

章慧敏, 张舒钰, 宋旭东, 等. 糯玉米茎秆穿刺强度 QTL 分析与基因组选择[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(7): 1191-1198.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2024.07.005

糯玉米茎秆穿刺强度 QTL 分析与基因组选择

章慧敏¹, 张舒钰¹, 宋旭东¹, 张振良¹, 陆虎华¹, 陈国清^{1,2}, 郝德荣¹, 冒宇翔¹,
石明亮¹, 薛林^{1,2}, 周广飞¹

(1. 江苏沿江地区农业科学研究所, 江苏 南通 226012; 2. 江苏省现代作物生产协同创新中心, 江苏 南京 210095)

摘要: 茎秆穿刺强度是衡量玉米茎秆机械强度和抗倒伏能力的重要指标之一, 本研究以衍生于糯玉米自交系衡白 522 和通系 5 的 198 个重组自交系为试验材料, 对茎秆穿刺强度进行数量性状位点 (QTL) 分析和基因组选择研究。单个环境 QTL 分析共检测到 4 个控制糯玉米茎秆穿刺强度的 QTL, 每个 QTL 的表型变异贡献率均小于 10.00%, 且仅在单个环境中被检测到; 多个环境 QTL 分析共检测到 8 个 QTL 与环境互作, 其加性效应总共可解释 24.64% 的表型变异, 加性效应与环境互作贡献率为 17.51%; 上位性 QTL 分析共检测到 4 对 QTL 与 QTL 互作, 可解释 8.25% 的表型变异。基因组选择中, 当训练群体占群体总数的 80%, 随机选择 500 个标记即可获得较高的预测准确性; 但是根据单个环境 QTL 分析结果, 选择机率常用对数值排名前 200 的标记, 即可大幅度提高基因组选择预测准确性。

关键词: 糯玉米; 茎秆穿刺强度; 数量性状位点; 基因组选择

中图分类号: S513 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2024)07-1191-08

QTL analysis and genomic selection of rind penetrometer resistance in waxy maize

ZHANG Huimin¹, ZHANG Shuyu¹, SONG Xudong¹, ZHANG Zhenliang¹, LU Huhua¹, CHEN Guoqing^{1,2},
HAO Derong¹, MAO Yuxiang¹, SHI Mingliang¹, XUE Lin^{1,2}, ZHOU Guangfei¹

(1. Jiangsu Yanjiang Institute of Agricultural Science, Nantong 226012, China; 2. Jiangsu Collaborative Innovation Centre for Modern Crop Production, Nanjing 210095, China)

Abstract: Rind penetrometer resistance (RPR) is an important index that can be used to measure mechanical strength and lodging-resistance capability of maize stalk. In this study, a total of 198 recombinant inbred lines developed from waxy maize inbred lines Hengbai 522 and Tongxi 5 were used as test materials to perform quantitative trait locus (QTL) analysis and genomic selection (GS) study of RPR. Four QTLs for waxy maize PRP were detected by individual environmental QTL analysis, and contribution rate of phenotypic variation for each QTL was below 10.00% and was detected

only in individual environment. Eight QTLs were detected to interact with the environment by multiple environmental QTL analysis, the additive effect could explain a total of 24.64% phenotypic variations, and the contribution rate of interaction between additive QTL and environment was 17.51%. Four pairs of QTL-QTL interactions were detected by epistatic QTL analysis, which could explain 8.25% of the phenotypic variation. In GS, when the training population size occupied 80% of the total population size, a relatively high prediction accuracy could be obtained by

收稿日期: 2023-08-11

基金项目: 江苏省科协青年科技人才托举工程项目 (TJ-2023-052);
江苏省种业振兴揭榜挂帅项目 (JBGS[2021]054); 江苏省
农业科技自主创新基金项目 [CX(23)1043]; 江苏省重点
研发计划项目 (BE2022343); 江苏现代农业产业技术体系
建设专项

作者简介: 章慧敏 (1993-), 女, 安徽铜陵人, 硕士, 助理研究员, 主要
从事糯玉米遗传育种研究。 (E-mail) 2240114725@qq.
com

通讯作者: 周广飞, (E-mail) gfzhou88@jaas.ac.cn

selecting 500 markers randomly. However, the genome selection prediction accuracy could be significantly improved by using top 200 markers for logarithm of odds values based on QTL analysis results of individual environmental.

Key words: waxy maize; rind penetrometer resistance; QTL(quantitative trait locus); genomic selection

倒伏是玉米生产中一种常见的现象,每年可造成 5%~20% 的产量损失^[1]。引起玉米倒伏的原因有多种,外因主要包括强风、暴雨等恶劣天气以及不合理的田间管理和栽培措施等,内因主要是品种自身的茎秆机械强度。提高茎秆机械强度可以有效降低倒伏率,而玉米茎秆穿刺强度是衡量茎秆机械强度的重要指标之一^[2-3]。

为了获得可用于玉米茎秆穿刺强度遗传改良的分子标记,国内外学者利用不同的遗传群体,鉴定到大量控制玉米茎秆穿刺强度的数量性状位点(QTL),也证实玉米茎秆穿刺强度遗传基础复杂,由微效多基因控制^[4-5]。Flint-Garcia 等^[1]于 2003 年首次报道了玉米茎秆穿刺强度 QTL 的定位,该研究利用 4 个 F₂ 代群体,通过 6 个环境表型的鉴定,检测到 36 个茎秆穿刺强度 QTL。Peiffer 等^[5]通过联合连锁和关联分析,鉴定到 141 个与玉米茎秆穿刺强度显著关联的遗传位点。Li 等^[6]利用 2 个重组自交系群体,在玉米第 3 染色体定位到 1 个茎秆穿刺强度主效 QTL——*qRPR3-1*,通过单倍型分析,将 *qRPR3-1* 缩小至 3.1 Mb 的物理区间。Zhang 等^[7]利用多位点全基因组关联分析,检测到 48 个与玉米茎秆穿刺强度显著关联的遗传位点。Zhang 等^[8]利用图位克隆和关联分析,克隆了玉米茎秆强度基因 *stiff1*,其启动子区有 1 个 27.2 kb 的转座子插入,可降低该基因表达量,导致茎秆细胞壁纤维素和木质素含量提高,进而提高玉米茎秆穿刺强度和机械强度。Xu 等^[9]利用候选基因关联分析和突变体分析验证了 *ZmNR2* 调控玉米茎秆穿刺强度的生物学功能。

传统的分子标记辅助选择(MAS)依赖于 QTL 的准确性,且对效应值较大的 QTL 选择效果较好,不能有效选择微效的 QTL^[10]。得益于高通量测序技术的发展,Meuwissen 等^[11]于 2001 年提出了基因组选择(GS)的概念,即利用全基因组的标记估算育种群体中个体的育种值,根据育种值大小进行选择。与 MAS 不同的是,GS 不需要检测显著的 QTL,而是利用全基因组的标记进行选择,这样就可以估算出所有的遗传效应,解释全部的遗传变异,即便是标记微效,也能估算出来,可以大大提高选择效率^[11]。Peiffer 等^[5]发现在不同的遗传群体中,对玉米茎秆穿刺强度进行

GS,预测准确性存在显著差异。Liu 等^[12]的研究结果表明,将与玉米茎秆穿刺强度相关的位点作为固定效应加入 GS 数据模型,可显著提高预测准确性。

糯玉米是玉米传入中国之后,在栽培种植过程中发生变异而产生的一种新类型,与普通玉米相比,其籽粒中的淀粉几乎 100% 为支链淀粉,具有食用品质优良、营养价值丰富等特点,已成为老百姓菜篮子的重要食源^[13]。抗倒性是糯玉米重要育种目标之一,然而上述研究均是以普通玉米为研究对象,对糯玉米茎秆穿刺强度的 QTL 分析和 GS 研究鲜有报道。本研究拟利用糯玉米骨干自交系衡白 522×通系 5 衍生的重组自交系群体,在 3 个环境中鉴定群体的茎秆穿刺强度,检测控制糯玉米茎秆穿刺强度的 QTL,分析 QTL 与环境互作效应及上位性效应,并探究 GS 在茎秆穿刺强度遗传改良中的应用潜力,以期对糯玉米抗倒品种的选育提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料与基因型分析

试验材料为以衡白 522 和通系 5 为亲本,采用单籽粒传递法,连续自交 7 代构建的 1 个包含 198 个家系的重组自交系群体^[14]。

利用 Affymetrix microarray CGMB56K SNP Array 基因芯片分析双亲和重组自交系群体的基因型,获得 12 268 个高质量且在双亲之间存在差异的单核苷酸多态性位点(SNP),将共分离的 SNP 标记视为一个 bin,利用 JoinMap4.0 软件,将 bin 作为标记,利用 Kosambi 算法计算标记间的遗传距离,构建的遗传图谱包含 2 703 个 bin,遗传图谱总长 1 876.20 cM,平均遗传距离为 0.73 cM^[14]。

1.2 田间试验与表型鉴定

田间试验分别于 2017 年(E1)、2018 年(E2)和 2019 年(E3)在江苏沿江地区农业科学研究所如皋薛窑试验基地(32°23'N,120°33'E)进行,共 3 个环境。每个环境的田间试验均采用随机区组设计,2 次重复,单行区,行长 3.0 m,行距 0.6 m,每行种植 12 株。

茎秆穿刺强度测定参考 Flint-Garcia 等^[1]的方法,在玉米授粉 14 d 后,每行选取长势一致的玉米 8

株,利用浙江拓普仪器有限公司生产的植物茎秆强度测定仪 YYD-1A,将横截面积为 1.0 mm²的测头从茎秆的短轴方向垂直刺入地上部第三节间中部,读取并记录试验数据。

1.3 表型数据分析

表型数据分析采用 R 4.0.2 软件(<https://www.r-project.org/>)完成。利用 psych 包 describe 语言(<https://CRAN.R-project.org/package=psych>)计算群体的平均值、标准差、最小值、最大值、峰度和偏度等,使用 corr.test 语言计算不同环境之间的相关系数;利用 stats 包 Shapiro.test 语言(<https://stat.ethz.ch/R-manual/R-patched/library/stats/>)进行 W 测验;利用 lme4 包^[15]lmer 语言进行方差分析。

性状单环境广义遗传率计算参照公式 $H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2 / r) \times 100\%$,多环境广义遗传率计算参照公式 $H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_{ge}^2 / n + \sigma_e^2 / nr) \times 100\%$,其中 σ_g^2 为基因型方差、 σ_{ge}^2 为基因型与环境互作方差、 σ_e^2 为误差方差, n 为环境数, r 为重复数^[16]。每个家系的最佳线性无偏预测值 (BLUP) 采用 lme4 包^[15]中的 lmer 语言估算。

1.4 QTL 分析

QTL 分析利用 QTL IciMapping 4.1 软件中的完备区间作图法 (ICIM)^[17]完成,在 0.05 显著性水平,通过 1 000 次排列,确定机率常用对数 (LOD) 值,其余参数为默认值。单个环境 QTL 分析利用 BIP 功能模块中的 ICIM-ADD 完成,用于检测控制茎秆穿刺强度的 QTL;多个环境 QTL 分析利用 MET 功能模块中的 ICIM-ADD 完成,用于检测 QTL 与环境互作 (QEI);上位性 QTL 分析利用 MET 功能模块中的 ICIM-EPI 完成,用于检测 QTL 与 QTL 之间的互作 (QQI)。

1.5 基因组选择

利用 R 4.0.2 软件中 rrBLUP 包构建 rrBLUP 模

型^[18]并进行 GS,预测准确性定义为预测值与真实值之间的皮尔逊相关系数^[19]。

1) 在训练群体大小方面,设置不同的群体大小作为训练群体进行 GS,分别选取群体中 10%、20%、30%、40%、50%、60%、70%、80% 和 90% 的材料作为训练群体,其余的材料作为测试群体,重复 100 次,标记数目为 2 703 个。

2) 在标记密度方面,首先分别随机选择 25 个、50 个、100 个、200 个、300 个、400 个、500 个、600 个、700 个、800 个、900 个和 1 000 个标记进行 GS,其次根据单环境 QTL 分析中每个标记的 LOD 值,从大到小排序,依次选取排名前 25、50、100、200、300、400、500、600、700、800、900 和 1 000 的标记,群体中 80% 的材料作为训练群体,其余 20% 的材料作为测试群体,重复 100 次。

2 结果与分析

2.1 群体表型分析

通过 3 个环境的表型鉴定,亲本衡白 522 的茎秆穿刺强度显著高于通系 5 的茎秆穿刺强度 (表 1)。不同环境下,茎秆穿刺强度具有较大的变异幅度 (表 1),不同基因型之间存在极显著差异 (表 2),表现出丰富的遗传变异。茎秆穿刺强度在群体中呈连续变异,偏度和峰度均介于 -1.00~1.00, W 值很大 ($P > 0.05$) (表 1),符合正态分布,表现出数量性状特征,适合进行 QTL 定位。相关性分析结果表明,茎秆穿刺强度在各环境之间呈极显著正相关,但相关系数较小 (表 3),且环境方差 (4.88) 达到极显著水平,基因型与环境之间存在极显著的互作 (6.74),表明茎秆穿刺强度易受环境影响。各环境中性状的广义遗传率较大,均高于 60.00% (表 2),表明基因加性方差是表型变异的主要因素。

表 1 双亲及重组自交系群体茎秆穿刺强度统计分析

Table 1 Statistics analysis of rind penetrometer resistance in bi-parents and recombinant inbred line population

环境	亲本茎秆穿刺强度 (N/mm ²)		重组自交系群体				
	衡白 522	通系 5	茎秆穿刺强度 (N/mm ²)	变幅 (N/mm ²)	峰度	偏度	W 值
E1	36.23±1.03a	26.58±1.17b	31.55±4.06	21.98~41.43	-0.23	0.15	0.98
E2	37.35±1.86a	31.43±2.83b	35.22±4.76	19.55~46.95	-0.00	-0.06	0.98
E3	27.95±2.83a	21.81±2.07b	28.94±4.14	20.74~41.04	0.27	0.52	0.98
BLUP	34.81±4.43a	25.68±5.78b	31.90±1.56	28.57~35.54	-0.58	0.05	0.97

E1、E2、E3 分别表示 2017 年、2018 年、2019 年 3 个环境;BLUP 表示最佳线性无偏预测;W 值表示 Shapiro-Wilk 值。亲本数据后不同小写字母表示在 0.01 水平差异显著。

表 2 茎秆穿刺强度方差分析及广义遗传率

Table 2 Analysis of variance and broad-sense heritability of rind penetrometer resistance

环境	基因型方差	误差方差	广义遗传率 (%)
E1	4.31 **	4.36	66.41
E2	4.18 **	4.72	63.91
E3	4.36 **	4.06	68.23
BLUP	4.81 **	4.37	61.79

E1、E2、E3、BLUP 见表 1 注。**表示在 0.01 水平差异显著。

表 3 不同环境间茎秆穿刺强度相关性分析

Table 3 Correlation analysis of rind penetrometer resistance in different environments

类别	E1	E2	E3
E1	1.00		
E2	0.20 **	1.00	
E3	0.30 ***	0.27 ***	1.00

E1、E2、E3 见表 1 注。**和 *** 分别表示在 0.010 和 0.001 水平显著。

2.2 QTL 分析结果

利用单个环境 QTL 分析,在 $LOD \geq 3.85$ 的条件下,检测到 4 个控制糯玉米茎秆穿刺强度的 QTL,分布在第 2、第 4、第 5 和第 8 染色体,共解释 31.63% 的表型变异贡献率(表 4)。其中在 E1 环境下,检测到 1 个 QTL(*qwRPR5*),在 E2 环境下检测到 3 个 QTL(*qwRPR2*、*qwRPR4* 和 *qwRPR8*),在 E3 环境下和 BLUP 没有检测到 QTL。

利用多个环境 QTL 分析,在 $LOD \geq 5.27$ 的条件下,检测到 8 个 QEI,分布在第 1、第 2、第 4、第 5、第 8 和第 9 染色体,加性效应总共可解释 24.64% 的表型变异,加性效应与环境互作贡献率为 17.51%(表 5)。其中单个环境 QTL 分析检测到的 4 个 QTL 均被检测到,说明这 4 个 QTL 与环境存在显著的互作效应。

利用上位性 QTL 分析,在 $LOD \geq 5.50$ 的条件下,检测到 4 对 QQI,位于不同的连锁群,包括 8 个遗传位点,可解释 1.58%~2.80% 的表型变异,总表型变异贡献率为 8.25%(表 6)。

表 4 单个环境 QTL 分析检测到的茎秆穿刺强度 QTL

Table 4 The QTL detected for rind penetrometer resistance in individual environment QTL analysis

QTL	所在染色体	标记区间	遗传区间 (cM)	物理位置 (Mb)	LOD 值				表型变异贡献率 (%)				加性效应			
					E1	E2	E3	BLUP	E1	E2	E3	BLUP	E1	E2	E3	BLUP
<i>qwRPR2</i>	2	SYN3307~SYN14434	173.50~176.03	15.28~15.90	0.21	3.98	0.95	2.02	0.46	6.42	1.32	4.25	0.28	1.31	-0.49	0.32
<i>qwRPR4</i>	4	SYN11695~PZE-104014447	18.56~20.23	12.57~13.41	0.01	5.63	0.06	1.21	0.01	9.05	0.09	2.51	-0.04	-1.56	-0.13	-0.25
<i>qwRPR5</i>	5	SYN35417~PZE-105068719	149.91~150.25	65.15~70.05	4.37	0.67	0.35	1.50	6.77	1.13	0.52	2.92	1.20	0.51	0.31	0.27
<i>qwRPR8</i>	8	PZE-108086423~PZE-108094362	126.46~127.14	145.38~150.72	0.05	4.24	2.12	2.51	0.15	9.39	4.98	9.17	-0.16	-1.59	-0.93	-0.47

E1、E2、E3、BLUP 见表 1 注。物理位置根据玉米 B73 第 3 版本基因组判定。QTL:数量性状位点;加性效应中,正值表示来自衡白 522 的贡献,负值表示来自通系 5 的贡献。LOD 值:机率常用对数值。

表 5 多个环境 QTL 分析检测到的茎秆穿刺强度加性 QTL 及其与环境互作效应

Table 5 Additive QTL and their environment interaction effects detected for rind penetrometer resistance in multiple environments QTL analysis

染色体	位置 (cM)	标记区间	LOD 值	加性效应贡献率 (%)	加性效应与环境互作贡献率 (%)	加性效应
1	52	PZE-101209391~PZE-101209039	6.67	2.55	1.95	-0.43
2	35	SYN7488~SYN38295	5.30	2.30	1.21	-0.41
2	144	PZE-102085188~SYN3927	5.62	2.89	0.51	-0.46
2	174	SYN3307~SYN14434	6.24	2.41	3.38	0.42
4	20	SYN11695~PZE-104014447	6.89	3.11	4.71	-0.48
5	150	SYN35417~PZE-105068719	6.88	4.21	1.79	0.56
8	127	PZE-108086423~PZE-108094362	8.02	4.56	1.99	-0.58
9	36	PZE-109024797~PZE-109025421	5.56	2.61	1.97	0.45

加性效应中,正值表示来自衡白 522 的贡献,负值表示来自通系 5 的贡献。LOD 值:机率常用对数值。

表 6 上位性 QTL 分析检测到的茎秆穿刺强度 QTL 与 QTL 互作效应

Table 6 The QTL and QTL interaction effects detected for rind penetrometer resistance in epistatic QTL analysis

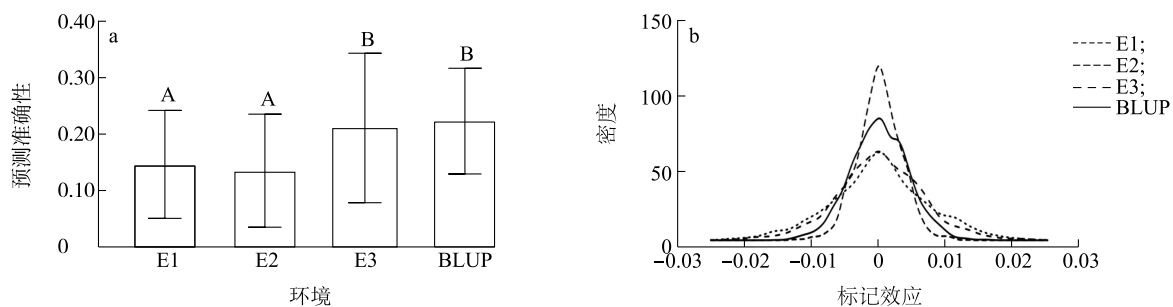
染色体	位置 (cM)	标记区间	LOD 值	上位性效应 贡献率(%)	上位性效应
2×6	90×85	PZE-102122774~SYN7203×PZE-106042934~PZE-106040890	5.55	1.58	-0.49
3×7	10×15	PZE-103183436~PZE-103185890×PZE-107135434~PZE-107134586	7.83	2.80	0.65
4×7	15×120	PZE-104005482~PZE-104009209×PZE-107051277~PZE-107045659	5.68	1.80	-0.53
6×8	125×25	PZE-106005295~PZE-106001445×PZE-108002910~PZE-108004315	6.21	2.07	-0.56

上位性效应中,正值表示来自衡水 522 的贡献,负值表示来自通系 5 的贡献。QTL:数量性状位点;LOD 值:机率常用对数值。

2.3 基因组选择结果

利用全基因组的 2 703 个标记,以群体中 80% 的材料作为训练群体,其余 20% 的材料作为测试群体,重复 100 次,E1、E2、E3 和 BLUP 的基因组选择预测准确性分别为 0.15、0.14、0.21 和 0.22 (图 1a),其标记效应呈正态分布(图 1b)。不同环境中基因组选择预测准确性结果显示,E1 和 E2 的基因组选择预测准确性之间没有显著差异,E3 和 BLUP 的基因组选择预测准确性之间没有显著差异,E1、E2 与 E3、BLUP 的基因组选择预测准确性之间存在

显著差异(图 1a),说明环境对 GS 预测准确性有一定的影响。尽管 E3 和 BLUP 在单环境 QTL 分析中没有检测到 QTL,但其 GS 预测准确性显著高于 E1 和 E2 中的 GS 预测准确性(图 1a),可能由于较严格的阈值,致使 E3 和 BLUP 中丢失的真实微效位点多于 E1 和 E2 中丢失的真实微效位点。利用 3 个环境的 BLUP 值作为表型值进行 GS,预测准确性均高于利用单个环境的表型值进行 GS,因此后续分析中均利用群体的 BLUP 值作为表型进行 GS。



E1、E2、E3、BLUP 见表 1 注。a:不同环境中基因组选择预测准确性,不同大写字母表示基因组选择预测准确性在 0.01 水平差异显著;b:不同环境中基因组选择标记效应分布。

图 1 不同环境中茎秆穿刺强度基因组选择预测准确性及其标记效应

Fig.1 Prediction accuracy and marker effect of genomic selection for rind penetrometer resistance in different environments

在训练群体大小方面,随着训练群体占比逐渐增大,GS 预测准确性也逐渐提高。当训练群体数占群体总数的比例由 10% 增加到 70% 时,预测准确性缓慢提高,由 0.10 上升到 0.18,当训练群体比例为 80% 时,预测准确性上升到 0.22,当训练群体比例为 90% 时,预测准确性为 0.23 (图 2)。

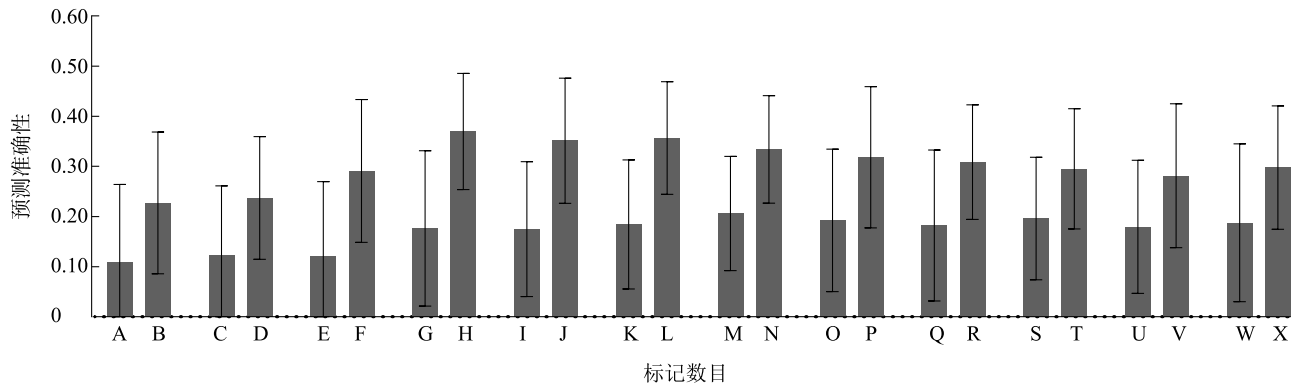
在标记密度方面,当随机选取的标记密度从 25 个增加到 200 个时,预测准确性快速提高,由 0.11 上升到 0.18,当随机选择 500 个标记时,预测准确性为 0.20,接近利用 2 703 个标记的预测准确性(0.22),之后随着标记密度的增加,预测准确性处

于一个稳定水平(图 3)。当根据 LOD 值大小选择标记时,预测准确性显著高于随机选择相同数目标记的预测准确性(图 3)。当选择排名前 200 的标记时,预测准确性为 0.37,与利用全基因组标记得到的结果相比大幅度提高,但之后随着标记密度的增加,预测准确性处于一个下降的趋势(图 3)。

3 讨论

本研究在单环境 QTL 分析中,仅在 E1 和 E2 中分别检测到 1 个和 3 个控制糯玉米茎秆穿刺强度的 QTL,而 E3 和 BLUP 中没有检测到 QTL。第 1 个可

能的原因是,较严格的阈值(3.85)造成了某些微效位点丢失^[20]。当阈值取常用的 2.50 时,E1 有 2 个 QTL,E2 有 3 个 QTL,反而 E3 有 6 个 QTL,BLUP 有 4 个 QTL。但如此低的阈值,会增加第一类错误发生的概率。因此,为检测到一定数量可靠的 QTL,并降低假阳性率,尽管 E3 和 BLUP 中没有检测到 QTL,本研究仍选择 3.85 作为阈值。与前期研究相比,本研究检测到的 4 个 QTL 均有报道。*qwRPR2* 与 Meng 等^[21]利用 Zheng58×Chang7-2 组配的双单倍体群体检测到的 1 个 QTL 位置重合,*qwRPR4* 的物理位置与 *pQTL4-1* 相距 0.5 Mb^[12],*qwRPR5* 区间内包含 Peiffer 等^[5]检测到的 8 个 SNP 和 Zhang 等^[7]检测到的 2 个 SNP,且与 *pQTL5-1* 区间重合^[12],*qwRPR8* 与 *qRPR8* 区间重合^[22]。

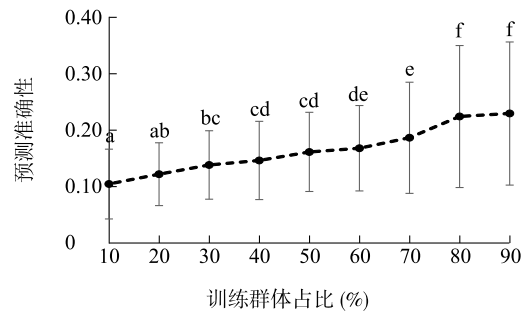


A: R25; B: T25; C: R50; D: T50; E: R100; F: T100; G: R200; H: T200; I: R300; J: T300; K: R400; L: T400; M: R500; N: T500; O: R600; P: T600; Q: R700; R: T700; S: R800; T: T800; U: R900; V: T900; W: R1000; X: T1000。R25、R50、R100、R200、R300、R400、R500、R600、R700、R800、R900 和 R1000 分别表示随机选择 25 个、50 个、100 个、200 个、300 个、400 个、500 个、600 个、700 个、800 个、900 个和 1 000 个标记; T25、T50、T100、T200、T300、T400、T500、T600、T700、T800、T900 和 T1000 分别表示根据 LOD 值大小排名前 25、50、100、200、300、400、500、600、700、800、900 和 1 000 的标记。

图 3 标记密度对茎秆穿刺强度基因组选择预测准确性的影响

Fig.3 Effects of marker density on prediction accuracy of genomic selection for rind penetrometer resistance

第 2 个可能的原因是, QTL 与环境互作, 即某一 QTL 仅在特定环境下表达, 在其他环境下不表达, 或在某些环境下表达强烈, 而在其他环境下表达较弱, 或在不同环境中的表现相反^[23-24]。本研究利用多环境 QTL 分析, 检测到 8 个 QEI, 其加性效应的表型变异总贡献率仅比加性效应与环境互作总贡献率高 7.13 个百分点。其中 4 个 QEI 与单环境 QTL 分析结果的位置重叠, 而这 4 个 QTL 在单环境分析中仅在 1 个环境中被检测到, 且有 2 个 QTL (*qRPR2* 和 *qRPR4*) 与环境互作贡献率大于其加性效应贡献率,



不同小写字母表示基因组选择预测准确性在 0.01 水平差异显著。

图 2 训练群体大小对茎秆穿刺强度基因组选择预测准确性的影响

Fig.2 Effects of training population size on prediction accuracy of genomic selection for rind penetrometer resistance

表明尽管本群体中茎秆穿刺强度具有较高的广义遗传率, QTL 与环境互作对表型变异也具有重要作用。

上位性效应是指非等位基因间相互作用引起的效应^[25]。前期研究结果表明, 上位性效应对玉米茎秆穿刺强度具有重要作用^[1]。本研究利用上位性 QTL 分析, 检测到 4 对 QQI, 共可解释 8.25% 的表型变异, 仅约为加性效应表型变异贡献率的 1/3 (24.64%), 说明本群体中上位性效应对表型变异的影响较小。

GS 是随着现代测序技术发展而来的、一种利用

覆盖全基因组高密度分子标记进行预测的育种方法,比较适合由微效多基因控制的复杂数量性状的遗传改良^[11]。与 MAS 相比,GS 不需要检测主效 QTL,但其预测准确性受多种因素影响,其中包括群体大小和标记密度^[26]。在研究群体大小对预测准确性的影响时,通常会考虑训练群体与测试群体规模比例。本研究发现,当训练群体的个体数目是测试群体的 4.0 倍时,预测准确性达到最大值。该结果与前人的研究结果有所不同,Guo 等^[27]研究玉米籽粒锌含量时发现,当训练群体与测试群体大小一样时,预测准确性达到最大值,而 Liu 等^[28]对玉米株型、产量等相关性状进行 GS 时,发现当训练群体大小是测试群体的 3.0 倍时,可实现最高水平的预测。这种情况可能是使用群体大小和目标性状不同导致的。

GS 的基本原理是假设所有分子标记中至少有 1 个标记与所有控制目标性状的 QTL/基因处于连锁不平衡状态^[11],通过提高标记密度可以确保功能标记被充分覆盖,进而提高预测准确性。本研究结果表明,当随机选择 500 个标记时,预测准确性与利用全基因组标记得到的结果接近,这与利用双亲群体对玉米穗腐病^[29]、雄穗相关性状^[30] GS 的结果相似。根据 QTL 分析结果,选择与茎秆强度相关的标记,可以显著提高预测准确性,尤其是选择排名前 200 的标记,预测准确性较利用全基因组标记得到的结果显著提高,但之后随着标记密度的增加,预测准确性不升反降。在玉米穗行数 GS 分析中也得到了相似的结果^[31]。上述结果说明,一方面通过增加标记密度可以提高预测准确性,选择与茎秆强度相关的标记,可以在较少的标记密度下,实现较高水平的预测;另一方面若是标记数目太多,可能因为标记的随机效应,影响预测准确性。因此,利用 QTL 定位或全基因组关联分析结果,选择适当的标记数目,可以在提高预测准确性的同时,降低检测成本。

参考文献:

- [1] FLINT-GARCIA S A, JAMPATONG C, DARRAH L L, et al. Quantitative trait locus analysis of stalk strength in four maize populations[J]. *Crop Science*, 2003, 43(1): 13-22.
- [2] KAMRAN M, CUI W, AHMAD I, et al. Effect of paclobutrazol, a potential growth regulator on stalk mechanical strength, lignin accumulation and its relation with lodging resistance of maize[J]. *Plant Growth Regulation*, 2018, 84(2): 317-332.
- [3] 丰光, 黄长玲, 邢锦丰. 玉米抗倒伏的研究进展[J]. *作物杂志*, 2008(4): 12-14.
- [4] 王夏青, 宋伟, 张如养, 等. 玉米茎秆抗倒伏遗传的研究进展[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(11): 2261-2272.
- [5] PEIFFER J A, FLINT-GARCIA S A, DE LEON N, et al. The genetic architecture of maize stalk strength[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e67066.
- [6] LI K, YAN J B, LI J S, et al. Genetic architecture of rind penetrometer resistance in two maize recombinant inbred line populations[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 152.
- [7] ZHANG Y L, LIU P, ZHANG X X, et al. Multi-locus genome-wide association study reveals the genetic architecture of stalk lodging resistance-related traits in maize[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 611.
- [8] ZHANG Z H, ZHANG X, LIN Z L, et al. A large transposon insertion in the *stiff7* promoter increases stalk strength in maize[J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(1): 152-165.
- [9] XU S H, TANG X, ZHANG X M, et al. Genome-wide association study identifies novel candidate loci or genes affecting stalk strength in maize[J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(1): 220-227.
- [10] NAKAYA A, ISOBE S N. Will genomic selection be a practical method for plant breeding? [J]. *Annals of Botany*, 2012, 110(6): 1303-1316.
- [11] MEUWISSEN T H E, HAYES B J, GODDARD M E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense markers maps[J]. *Genetics*, 2001, 157: 1819-1829.
- [12] LIU X G, HU X J, LI K, et al. Genetic mapping and genomic selection for maize stalk strength[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 196.
- [13] 赵久然, 卢柏山, 史亚兴, 等. 我国糯玉米育种及产业发展动态[J]. *玉米科学*, 2016, 24(4): 67-71.
- [14] HAO D R, XUE L, YUAN J H, et al. Genetic dissection of starch paste viscosity characteristics in waxy maize revealed by high-density SNPs in a recombinant inbred line population[J]. *Molecular Breeding*, 2017, 37: 50.
- [15] BATES D, MÄCHLER M, BOLKER B, et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4[J]. *Journal of Statistical Software*, 2014, 67: 1-48.
- [16] KNAPP S J, STROUP W W, ROSS W M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis I[J]. *Crop Science*, 1985, 25: 192-194.
- [17] MENG L H, LI H, ZHANG L Y, et al. QTL IciMapping: integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations[J]. *The Crop Journal*, 2015, 3(3): 269-283.
- [18] ENDELMAN J B. Ridge regression and other kernels for genomic selection with R package rrBLUP[J]. *The Plant Genome*, 2011, 4(3): 250-255.
- [19] CROSSA J, PEREZ P, HICKEY J, et al. Genomic prediction in CIMMYT maize and wheat breeding programs[J]. *Heredity (Ed-*

- inb), 2014, 112(1):48-60.
- [20] ZHOU G F, MAO Y X, XUE L, et al. Genetic dissection of husk number and length across multiple environments and fine-mapping of a major-effect QTL for husk number in maize (*Zea mays* L.) [J]. The Crop Journal, 2020, 8(6):1071-1080.
- [21] MENG Y J, LI J H, LIU J J, et al. Ploidy effect and genetic architecture exploration of stalk traits using DH and its corresponding haploid populations in maize[J]. BMC Plant Biol, 2016, 16: 50.
- [22] HU H X, MENG Y J, WANG H W, et al. Identifying quantitative trait loci and determining closely related stalk traits for rind penetrometer resistance in a high-oil maize population[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(8):1439-1447.
- [23] LI Z K, YU S B, LAFITTE H R, et al. QTL x environment interactions in rice. I. heading date and plant height[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 108(1):141-153.
- [24] JANSSEN R C, VAN OOIJEN J W, STAM P, et al. Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple quantitative trait loci[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1995, 91:33-37.
- [25] BATESON W. The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's papers[J]. Progress Rei Botanicae, 1906, 1:368.
- [26] XU Y B, LIU X G, FU J J, et al. Enhancing genetic gain through genomic selection: from livestock to plants[J]. Plant Communication, 2020, 1(1):100005.
- [27] GUO R, DHILIWAYO T, MAGETO E K, et al. Genomic prediction of kernel zinc concentration in multiple maize populations using genotyping-by-sequencing and repeat amplification sequencing markers[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:534.
- [28] LIU X G, WANG H W, WANG H, et al. Factors affecting genomic selection revealed by empirical evidence in maize[J]. The Crop Journal, 2018, 6(4):341-352.
- [29] 周广飞, 高夕全. 玉米禾谷镰孢菌穗腐病抗性基因组选择研究[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(14):65-70.
- [30] 许加波, 吴鹏昊, 黄博文, 等. 利用 $F_{2,3}$ 家系来源单倍体定位玉米雄穗相关性状 QTL 及全基因组选择[J]. 作物学报, 2023, 49(3):622-633.
- [31] LIU L, DU Y F, HUO D A, et al. Genetic architecture of maize kernel row number and whole genome prediction[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(11):2243-2254.

(责任编辑:陈海霞)