种优势通过中亲优势进行度量: $MPH = (F_1 - MP) / MP \times 100\%$ (MPH: 中亲优势; F_1 : 杂种中基因表达强度; MP: 双亲表达强度平均值)。根据 Kearsey 等^[15]提出的方法将 121 个 IBM RIL 与 TC(B)、TC(M)和 TC(F)的测交后代表型值分别表示为 L_{1i} 、 L_{2i} 和 L_{3i} ($i = 1, 2, 3, \dots, 121$)。对每一个

RIL 计算和式 $Z_1 = (L_{1i} + L_{2i})/2$, 差式 $Z_2 = L_{1i} - L_{2i}$, 以及差式 $Z_3 = L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$, 用于加性、显性和上位性 QTL 分析。用 SPSS 17.0 软件进行基因型均值统计和方差分析。

1.4 QTL 定位及其作用模式分析

基于 Jiang 等^[21]构建的遗传连锁图谱, 包含 77 个插入/缺失 (InDel), 32 个大片段存在/缺失 (PAV), 61 个单核苷酸多态性 (SNP) 以及 744 个简单序列重复 (SSR), 总遗传图距为 4 263.1 cM, 穗部性状的主效 QTL 通过 ICIM 法进行分析, 利用 QTL IciMapping V4.0 软件分析两位点上位性互作。QTL 的鉴定标准为: 当优势对数 (LOD) > 2.5 且 $P < 0.001$ 时, 为显著的主效 QTL, 当 $LOD > 5.0$ 且 $P < 0.000 1$ 时, 为显著的两点互作。通过检测到的 QTL 位点分别对 Z_1 和 Z_2 进行效应估计得到其显性度

$|d_i^*/a_i^*|$, 根据显性度的大小可区分 QTL 作用方式^[22], 分为加性 (A: $|d_i^*/a_i^*| < 0.2$)、部分显性 (PD: $0.2 \leq |d_i^*/a_i^*| < 0.8$)、显性 (D: $0.8 \leq |d_i^*/a_i^*| < 1.2$) 及超显性 (OD: $|d_i^*/a_i^*| \geq 1.2$)^[23]。

2 结果与分析

2.1 穗部性状的杂种优势分析

测定了亲本自交系 B73、Mo17 以及杂交种 F_1 的穗长、穗粗、穗行数、行粒数及百粒质量, 并计算了中亲值和中亲优势。结果 (表 1) 显示, 玉米杂交种 F_1 在所测定的 5 个性状上都表现明显的中亲优势, 经过 t 测验分析均达到极显著水平 ($P < 0.01$), 产生超亲优势, 其中以行粒数优势最高 (113.7%), 穗长和穗粗次之 (56.4% 和 43.3%), 百粒质量和穗行数最低 (31.7% 和 24.1%)。

表 1 穗部性状的杂种优势

Table 1 The phenotypic value and heterosis of ear architectural traits

试验材料与参数	穗长 (cm)	穗粗 (cm)	穗行数 (个)	行粒数 (个)	百粒质量 (g)
B73	13.1±3.2	3.3±0.3	13.6±2.6	16.6±5.1	17.0±2.0
Mo17	14.9±2.7	2.7±0.2	9.6±0.9	24.2±6.2	16.4±2.6
F_1	21.9±1.5	4.3±0.2	14.4±0.9	43.6±2.2	22.0±1.5
中亲值	14.0±2.9	3.0±0.2	11.6±1.5	20.4±5.5	16.7±1.3
中亲优势 (%)	56.4	43.3	24.1	113.7	31.7

B73、Mo17: 亲本; F_1 : B73×Mo17。

2.2 RIL 和 TTC 群体穗部性状群体表现及其相关性

RIL 和 TTC 群体穗长、穗粗、穗行数、行粒数和百粒质量的均值及变异见表 2, 结果表明, 各性状的表型值因测交后代不同而存在明显差异。行粒数表型值在 TC (B)、TC (M) 和 TC (F) 群体内的变异范围分别高达 4.0~42.0、16.0~50.0 和 11.0~49.0, 相比较而言, 穗行数表型值的变异范围偏小, 分别为 10.0~20.0、8.0~18.0、8.0~18.0。另外, 在同一环境下, RIL、TC (B)、TC (M) 及 TC (F) 4 个群体穗部性状的田间表现存在明显差异。RIL 群体的穗长、穗粗、行粒数和百粒质量平均值分别为 14.7 cm、3.2 cm、22.0 个和 18.9 g, 均明显低于 TC (B)、TC (M) 及 TC (F) 群体的平均值, 表明以 RIL 为亲本组配的测交后代在穗部性状上具有较强的杂种优势。 t 测

验发现 TC (B) 与 TC (M) 群体间的穗部性状均值差异均显著 ($P < 0.01$), 但是穗粗、穗行数的均值表现为 TC (B) 群体显著高于 TC (M) 群体, 而穗长、行粒数、百粒质量的均值表现为 TC (M) 群体显著高于 TC (B) 群体, 这与双亲的表型均值差异相符。RIL 与 F_1 杂交产生的 TC (F) 穗部性状的均值介于纯合亲本 RIL 与杂合亲本 F_1 之间, 也表明基因组的杂合性对穗部性状的杂种优势具有重要贡献 (基因组杂合性表现为: $F_1 > TC (F) > RIL$)。 t 测验显示 TC (F) 群体的穗长和百粒质量与 TC (B) 群体和 TC (M) 群体的均值差异不显著, 穗粗、穗行数及行粒数的均值则差异显著 ($P < 0.01$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.05$)。基于 RIL 群体和 3 个测交群体, 对穗部性状的相关性进行分析, 发现除了穗行数与行粒数和百粒质量间呈显著负相关关系外, 其他性状之间呈显著正相关关系 (表 3)。

表 2 重组自交系及 3 个测交群体穗部性状表型值变异

Table 2 Statistics of variation for ear architectural traits in recombinant inbred line(RIL) and three triple testcross(TTC) population

群体	数值	穗长(cm)	穗粗(cm)	穗行数(个)	行粒数(个)	百粒质量(g)
RIL	最大值	27.7	4.3	16.0	41.0	26.2
	最小值	7.5	2.2	10.0	10.0	9.7
	均值	14.7±4.1	3.2±0.4	12.4±1.6	22.0±6.9	18.9±4.2
TC(B)	最大值	29.1	4.7	20.0	42.0	29.1
	最小值	5.4	2.2	10.0	4.0	9.1
	均值	15.9±3.5	3.7±0.4	14.5±1.8	26.9±6.9	19.3±3.9
TC(M)	最大值	24.7	4.6	18.0	50.0	32.0
	最小值	11.8	2.4	8.0	16.0	8.4
	均值	19.2±4.2	3.6±0.3	11.8±1.4	35.0±5.8	22.4±4.8
TC(F)	最大值	26.2	4.9	18.0	49.0	30.0
	最小值	7.9	2.4	8.0	11.0	10.1
	均值	17.7±4.9	3.7±0.4	13.4±1.6	32.0±7.1	20.7±4.0

RIL: 杂交种 F₁(B73×Mo17) 互交的后代; TC(B): RIL 与亲本 B73 测交的后代; TC(M): RIL 与亲本 Mo17 测交的后代; TC(F): RIL 与杂交种 F₁(B73×Mo17) 测交的后代。

表 3 穗部性状的相关性分析

Table 3 Correlation analysis between ear architectural traits

性状	相关系数			
	穗长	穗粗	穗行数	行粒数
穗粗	0.3 **			
穗行数	0.1 **	0.5 **		
行粒数	0.7 **	0.4 **	-0.1 **	
百粒质量	0.4 **	0.1 **	-0.4 **	0.2 **

** 表示相关性达 0.01 显著水平。

2.3 穗部性状 QTL 定位及互作分析

利用三重测交群体穗部性状的转化数据 Z_1 、 Z_2 和 Z_3 , 通过 ICIM 法对加性、显性和上位性 QTL 进行分析, 并根据 Z_1 、 Z_2 检测出的加性和显性效应计算每个 QTL 的显性度(表 4)。共检测到 13 个穗部性状 QTLs, 其中在 Z_1 中检测到 2 个, 分布于第 4 染色体, 单个 QTL 解释的表型变异为 11.9%~14.2%。在 Z_2 中检测到 10 个 QTLs, 分布于第 2、第 3、第 4、第 5 和第 10 染色体, 单个 QTL 解释的表型变异为 8.2%~23.3%。在 Z_3 中检测到 1 个 QTL, 分布于第 1 染色体, 单个 QTL 解释了 11.6% 的表型变异。其中, 穗长在第 4 和第 5 染色体上各检测到 1 个超显性 QTL; 穗粗在第 3 染色体上检测到了 2 个超显性 QTLs, 在第 4 染色体上检测到 1 个加性 QTL, 在第 5 染色体上检测到 1 个超显性 QTL; 穗行数只在第 4 染色体上检测到 1 个加性 QTL *qRPE4a*, 其对穗位高

表型贡献率达到 11.9%; 行粒数在第 4、第 10 染色体上各检测到 1 个超显性 QTL; 百粒质量在第 2 和第 3 染色体上检测到 3 个超显性 QTLs, 并在第 1 染色体检测到 1 个互作效应的 QTL。

通过 Z_1 、 Z_2 的两位点互作分析可以区分加加互作效应和显显互作效应, 结果(表 4)表明, 所有穗部性状中都未检测到显显互作, 而穗长和行粒数也未检测到加加互作。表 5 显示, 穗粗在 Z_1 中扫描到 6 对加加互作区间, 分别是 *cdo98b-InDel150* 区间(染色体 1)与 *InDel150-umc83a* 区间(染色体 1)互作, *umc2297-S5_49827106* 区间(染色体 5)与 *S5_56902078-umc1870* 区间(染色体 5)互作, *umc1325-npi409* 区间(染色体 5)与 *umc1325-npi409* 区间(染色体 5)互作, *PAV70-nfd104a* 区间(染色体 5)与 *S4_22558097-umc2336* 区间(染色体 4)互作, *jpsb108-umc1257* 区间(染色体 6)与 *sdg102c-PAV77* 区间(染色体 6)互作, *umc2348-umc2349* 区间(染色体 10)与 *PAV64-InDel37* 区间(染色体 10)互作, 该 6 对加加互作解释表型变异的范围为 27.1%~35.3%。穗行粒数在 Z_1 中扫描到 *umc1495-nfc104c* 区间(染色体 3)与 *InDel74-AY105971* 区间(染色体 4)存在加加互作, 该互作解释了 20.4% 的表型变异。百粒质量在 Z_1 中扫描到 2 对加加互作区间, 分别是 *AI770795-umc3b* 区间(染色体 3)与 *lim446-umc1940* 区间(染色体 4)互作以及 *umc1143-rz143a* (gpc) 区间(染色

体 6) 与 *umc1606-PAV25* 区间(染色体 6) 互作, 其对百粒质量的表型贡献率分别为 24. 6% 及 34. 3%。

上述结果表明, 加加上位性对穗部性状具有重要贡献。

表 4 利用 Z_1 、 Z_2 和 Z_3 检测到穗部性状的主效 QTL

Table 4 QTLs for ear architectural traits detected by Z_1 , Z_2 and Z_3

性状	QTL	连锁群	标记区间	Z_1			Z_2			作用模式	Z_3		
				LOD	a_i^*	R^2 (%)	LOD	d_i^*	R^2 (%)		LOD	da_i^*	R^2 (%)
穗长	<i>qEL4a</i>	4	<i>umc1963-umc2061</i>				2.6	0.8	8.2	OD			
	<i>qEL5a</i>	5	<i>nfe101-S5_174619841</i>				6.4	1.3	23.3	OD			
穗粗	<i>qED3a</i>	3	<i>jpsb41-lim182</i>				2.6	-0.1	10.1	OD			
	<i>qED3b</i>	3	<i>S3_199961766-S3_202932685</i>				2.8	-0.1	9.9	OD			
	<i>qED4a</i>	4	<i>S4_177434390-InDel73</i>	3.6	0.1	14.2				A			
	<i>qED5a</i>	5	<i>InDel80-cdo98a</i>				3.5	0.1	13.1	OD			
穗行数	<i>qRPE4a</i>	4	<i>InDel73-umc1667</i>	2.5	0.4	11.9				A			
行粒数	<i>qKPR4a</i>	4	<i>InDel76-umc1854</i>				2.5	2.0	8.5	OD			
	<i>qKPR10a</i>	10	<i>ufg62-agrr37c</i>				5.0	2.8	17.9	OD			
百粒质量	<i>qHKW1a</i>	1	<i>umc94a-cdo1081a</i>								2.5	-1.8	11.6
	<i>qHKW2a</i>	2	<i>umc2247-isu58a</i>				3.1	0.9	9.6	OD			
	<i>qHKW3a</i>	3	<i>npi457-AY110567</i>				2.8	0.8	8.6	OD			
	<i>qHKW3b</i>	3	<i>umc2262-mmp69</i>				3.9	1.0	12.0	OD			

LOD: 优势对数; a_i^* : 位点 i 的加性效应; d_i^* : 位点 i 的显性效应; da_i^* : 位点 i 的显性与加性的互作效应; R^2 : 贡献率; A: 加性; D: 显性; OD: 超显性; PD: 部分显性。

表 5 在 Z_1 中检测到的加加上位性互作

Table 5 Additive×additive epistatic interactions detected respectively in Z_1

性状	位点 1		位点 2		Z_1				
	连锁群	标记区间	连锁群	标记区间	LOD	a_i	a_j	a_{ij}	R^2 (%)
穗粗	1	<i>cdo98b-InDel150</i>	1	<i>InDel150-umc83a</i>	5.4	-0.2	0.2	0.3	29.0
	5	<i>umc2297-S5_49827106</i>	5	<i>S5_56902078-umc1870</i>	5.7	-0.3	0.3	0.3	27.2
	5	<i>umc1325-npi409</i>	5	<i>umc1325-npi409</i>	5.7	0.2	-0.2	0.3	35.3
	5	<i>PAV70-nfd104a</i>	4	<i>S4_22558097-umc2336</i>	5.1	0.3	0.3	-0.3	27.1
	6	<i>jpsb108-umc1257</i>	6	<i>sdg102c-PAV77</i>	6.1	0.2	-0.2	0.3	30.9
	10	<i>umc2348-umc2349</i>	10	<i>PAV64-InDel37</i>	5.2	-0.3	0.3	0.3	27.9
穗行数	3	<i>umc1495-nfc104c</i>	4	<i>InDel74-AY105971</i>	5.1	0.1	-0.1	-0.5	20.4
百粒质量	3	<i>AI770795-umc3b</i>	4	<i>lim446-umc1940</i>	5.0	0.4	0.2	-1.1	24.6
	6	<i>umc1143-rz143a(gpc)</i>	6	<i>umc1606-PAV25</i>	5.0	-1.3	1.1	1.3	34.3

a_i 、 a_j 分别表示位点 i 和位点 j 的主效应, a_{ij} 表示位点 i 和位点 j 的互作效应。LOD 和 R^2 见表 4 注。

3 讨论

检测农作物重要农艺性状的杂种优势相关 QTL, 剖析各性状杂种优势 QTL 的作用模式和遗传效应, 是杂种优势研究的一个重要方向, 而杂合性是杂种优势的遗传学基础, 所以构建合适的遗传群体

对杂种优势 QTL 的研究非常重要^[24]。目前, 玉米 QTL 定位常用的遗传群体为双亲衍生群体, 主要包括 F_2 、BC、DH 和 RIL 等群体。而根据遗传交配设计方法构建的 2 种群体(永久 F_2 和三重测交群体)在剖析杂种优势遗传学基础方面的作用尤为突出^[15,25]。因为永久性群体是纯合基因型, 可在多个

环境条件下进行复杂数量性状的表型重复测量,因此可以更好地控制环境误差并提高杂种优势 QTL 定位的精准度。由 Kearsey 等^[15]提出的 TTC 群体,是可重复组配的永久性群体,该群体的优点在于可以灵敏地检测 QTL 位点间是否存在上位性互作,若检验不存在上位性互作的情况下,该方法可准确地估算加性效应和显性效应^[18]。

在本研究中,以强优势的 F_1 (B73×Mo17) 及其 IBM 重组近交系为基础材料,采用三重测交遗传交配设计,组配了包含 121 个测交后代的 TTC 群体,通过完备区间作图法检测到了 13 个控制穗长、穗粗、穗行数、行粒数和百粒质量的主效 QTLs。由于 IBM 群体是高遗传交换信息的作图群体^[21],利用该群体组配的测交后代 (TTC 群体) 可以高精度地对玉米穗部各性状杂种优势 QTL 位点进行解析。研究表明,在利用 Z_1 和 Z_2 数据定位出的 12 个穗部性状杂种优势 QTL 位点中,超显性位点检测到 10 个,加性位点检测到 2 个,在 Z_3 数据中定位到 1 个 QTL 位点。与之前的穗部性状 QTL 定位结果比较后发现,本研究所定位的部分 QTLs 与前人结果具有一致性。例如, Huo 等^[26] 利用 2 个 $F_{2:3}$ 群体进行穗部性状 QTL 定位,结果发现 2 个穗行数 QTLs $qMERN4$ 、 $qWERN4$ 和 1 个行粒数 QTL $qMKNR10$, 与本研究检测到穗行数 QTL $qRPE4a$ (*Indel73-umc1667*) 及行粒数 QTL $qKPR10a$ (*ufg62-agrr37c*) 位于同一染色体区段,说明这些区段内含有控制玉米穗行数的基因位点且准确性较高。其中,本研究在第 4 染色体上检测到穗行数 QTL $qRPE4a$ (*Indel73-umc1667*), 与 Liu 等^[27]、Yang 等^[28] 定位到的穗行数 QTL 位点是一致的。同时,该位点解释的总表型变异率高达 11.9%,可推测该 QTL 位点是影响玉米穗行数变异的主效位点,这些同一性状的 QTL 位点在不同群体及不同方法检测下定位结果的一致性对穗行数 QTL 区段进一步的精细定位、图位克隆和分子标记辅助选择 (MAS) 具有重要的理论指导意义。

上位性互作是遗传估算中重要的组成部分,由于缺少有效的统计模型,很多关于 QTL 的研究都是在没有上位性互作模型的基础上进行定位,为了进行上位性互作的研究,少数研究人员利用双向方差分析法^[29]和多元回归法^[30]进行 QTL 分析,但是这些方法估算的是标记之间的互作,不能进行 QTL 参数的无偏估计。本研究采用的 ICIM 方法可以克服上述 2 种方法的不足,不仅可以提高上位性 QTL 的检测功效,而且能更好

地检测出与基因紧密连锁的 QTL^[20]。在本研究中,通过 ICIM 法对 Z_1 和 Z_2 数据进行加加互作和显显互作 QTL 分析,结果发现穗部性状杂种优势相关 QTL 除了表现加性和超显性外,还在穗粗、行粒数和百粒质量 3 个性状中检测到 9 对不同标记间的加加互作效应,解释了 20.4%~35.3% 的表型变异,说明加加互作效应是这 3 个穗部性状及其杂种优势形成的主要遗传学基础。总之,加性、超显性和加加互作效应在穗部性状杂种优势 QTL 中均被检测到,说明等位基因的累加效应、互作效应以及非等位基因的互作效应均对穗部性状杂种优势起作用,这也进一步证实了穗部性状杂种优势遗传背景的复杂性。因此,需要进一步构建这些 QTL 的近等基因系或渗入系,剖析控制穗部性状杂种优势的加性、显性及互作 QTL 位点,明确其作用模式和遗传效应,从而进一步揭示出穗部各性状的遗传机理,为穗部性状杂种优势的利用提供理论指导。

伴随玉米基因组各种高通量测序工作的完成^[31-32],开发各种新型分子标记 (如, PAV、InDel 和 SNP 等) 已成为可能,这为玉米标记辅助选择育种的应用提供了大量可靠且有效的信息及手段。本研究包含 4 种分子标记 (744 个 SSRs、32 个 PAVs、61 个 SNPs 和 77 个 InDels), 其高分辨率遗传连锁图谱所鉴定的部分主效及互作 QTLs 是与 InDel (*InDel73*、*InDel76* 和 *InDel80*) 和 SNP (*S3_199961766*、*S3_202932685*、*S4_177434390* 和 *S5_174619841*) 分子标记紧密连锁的。与其他分子标记相比,由于高通量 InDel/SNP 分子标记具有定量清晰、检测容易且数量丰富等方面的优势^[33-37],基本可以满足玉米穗部性状杂种优势 QTL 片段精细定位的需要,在后续的育种研究工作中将会得到更广泛的应用。

参考文献:

- [1] DUVICK D N. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Advances in Agronomy*, 2005, 86: 83-145.
- [2] 林 峰,梁帅强,周 玲,等. 玉米自交系的遗传多样性分析及杂种优势群划分[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(11): 107-109.
- [3] KU L X, ZHAO W M, ZHANG J, et al. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121(5): 951-959.
- [4] 陈 灿,林秀芳,陈勤平,等. 2008-2014 年广西审定玉米品种种质基础及杂优模式分析[J]. *南方农业学报*, 2015, 46(7): 1160-1165.

- [5] 王敏,徐萍,刘新江,等.黄淮海地区夏玉米农艺性状与产量的通径分析[J].中国生态农业学报,2011,19(5):1229-1236.
- [6] 彭勃,王阳,李永祥,等.玉米籽粒产量与产量构成因子的关系条件及QTL分析[J].作物学报,2010,36(10):1624-1633.
- [7] 成雪峰,李建奇,张风云.夏玉米产量与产量性状的灰色关联分析[J].种子,2007,26(12):60-62.
- [8] BRUCE A B. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor [J]. Science, 1910, 32(827): 627-628.
- [9] XIAO J, LI J, YUAN L, et al. Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers[J]. Genetics, 1995, 140(2): 745-754.
- [10] DING D, WANG Y, HAN M, et al. MicroRNA transcriptomic analysis of heterosis during maize seed germination[J]. PLoS One, 2012, 7(6): e39578.
- [11] MARCON C, LAMKEMEYER T, MALIK W A, et al. Heterosis-associated proteome analyses of maize (*Zea mays* L.) seminal roots by quantitative label-free LC-MS [J]. Journal of Proteomics, 2013, 93: 295-302.
- [12] FU Z, JIN X, DING D, et al. Proteomic analysis of heterosis during maize seed germination [J]. Proteomics, 2011, 11(8): 1462-1472.
- [13] YAN J, TANG H, HUANG Y, 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(1): 121-131.
- [14] 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]. Molecular Breeding, 2007, 20: 41-51.
- [15] KEARSEY M J, JINKS J L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits[J]. Heredity, 1968, 23(3): 403-409.
- [16] LI L, LU K, CHEN Z, et al. Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids[J]. Genetics, 2008, 180(3): 1725-1742.
- [17] 张体付,梁帅强,吕远大,等.基于三重测交群体解析玉米株高与穗位高杂种优势 QTL [J].核农学报,2017,31(5):837-843.
- [18] KUSTERER B, MUMINOVIC J, UTZ H F, et al. Analysis of a triple testcross design with recombinant inbred lines reveals a significant role of epistasis in heterosis for biomass-related traits in Arabidopsis [J]. Genetics, 2007, 175(4): 2009-2017.
- [19] LEE M, SHAROPOVA N, BEAVIS W D, et al. Expanding the genetic map of maize with the intermated B73×Mo17 (IBM) population [J]. Plant Molecular Biology, 2002, 48: 453-461.
- [20] 王建康.数量性状基因的完备区间作图方法[J].作物学报,2009,35(2):239-245.
- [21] JIANG L, GE M, ZHAO H, et al. Analysis of Heterosis and quantitative trait loci for kernel shape related traits using triple testcross population in maize [J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0124779.
- [22] MELCHINGER A E, UTZ H F, PIEPHO H, et al. The role of epistasis in the manifestation of heterosis: a systems-oriented approach [J]. Genetics, 2007, 177(3): 1815-1825.
- [23] STUBER C W, EDWARDS M D, WENDEL J F. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. factors influencing yield and its component traits [J]. Crop Science, 1987, 27: 639-648.
- [24] 宋方威,彭惠茹,刘婷,等.利用三重测交群体剖析玉米株高与穗位高杂种优势的遗传学基础[J].作物学报,2011,37(7):1186-1195.
- [25] 汤继华,严建兵,马西青,等.利用“永久F₂”群体剖析玉米产量及其相关性状的遗传机制[J].作物学报,2007,33(8):1299-1303.
- [26] HUO D, NING Q, SHEN X, et al. QTL mapping of kernel number-related traits and validation of one major QTL for ear length in maize [J]. PLoS One, 2016, 11(5): e0155506.
- [27] LIU L, DU Y, HUO D, et al. Genetic architecture of maize kernel row number and whole genome prediction[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(11): 2243-2254.
- [28] YANG C, LIU J, RONG T Z. Detection of quantitative trait loci for ear row number in F₂ populations of maize [J]. Genetics and Molecular Research, 2015, 14(4): 14229-14238.
- [29] LI Z K, PINSON S R M, PARK W D, et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Genetics, 1997, 145(2): 453-465.
- [30] 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]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1997, 94(17): 9226-9231.
- [31] SCHNABLE P S, WARE D, FULTON R S, et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics [J]. Science, 2009, 326(5956): 1112-1115.
- [32] LI R Q, LI Y R, FANG X D, et al. SNP detection for massively parallel whole-genome resequencing [J]. Genome Research, 2009, 19(6): 1124-1132.
- [33] LAI J, LI R, XU X, et al. Genome-wide patterns of genetic variation among elite maize inbred lines[J]. Nature Genetics, 2010, 42(11): 1027-1030.
- [34] 张体付,葛敏,韦玉才,等.玉米功能性 Insertion/Deletion (InDel) 分子标记的挖掘及其在杂交种纯度鉴定中的应用[J].玉米科学,2012,20(2):64-68.
- [35] 葛敏,蒋璐,张晓林,等.利用 Insertion/Deletion (InDel) 分子标记检测玉米互交种混杂的原理及应用[J].分子植物育种,2013,11(1):37-47.
- [36] 周玲,梁帅强,林峰,等.玉米二态性 InDel 位点的鉴定和分子标记开发[J].江苏农业学报,2016,32(6):1223-1231.
- [37] 周玲,梁帅强,吕远大,等.中国黄淮海地区玉米杂种优势候选位点的鉴定[J].玉米科学,2017,25(1):15-23.

(责任编辑:王妮)