

网络出版时间:2021-05-17 12:04 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2021.11.015
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20210517.1042.014.html

不同授粉方式下玉米籽粒品质性状的 QTL 定位

李冉冉,张秀英,李 婷,杨炳鹏,于芮苏,李冬梅,李 勤,徐淑兔
(西北农林科技大学 农学院,西北旱区玉米生物学与遗传育种重点实验室,陕西 杨凌 712100)

【摘 要】 【目的】对不同授粉方式下玉米籽粒品质性状进行 QTL 定位,揭示授粉方式对玉米籽粒品质性状的影响,为玉米籽粒品质遗传改良和分子育种提供理论基础。【方法】以优良玉米自交系 KA105 和 KB020 及其构建的 201 个 F_{5:6}重组自交系(RILs)群体为试验材料,于 2019 年在陕西榆林、汉中和杨凌 3 个地点种植。收集榆林、汉中的开放授粉果穗和汉中、杨凌的自交授粉果穗,开展玉米蛋白质、油分、淀粉、纤维等籽粒品质性状遗传分析,采用完备区间作图法(ICIM)对品质性状进行 QTL 检测。【结果】玉米 RILs 群体的蛋白质、油分、淀粉和纤维含量在两种授粉方式下存在差异,开放授粉下的蛋白质和纤维含量极显著低于自交授粉,油分和淀粉含量极显著高于自交授粉。方差分析结果显示,两种授粉方式下各品质性状在不同家系和环境间整体差异显著。相关性分析表明,开放授粉下玉米 RILs 群体籽粒品质性状含量与其对应的自交授粉下籽粒品质性状含量表现出极显著正相关,且蛋白质含量与淀粉含量呈极显著负相关,与纤维含量呈极显著正相关。共检测到 16 个 QTL,其中开放授粉条件下检测到 6 个 QTL,单个 QTL 解释的表型变异介于 5.84%~14.56%;自交授粉条件下检测到 10 个 QTL 位点,可解释 5.69%~14.70%的表型变异。【结论】在两种授粉方式下能同时检测到 2 个与蛋白质含量相关的 QTL(*qPro9-1* 和 *qPro10*),两种授粉方式下在 10 号染色体上的临近位置各检测到 1 个淀粉含量相关 QTL(*qOSt10-1* 和 *qSS10-2*),在开放授粉和自交授粉条件下各检测到 1 个纤维素含量相关特异 QTL,分别检测到 2 个和 3 个与油分含量相关的 QTL。

【关键词】 玉米;籽粒品质性状;开放授粉;自交授粉;QTL 定位;玉米育种
【中图分类号】 S513 【文献标志码】 A 【文章编号】 1671-9387(2021)11-0115-10

QTL mapping of maize grain quality under different pollination methods

LI Ranran,ZHANG Xiuying,LI Ting,YANG Bingpeng,YU Ruisu,
LI Dongmei,LI Qin,XU Shutu

(Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Maize in Arid Area of Northwest Region,
College of Agronomy,Northwest A&F University,Yangling,Shaanxi 712100,China)

Abstract: 【Objective】 The aim of this study was to reveal the influence of pollination methods on grain quality traits and provide basis for grain quality improvement and molecular breeding through QTL mapping of maize grain quality under different pollination methods. 【Method】 Excellent maize inbred lines KA105 and KB020 as well as 201 F_{5:6} recombinant inbred lines (RILs) constructed with them were planted in Yulin, Hanzhong and Yangling, Shaanxi in 2019. The open pollinated ears from Yulin and Hanzhong and self-pollinated ears from Hanzhong and Yangling were collected for QTL mapping of maize quality including protein,oil,starch and fiber using inclusive composite interval mapping (ICIM) method. 【Result】 Protein,oil,starch and fiber contents of RILs population were different between the two pollination methods. Protein and fiber contents of RILs population under open pollination were significantly lower than

〔收稿日期〕 2020-10-22
〔基金项目〕 国家自然科学基金青年基金项目(31701438)
〔作者简介〕 李冉冉(1995—),女,山东聊城人,硕士,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:2947195030@qq.com
〔通信作者〕 徐淑兔(1987—),女,江西南城人,副教授,博士,硕士生导师,主要从事玉米遗传育种研究。
E-mail:shutuxu@nwafu.edu.cn

those under self-pollination, while oil and starch contents were significantly higher than those under self-pollination. The results of variance analysis showed that there were significant differences in quality traits among different families and environments under the two pollination methods. Correlation analysis showed that grain quality traits of RILs population under open pollination were significantly positively correlated with those under self-pollination. Protein content was significantly negatively correlated with starch content, but was significantly positively correlated with fiber content. A total of 16 QTLs were detected, of which 6 were detected under open pollination explaining 5.84%–14.56% of phenotypic variation and 10 were detected under self-pollination contributing to 5.69%–14.70% of phenotypic variation. 【Conclusion】 Two QTLs of protein content (*qPro9-1* and *qPro10*) were detected simultaneously under the two pollination methods. Two QTLs of starch content (*qOSta10-1* and *qSSSta10-2*) were detected respectively at two adjacent positions on chromosome 10 under the two pollination methods. One specific QTL of fiber content was detected under open pollination and one was detected under self-pollination. Two and three QTLs of oil content were detected under open pollination and self-pollination conditions, respectively.

Key words: maize; kernel quality trait; open-pollination; self-pollination; QTL mapping; maize breeding

玉米(*Zea mays*)是全球也是中国第一大作物,在保障国家粮食安全中占有重要地位^[1]。近年来,由于农业生产的发展,玉米产量显著提高,但却伴随着玉米品质的下降,这对当前玉米市场及今后玉米产业的发展带来一定影响^[2]。改善玉米品质的重要途径是选育优质玉米品种^[3]。玉米籽粒品质性状表现出数量遗传的特点,即受许多数量基因位点和环境因子的共同作用^[4]。因此开展玉米籽粒品质性状的遗传分析,揭示品质相关性状的遗传机制,可以为优良特用玉米新品种的选育提供理论依据。

目前,国内外关于玉米籽粒营养品质及相关性状 QTL 定位的研究较多。李学慧等^[5]利用高油玉米自交系 GY220 与普通玉米自交系 8984 为亲本,构建了 284 个 $F_{2:3}$ 家系群体及含有 185 个 SSR 标记的玉米遗传连锁图谱,对自交授粉的玉米籽粒蛋白质含量进行定位,共检测到 4 个 QTL,单个 QTL 贡献率为 3.86%~5.17%,所有 QTL 的增效基因均来自高油亲本 GY220。Li 等^[6]利用 368 份玉米自交系开展自交籽粒油分的全基因组关联分析,鉴定到 74 个关联位点,结合代谢通路及功能注释锚定到 26 个油分相关基因。Zhang 等^[7]用源于 178 和 P53 的包含 498 个家系的 RILs 群体在自交授粉下的果穗,在 6 种环境下检测到 25 个蛋白质 QTL、13 个淀粉 QTL、31 个油分 QTL 和 15 个赖氨酸含量 QTL,其中有 5 个 QTL 可解释的表型变异超过 10%。Wang 等^[8]利用 3 个重组自交系群体在 3 个环境下玉米籽粒的蛋白质、淀粉、油分等性状,共定位到 38 个玉米籽粒品质性状 QTL 位点。赵志鑫等^[9]以源自 X178 和 K12 的 150 份玉米重组自交系

为材料,对历时 3 年 7 个环境下开放授粉的玉米籽粒蛋白质、淀粉、油分等性状进行 QTL 定位分析,共挖掘到 20 个相关 QTL 位点。李雪莹等^[10]以 5M017、5D07 为亲本杂交组配的 110 株 F_2 代分离群体为材料,共检测到 17 个与玉米淀粉含量有关的 QTL。上述有关玉米品质性状的研究所用材料基本为单一群体自交授粉或者开放授粉收获的籽粒,而对同一群体不同授粉方式下玉米籽粒品质性状的 QTL 定位研究尚未见报道。而表型变异是由遗传背景和环境共同调控的,因此开放授粉与自交授粉玉米籽粒的品质表型表现应该存在差异。本研究以陕 A 群选育的自交系 KA105 和陕 B 群选育的自交系 KB020 为亲本,构建包含 201 个 $F_{5:6}$ 家系的重组自交系群体作为试验材料,对 1 年 3 点环境下开放授粉和自交授粉玉米籽粒的蛋白质、淀粉、油分和纤维进行表型鉴定,同时利用靶向测序获得的 SNP 位点构建遗传连锁图谱,挖掘不同授粉方式下定位到的 QTL 以及在开放和自交授粉方式下特异表达的 QTL,以期揭示这两种授粉方式对玉米籽粒品质性状的影响,并为玉米籽粒品质遗传改良和分子育种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以 2 个优良玉米自交系 KA105 和 KB020 杂交,经过连续多代自交获得包含 201 个家系的 $F_{5:6}$ 代重组自交系(RILs)群体,以其作为试验材料。

1.2 田间试验设计

田间试验于 2019 年在陕西的榆林(YuL)、汉中

(HZ)和杨凌(YaL)3 地进行。201 个重组自交系和两个亲本均采用完全随机区组设计,单行区 2 重复,行长 5 m,行距 0.6 m,株距 22.2 cm。榆林点仅收获开放授粉果穗,汉中点收获开放授粉果穗和自交授粉果穗,杨凌点仅收获自交授粉果穗。水肥等其余田间管理措施同当地生产管理。

1.3 品质性状的测定及分析

田间收获的果穗自然风干脱粒,每个家系选取 300 粒均匀一致、无病害的籽粒,采用 Perten 公司(瑞典)生产的 DA7200 型近红外谷物分析仪,测定 $F_{5:6}$ 代群体及亲本 KA105 和 KB020 籽粒的蛋白质、油分、淀粉和纤维含量,每个样品重复测定 3 次,取其平均值作为该家系的表型值。其中,榆林点和汉中点每个处理群体 2 个重复的表型平均值代表该年份的表型值,杨凌点单个重复的表型值代表该年份的表型值。采用最佳线性无偏预测法(best linear unbiased prediction, BLUP)并结合汉中点开放授粉和榆林点开放授粉条件下的表型值,估计开放授粉条件下每个家系各性状的 BLUP 值;结合汉中点自交授粉和杨凌点自交授粉条件下的表型值,估计自交授粉条件下每个家系各性状的 BLUP 值。

利用统计软件 SPSS 22.0,对 $F_{5:6}$ 代 RILs 群体以及亲本的蛋白质、油分、淀粉、纤维 4 个籽粒品质性状进行基本统计描述分析,计算亲本和自交系群体的最大值、最小值、峰度值、偏度值等。用每个地点 2 个重复的品质性状平均值以及各性状分别在两种授粉方式下 2 个地点的 BLUP 值,绘制每个品质性状含量值的箱线图,并对两种授粉方式下各性状在同一环境(汉中)中的 2 个重复值以及每个性状在两种授粉方式下 2 个地点的 BLUP 值分别进行相关性分析,用每个性状在该年份的表型值进行方差分析,计算每个性状在开放授粉和自交授粉下的广义遗传力。广义遗传力(H^2)的计算公式如下:

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_E^2/n} \times 100\%。$$

式中: σ_G^2 表示基因型方差; σ_E^2 为误差项; n 为环境数,本试验中为 2。

1.4 基因型检测与 QTL 定位

在 5 叶期,田间采集 KA105、KB020 及其 $F_{5:6}$ 代群体叶片,采用改良的 CTAB 法提取基因组 DNA^[11],经检测合格后送至石家庄博瑞迪生物技术有限公司进行基因型检测。采用靶向测序基因型分型(genotyping by target sequencing, GBTS)技术^[12]对所有样品进行基因分型,将获得的序列与参

考基因组 B73 比对,从而获得高质量 SNP 位点。剔除在两个亲本之间无多态性、缺失率 $\geq 10\%$ 、杂合度 $\geq 20\%$ 且次要等位基因频率 ≤ 0.05 的 SNP 位点,筛选获得的标记后,利用 QTL ICIMapping V4.2 软件构建连锁图,通过分组、排序、修正等步骤,使用 Kosambi 函数^[13]将重组频率转换为 Centimorgan(cM),采用 QTL ICIMapping V4.2 软件的完备区间作图法(ICIM),对 4 个玉米籽粒品质性状在开放授粉和自交授粉条件下 2 个地点的 BLUP 值分别进行 QTL 分析^[14]。逐步回归标记进入的概率(probability in stepwise regression, PIN)设为 0.001,步长(walking speed)为 1 cM,采用模拟运算(permutation)1 000 次的方法确定似然函数比值对数值(logarithm viscosity odds, LOD),当某个位置检测到的 LOD 值大于 LOD 阈值时,视为该位置存在 1 个 QTL。本研究中 QTL 命名以授粉方式、性状及其所在染色体编号和顺序依次命名,如 10 号染色体上检测到 2 个开放授粉条件下蛋白质含量的 QTL,则按照其在染色体上的物理位置分别命名为 $qOPro10-1$ 和 $qOPro10-2$,其余以此类推。

2 结果与分析

2.1 玉米亲本和 RILs 群体籽粒品质性状表型分析

由表 1 可以看出,各环境下不同授粉方式玉米亲本及 RILs 群体的蛋白质、油分、淀粉和纤维含量存在差异。两种授粉方式下母本 KA105 的蛋白质、淀粉和纤维含量较父本 KB020 高;两种授粉方式下亲本的油分含量存在环境差异,去除环境影响后由 BLUP 值可知,自交授粉时母本 KA105 的油分含量高于父本 KB020,开放授粉时略低于父本 KB020。RILs 群体中 4 个籽粒品质性状均表现出双向超亲分离,不同环境下 RILs 群体的蛋白质、油分、淀粉和纤维含量的峰度及偏度的绝对值均小于 1,符合正态分布。由两种授粉方式下 2 个地点的 BLUP 值以及两种授粉方式下每个品质性状含量的统计分析可知,开放授粉下的蛋白质和纤维含量极显著低于自交授粉(图 1);开放授粉下的油分和淀粉含量极显著高于自交授粉(图 1)。就汉中单个点而言,油分含量在开放授粉和自交授粉条件下的品质性状不存在显著差异,自交授粉下的纤维含量显著高于开放授粉,自交授粉下的蛋白质含量极显著高于开放授粉,淀粉含量表现相反(图 1)。

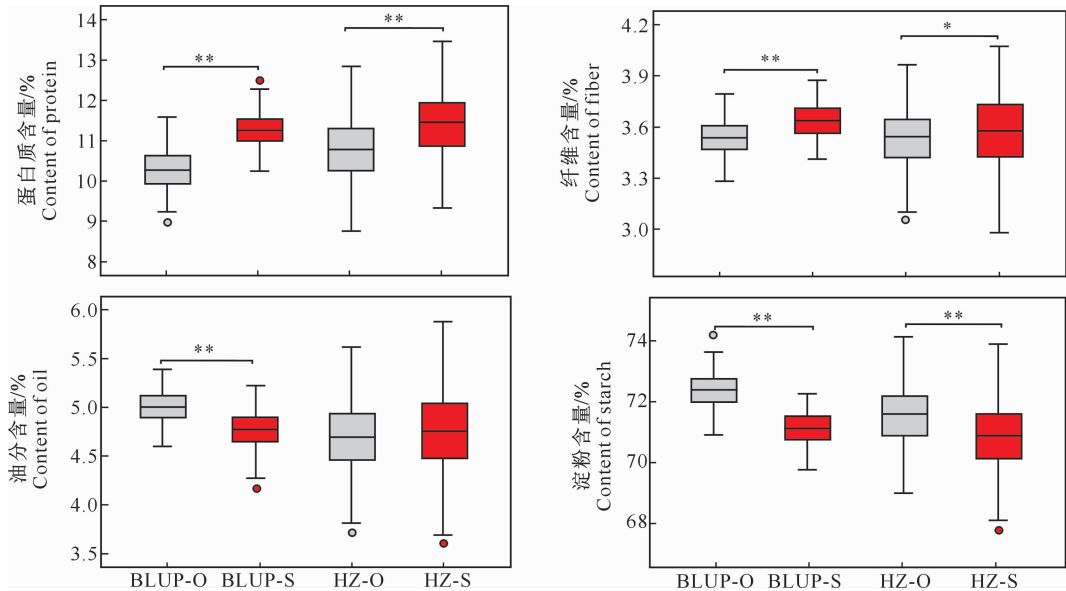
表 1 玉米 RILs 群体及其亲本的籽粒品质性状分析

Table 1 Analysis of kernel quality traits of maize RILs population and their parents

性状 Trait	环境 Environment	亲本/% Parents		RILs 群体/% RILs population	变幅/% Range	变异系数/% CV	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	广义 遗传力/% Heritability
		KA105	KB020						
OPro	榆林 YuL	9.85±0.01	9.25±0.20	9.72±0.67	8.10~11.52	6.84	0.34	-0.28	90.32
	汉中 HZ	11.37±0.04	10.53±0.11	10.84±0.82	8.74~12.85	7.55	0.13	-0.36	
	BLUP	10.61	9.89	10.29±0.53	8.12~12.58	5.19	0.16	-0.32	
SPro	汉中 HZ	11.86±0.15	10.06±0.53	11.42±0.84	9.32~13.47	7.39	0.01	-0.39	81.37
	杨凌 YaL	12.08±0.09	10.87±0.10	11.18±0.95	9.00~13.65	8.47	-0.03	-0.53	
	BLUP	11.97	10.47	11.30±0.40	10.25~12.36	3.57	0.10	-0.22	
OOil	榆林 YuL	5.80±0.04	5.69±0.62	5.34±0.31	4.56~6.11	5.72	-0.14	-0.21	83.25
	汉中 HZ	4.40±0.27	4.61±0.04	4.68±0.36	3.73~5.62	7.78	0.03	-0.16	
	BLUP	5.10	5.15	5.01±0.17	4.61~5.39	3.32	-0.10	-0.23	
SOil	汉中 HZ	4.64±0.11	4.66±0.02	4.73±0.43	3.50~5.88	9.10	-0.16	-0.20	81.31
	杨凌 YaL	4.74±0.22	4.02±0.24	4.85±0.41	3.76~5.90	8.46	-0.05	-0.14	
	BLUP	4.69	4.34	4.78±0.19	4.18~5.22	3.92	-0.09	0.02	
OSta	榆林 YuL	74.02±0.18	71.71±1.11	73.15±0.84	71.05~75.31	1.15	-0.26	0.08	86.73
	汉中 HZ	72.77±0.39	70.00±0.45	71.54±1.11	68.99~74.17	1.55	-0.16	-0.34	
	BLUP	73.40	70.86	72.34±0.59	70.88~73.92	0.82	-0.13	-0.33	
SSta	汉中 HZ	71.37±0.29	69.85±0.24	70.87±1.90	67.82~73.90	1.68	-0.17	-0.21	78.60
	杨凌 YaL	71.84±0.44	71.14±0.45	71.39±1.57	67.21~75.44	2.20	0.17	-0.52	
	BLUP	71.61	70.50	71.13±0.52	69.79~72.38	0.73	0.05	-0.44	
OFib	榆林 YuL	3.83±0.14	3.40±0.00	3.55±0.17	3.10~3.96	4.93	-0.23	-0.20	87.27
	汉中 HZ	3.79±0	3.13±0.04	3.53±0.18	3.07~3.97	5.07	-0.17	-0.15	
	BLUP	3.81	3.27	3.54±0.11	3.29~3.79	3.11	-0.21	-0.46	
SFib	汉中 HZ	3.72±0.09	3.10±0.23	3.57±0.22	2.98~4.07	6.11	-0.19	-0.19	80.68
	杨凌 YaL	4.02±0.12	3.13±0.11	3.71±0.24	3.11~4.35	6.53	-0.25	-0.11	
	BLUP	3.87	3.12	3.64±0.10	3.41~3.88	2.70	0.00	-0.49	

注:OPro,OOil,OSta,OFib 和 SPro,SOil,SSta,SFib 分别表示开放授粉和自交授粉下蛋白质、油分、淀粉、纤维的含量。表 3 和表 4 同。

Note:OPro,OOil,OSta,OFib and SPro,SOil,SSta and SFib represent contents of protein,oil,starch and fiber under open pollination and self-pollination,respectively. The same for Table 3 and Table 4.



HZ-O、HZ-S、BLUP-O、BLUP-S 依次表示汉中开放授粉、汉中自交授粉、开放授粉下的 BLUP、自交授粉下的 BLUP；

* 表示在 $P<0.05$ 水平上差异显著，* * 表示在 $P<0.01$ 水平上差异显著；圆点表示异常值

HZ-O、HZ-S、BLUP-O and BLUP-S indicate open pollination in Hanzhong,self-pollination in Hanzhong,BLUP under open pollination and BLUP under self-pollination,respectively; * , * * indicates significant difference at $P<0.05$, $P<0.01$ level,respectively;Dots indicate outliers

图 1 不同授粉方式下玉米籽粒品质性状含量的箱线图

Fig. 1 Boxplot of kernel quality traits in maize under different pollination methods

通过遗传力分析发现,开放授粉条件下 4 个玉米籽粒品质性状的广义遗传力均高于自交授粉。开放授粉下,蛋白质、油分、淀粉和纤维含量的广义遗传力分别为 90.32%,83.25%,86.73%和 87.27%;自交授粉下,蛋白质、油分、淀粉和纤维含量的广义遗传力分别为 81.37%,81.31%,78.60%和 80.68%(表 1)。

由表 2 可以看出,通过对不同环境、不同授粉方

表 2 不同授粉方式下玉米籽粒品质性状的方差分析(F 值)

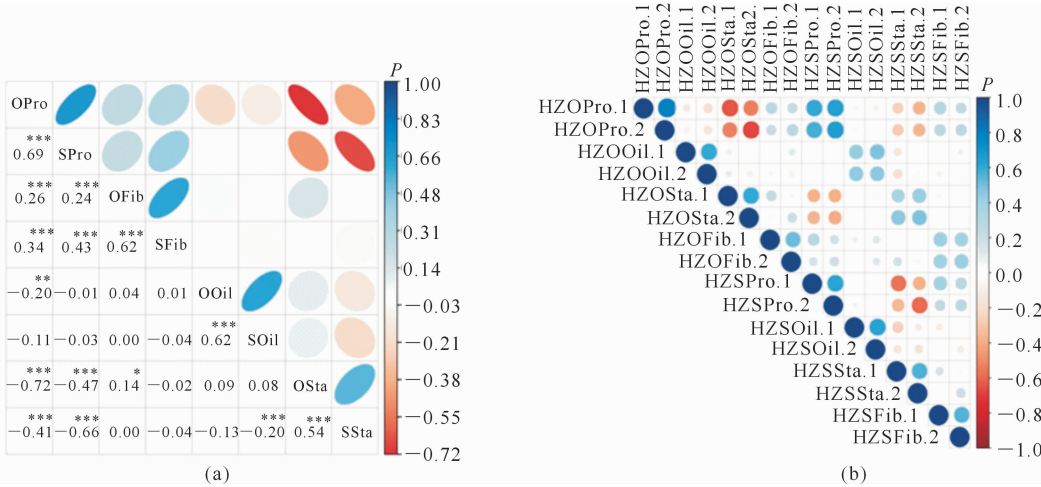
Table 2 Variance analysis of kernel quality trait under different pollination models in maize(F value)

授粉方式 Pollination method	变异来源 Source of variation	自由度 Freedom	蛋白质 Protein	油分 Oil	淀粉 Starch	纤维 Fiber
开放授粉 Open pollination	环境 Environments	1	631.48**	630.75**	495.72**	2.17
	基因型 Genotypes	200	4.67**	2.48**	3.27**	3.42**
自交授粉 Self-pollination	环境 Environments	1	12.71**	2.02	19.78**	51.49**
	基因型 Genotypes	200	2.18**	2.17**	1.84**	2.11**

注: ** 表示在 $P<0.01$ 水平上差异显著。
Note: ** indicates significant difference at $P<0.01$ level.

由图 2 可以看出,开放授粉下玉米 RILs 群体籽粒品质性状含量与其对应的自交授粉下籽粒品质性状含量表现出极显著正相关,说明不同授粉方式下玉米籽粒品质性状含量的积累具有高度的协调一致性;此外,不管采用开放授粉还是自交授粉,蛋白质含量与淀粉含量均呈极显著负相关,与纤维含量均

呈极显著正相关($P<0.001$)。而同一环境(汉中)下的开放授粉和自交授粉 RILs 群体籽粒品质相关分析结果显示,玉米籽粒蛋白质、油分、淀粉和纤维含量在不同处理群体 2 个重复间呈极显著正相关,说明生物学重复效果较好,可作进一步研究。



a. BLUP 值;b. 汉中队 2 个重复
a. BLUP value;b. Two repeats data in Hanzhong

OPro,OOil,OSTa,OFib 和 SPro,SOil,SSta,SFib 含义与表 1 同;HZ 表示汉中队,1、2 分别表示重复 1、重复 2。

*, **, *** 分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 和 $P<0.001$ 水平上差异显著

OPro,OOil,OSTa,OFib 和 SPro,SOil,SSta and SFib have same meaning as Table 1;HZ means Hanzhong point,while 1 and 2 represent repeat 1 and repeat 2,respectively. *, **, *** indicates significant difference at $P<0.05$, $P<0.01$ and $P<0.001$ level,respectively

图 2 不同授粉方式下玉米籽粒品质性状的相关性

Fig. 2 Correlation of kernel quality traits in maize under different pollination methods

2.2 玉米籽粒品质性状遗传连锁图谱的构建

将通过靶向测序获得的序列与参考基因组 B73

比对,获得 13 929 个高质量 SNP 位点,经筛选,最终获得 2 248 个标记用于构建遗传连锁图。利用

QTL ICIMapping V4. 2 软件构建连锁图,通过分组、排序、修正等步骤,使用 Kosambi 函数将重组频率转换为 cM,结果见图 3。图 3 共包括 2 248 个 SNP 标记,图谱全长 2 722. 8 cM,平均图距 1. 21 cM。

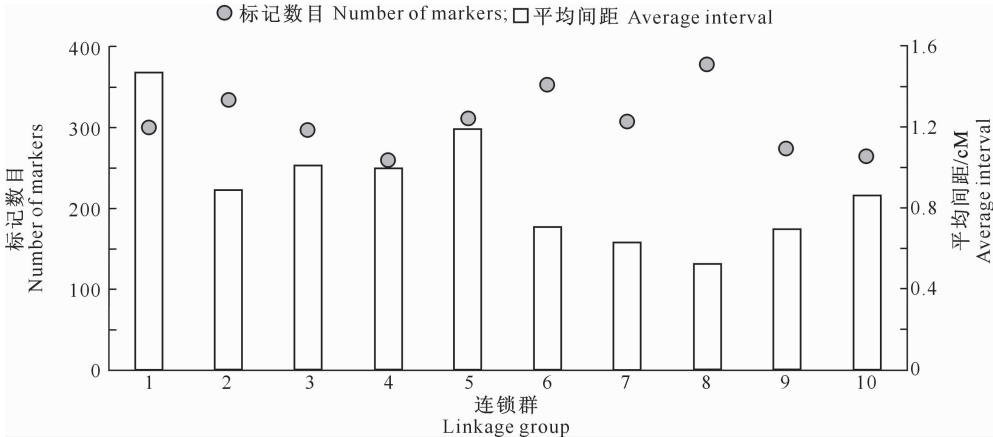


图 3 基于 SNP 的高密度玉米籽粒品质性状遗传图谱

Fig. 3 High-density SNP-based genetic map of kernel quality traits in maize

2. 3 玉米籽粒品质性状的 QTL 定位

利用玉米籽粒每个品质性状在 2 个环境、两种授粉方式下的 BLUP 值进行 QTL 定位,经过 1 000 次的置换检测后,LOD 阈值定义为 3. 41,结果定位到 16 个 QTL,其中开放授粉条件下检测到 6 个,自交授粉条件下检测到 10 个,分布于 1、5、6、8、9、10

号染色体上(表 3,图 4)。检测到的 QTL 位于 10 号染色体上的最多,有 5 个;其次,8 号染色体有 4 个;9 号和 5 号染色体上分别检测到 3 个和 2 个;在 1、6 号染色体上各检测到 1 个 QTL。单个 QTL 解释的表型变异介于 5. 69%~14. 70%,其中有 5 个 QTL 表型解释率大于 10%(表 3,图 4)。

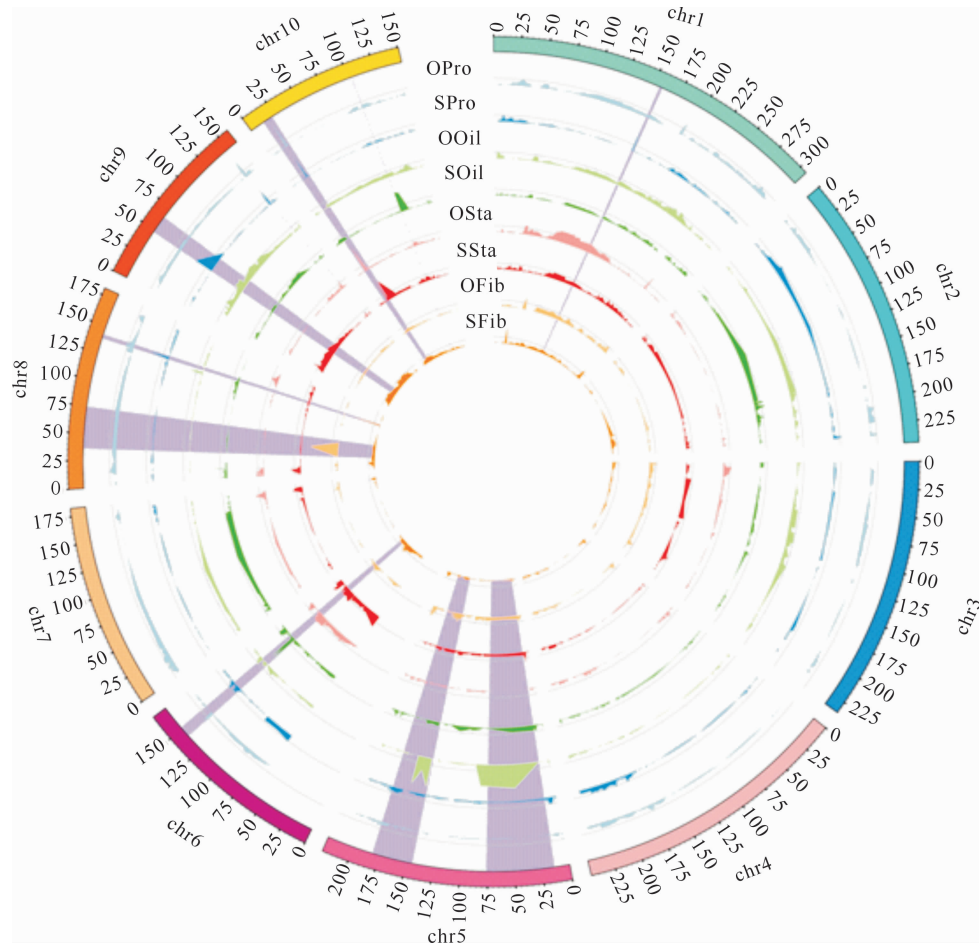
表 3 RILs 群体玉米籽粒品质性状的 QTL 定位

Table 3 Analysis of QTLs for kernel quality traits in RILs population in maize

性状 Trait	QTL	染色体号 Chromosome No.	左标记 ^a Left marker	右标记 ^a Right marker	LOD	加性效应 Additive	贡献率/% Contribution rate
OPro	<i>qOPro9-1</i>	9	147 038 959	147 167 607	3. 93	0. 14	5. 84
	<i>qOPro10</i>	10	15 720 465	22 407 309	9. 04	−0. 22	14. 56
OOil	<i>qOOil5-1</i>	5	144 226 809	181 226 757	7. 99	0. 07	11. 44
	<i>qOOil5-2</i>	5	14 102 409	76 102 264	4. 84	−0. 05	6. 29
OSta	<i>qOSTa10-1</i>	10	13 473 790	18 247 431	5. 37	0. 20	9. 32
OFib	<i>qOFib8-1</i>	8	36 489 208	74 507 677	5. 22	0. 03	12. 59
SPro	<i>qSPro1</i>	1	155 466 006	157 883 215	4. 99	0. 11	7. 91
	<i>qSPro8</i>	8	138 424 669	141 829 740	4. 16	0. 11	6. 83
	<i>qSPro9-1</i>	9	147 038 959	147 167 607	3. 66	0. 10	5. 69
	<i>qSpro9-2</i>	9	48 213 692	64 378 924	4. 14	−0. 10	6. 47
	<i>qSPro10</i>	10	15 720 465	22 407 309	5. 20	−0. 12	8. 34
SOil	<i>qSOil6</i>	6	141 174 252	151 230 747	6. 49	0. 07	12. 02
	<i>qSOil8</i>	8	13 920 781	14 005 231	3. 82	−0. 05	6. 77
	<i>qSOil10</i>	10	103 323 300	103 648 742	3. 95	−0. 05	6. 92
SSta	<i>qSSta10-2</i>	10	15 720 465	22 407 309	4. 03	0. 16	8. 81
SFib	<i>qSFib8-2</i>	8	138 424 669	141 829 740	6. 70	0. 04	14. 70

注:QTL 的名称用“q+授粉方式+品质性状英文缩写+染色体”表示,1、2 表示同一染色体上的不同 QTL。a 数值代表 QTL 左右标记在参考基因组的物理位置。下表同。

Note:QTL is named with “q+pollination method+English abbreviations of nutritional quality traits +Chr”;1 and 2 indicate different loci on same chromosome, a means the physical position of left or right marker of the QTL in reference genome. The same below.



从外到内的圆圈依次显示:每条染色体的长度,OPro,SPro,OOil,SOil,OSTa,SSta,OFib,SFib 的 QTL 映射;
紫色阴影显示检测到的 QTLs 的物理区间;灰色实线代表阈值线,LOD 阈值为 3.41

The circles from outside to inside sequentially show length of all chromosomes,QTL mapping for OPro,SPro,OOil,SOil,OSTa,SSta,OFib and SFib. Purple shade shows physical range of detected QTLs. Gray solid line represents the threshold line,and LOD threshold value is 3.41

图 4 玉米籽粒蛋白质、油分、淀粉和纤维含量 QTLs 在染色体上的分布

Fig. 4 Distribution of QTLs controlling kernel protein,oil,starch and fiber contents on chromosomes in maize

2.3.1 蛋白质 QTL 定位 两种授粉方式下共检测到 7 个与蛋白质含量相关的 QTL,分布在 1、8、9、10 号染色体上,表型解释率介于 5.84%~14.56%。其中开放授粉条件下 2 个 QTL,自交授粉条件下 5 个 QTL。在两种授粉条件下同一区段检测到的 QTL 有 *qOPro9-1/qSPro9-1* (简称 *qPro9-1*) 和 *qOPro10/qSPro10* (简称 *qPro10*)。 *qPro9-1* 在开放授粉和自交授粉条件下分别解释 5.84% 和 5.69% 的表型变异,有利等位基因来源于母本 KA105;而 *qPro10* 在开放授粉和自交授粉条件下分别解释 14.56% 和 8.34% 的表型变异,有利等位基因均来源于父本 KB020。在自交授粉条件下检测到 3 个与蛋白质含量相关的特异 QTL,分别为 *qSPro1*、*qSPro8*、*qSPro9-2* (表 3,图 4)。

2.3.2 油分 QTL 定位 根据两种授粉方式下油

分含量 BLUP 值数据共检测到 5 个 QTL,其中开放授粉条件下 2 个,自交授粉条件下 3 个,分布于第 5、6、8、10 号染色体上,单个 QTL 解释的表型变异介于 6.29%~12.02%,*qOOil5-1* 和 *qSOil6* 可解释的表型变异均大于 10%,为主效 QTL。其中 *qOOil5-1* 有利等位基因来源于父本 KB020,*qSOil6* 有利等位基因来源于母本 KA105 (表 3,图 4)。

2.3.3 淀粉 QTL 定位 两种授粉方式下共检测到 2 个与淀粉含量相关的 QTL,开放授粉和自交授粉条件下各 1 个,均分布于 10 号染色体上,*qOSTa10-1* 和 *qSSta10-2* 分别解释表型变异为 9.32% 和 8.81%,2 个 QTL 有利等位基因均来源于母本 KA105 (表 3,图 4)。

2.3.4 纤维 QTL 定位 两种授粉方式下共检测到 2 个与纤维含量相关的 QTL,开放授粉和自交授

粉条件下各 1 个,均分布于 8 号染色体上。开放授粉条件下检测到 *qOFib8-1*,贡献率为 12.59%;自交授粉条件下检测到 *qSFib8-2*,贡献率为 14.70%。2 个 QTL 有利等位基因来源于母本 KA105(表 3,图 4)。

2.4 汉中点不同授粉条件下 QTL 定位分析

因汉中点同时进行了自交授粉和开放授粉试验,故本研究以汉中点为例开展了同一环境下不同授粉方式的 QTL 定位分析,结果见表 4。由表 4 可知,汉中点共定位到 18 个 QTL 位点,其中开放授粉下 8 个,自交授粉下 10 个,单个 QTL 解释的表型变异为 3.09%~16.23%。汉中点开放授粉与自交授粉下分别检测到的蛋白质含量相关 QTL(*qhzO-Pro10-1* 和 *qhzSPro10-2*)几乎被定位在同一区段,且该区段在本研究基于 BLUP 值的 QTL 定位中两种授粉方式下均检测到,具有较高的遗传稳定性,结

合表 3 结果可知,*qhzOPro10-1*、*qhzSPro10-2*、*qO-Pro10*、*qSPro10* 的贡献率分别为 14.81%,16.23%,14.56%和 8.34%,说明 *qPro10* 为玉米籽粒蛋白质含量的主效 QTL,可作为玉米品质分子辅助育种的候选位点。同样,在汉中点开放授粉与自交授粉下检测到的淀粉含量相关 QTL(*qhzOSta10-1* 和 *qhzSSta10-2*)以及本研究中检测到的 *qOS-ta10-1* 与 *qSSta10-2*(表 3)被定位在邻近的区段。在汉中点开放授粉下检测到的油分含量相关 QTL(*qhzOOil5-1* 和 *qhzOOil5-2*)分别与本研究检测到的 *qOOil5-1* 和 *qOOil5-2*(表 3)被定位在同一区段。检测到的纤维含量相关 QTL 中,汉中点开放授粉的 *qhzOFib8-1* 及自交授粉的 *qhzSFib8-2* 分别与本研究检测到的 *qOFib8-1* 及 *qSFib8-2* 位于同一区段。

表 4 汉中点玉米籽粒品质性状的 QTL 定位

Table 4 Analysis of QTLs for kernel quality traits in Hanzhong in maize

性状 Trait	QTL	染色体 Chromosome	左标记 ^a Left position	右标记 ^a Right position	LOD	加性效应 Additive	贡献率/% Contribution rate
OPro	<i>qhzOPro4</i>	4	173 631 701	173 825 803	3.63	0.20	6.60
	<i>qhzOPro9</i>	9	145 037 762	147 167 607	4.99	0.24	9.66
	<i>qhzOPro10-1</i>	10	15 720 465	22 407 309	7.69	-0.31	14.81
OOil	<i>qhzOOil5-1</i>	5	144 226 809	181 226 757	6.40	0.13	11.70
	<i>qhzOOil5-2</i>	5	14 102 409	76 102 264	4.55	-0.10	7.69
	<i>qhzOOil6</i>	6	149 847 213	149 872 600	4.25	0.10	7.12
OSta	<i>qhzOSta10-1</i>	10	13 473 790	18 247 431	5.21	0.37	8.95
OFib	<i>qhzOFib8-1</i>	8	36 489 208	74 507 677	3.64	0.05	7.93
SPro	<i>qhzSPro1</i>	1	114 849 520	115 306 380	4.95	0.24	9.39
	<i>qhzSPro10-2</i>	10	14 570 120	22 645 220	8.02	-0.33	16.23
SOil	<i>qhzSOil1</i>	1	178 503 841	188 086 226	4.03	-0.11	3.09
	<i>qhzSOil2-1</i>	2	213 469 356	213 755 493	14.32	0.22	12.71
	<i>qhzSOil2-2</i>	2	211 634 376	212 255 170	5.77	-0.13	4.54
	<i>qhzSOil2-3</i>	2	199 157 250	199 227 767	10.02	-0.18	8.23
	<i>qhzSOil6</i>	6	153 693 039	155 675 822	7.46	0.16	6.25
SSta	<i>qhzSSta10-2</i>	10	14 570 120	22 645 220	4.57	0.38	11.54
SFib	<i>qhzSFib1</i>	1	45 791 616	46 688 275	4.32	0.06	8.72
	<i>qhzSFib8-2</i>	8	138 424 669	141 829 740	5.59	0.07	11.48

3 讨 论

蛋白质、油分和淀粉是普通玉米籽粒的主要营养成分,采用不同作图群体时其 QTL 定位结果各有异同^[15]。本研究利用 KA105/KB020 构建的 F_{5:6} 群体进行玉米籽粒的蛋白质、淀粉、油分和纤维含量定位,与前人研究结果比较发现,存在较多共同 QTL:(1)在两种授粉方式下均检测到的蛋白质含量相关的 *qPro9-1*(*qOPro9-1/qSPro9-1*)与 Zhang 等^[7]定位到的 *q2Bp9-1* 位于相同的 bin 区间;两种

授粉方式均检测到的 *qPro10*(*qOPro10/qSPro10*)与 Zhang 等^[7]定位到的 *q3Bp10-1*、*q2Xp10-1*、*q3Xp10-1* 以及赵志鑫等^[9]定位到的 *qPro10*、Li 等^[16]定位到的 *qPRO2-10-1*、兰天茹等^[17]定位到的 *qPRO10a*、赖国荣等^[18]定位到的 *qpc10_1* 位于同一 bin 区域。(2)两种授粉方式共同检测到的淀粉含量相关的 *qSta10-1*(*qOSta10-1/qSSta10-2*),与孙海艳等^[19]定位到的 *qstarc10* 和李学慧等^[20]定位到的 *qSTA10-1* 位于同一 bin。(3)Li 等^[6]利用 368 份玉米自交系全基因关联分析检测到的 3 个油分相

关基因 GRMZM2G065194、GRMZM2G439195 和 GRMZM2G035779,位于本研究中检测到的 *qOO-il5-2* 区间,且该区间与 Yang 等^[21]定位到的 *qEE-WR5* 位于相同 bin 上;*qOOil5-1* 与 Yang 等^[22]定位到的 *Oil5*、赵志鑫等^[9]定位到的 *qOil5-3* 位于相同 bin 区域。综上所述,本研究检测到的 QTL 中有 8 个 QTL 位点在先前的研究中被检测到,分布于 5、9、10 号染色体上。而分布于 1、6、8、9、10 号染色体上的另外 8 个 QTL 为本研究新检测到的 QTL,包括蛋白质含量相关 QTL-*qSPro1*、*qSPro8*、*qSPro9-2*,油分含量相关 QTL-*qSOil6*、*qSOil8*、*qSOil10*,纤维含量相关 QTL-*qOFib8-1*、*qSFib8-2*。这些 QTL 附近是否存在控制玉米籽粒品质性状的基因有待于进一步验证和挖掘。

本研究结果显示,自交授粉下测得的蛋白质含量和纤维素含量极显著高于开放授粉,说明采用自交授粉比开放授粉更有利于玉米籽粒中蛋白质和纤维的积累;开放授粉下的油分含量以及淀粉含量均显著高于自交授粉,说明开放授粉更有利于油分和淀粉的积累。而玉米油分含量是玉米籽粒品质的重要指标,玉米油属于高品质营养健康植物油脂,人们长期食用能够有效地预防冠心病以及老年动脉硬化的发生,因而在实际应用中具备较高的营养价值与经济价值^[23];淀粉是玉米籽粒的第一大贮藏物质,约占到籽粒干质量的 70%^[24](本研究为 67.21%~75.47%),玉米籽粒产量很大程度上取决于淀粉含量的有效合成和积累。因此,本研究结果可为特用玉米育种提供基础参考。

4 结 论

本研究利用 201 份玉米自交系及其亲本在两种授粉方式下 3 个地点的表型值对玉米籽粒品质性状的 BLUP 值进行 QTL 定位,结果共检测到 16 个品质性状相关 QTL,其中开放授粉条件下检测到 6 个 QTL,自交授粉条件下检测到 10 个 QTL,有 5 个 QTL 解释的表型变异大于 10%。2 个与蛋白质含量相关的 QTL(*qPro9-1* 和 *qPro10*)可以同时在这两种授粉方式下检测到,受授粉方式的影响较小,自交授粉下检测到 3 个与蛋白质含量相关的特异 QTL;两种授粉方式下在 10 号染色体的临近位置各检测到 1 个淀粉含量相关 QTL(*qOSta10-1* 和 *qSSSta10-2*);在开放授粉和自交授粉条件下各检测到 1 个纤维素含量相关 QTL,分别检测到 2 个和 3 个与油分含量相关的 QTL。

[参考文献]

- [1] 李少昆,赵久然,董树亭,等. 中国玉米栽培研究进展与展望 [J]. 中国农业科学,2017,50(11):1941-1959.
Li S K,Zhao J R,Dong S T,et al. Advances and prospects of maize cultivation in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017,50(11):1941-1959.
- [2] 宁慧云. 我国玉米品质现状问题及发展优质食用玉米对策 [J]. 农业与技术,2013,33(9):123.
Ning H Y. Current situation of maize quality in China and countermeasures for developing high-quality edible corn [J]. Agriculture and Technology,2013,33(9):123.
- [3] 何代元,何 琴,刘经纬,等. 我国普通玉米品种品质现状分析 [J]. 杂粮作物,2007(5):329-330.
He D Y,He Q,Liu J W,et al. Analysis of current quality of common corn varieties in China [J]. Rain Fed Crops,2007(5): 329-330.
- [4] 刘纪麟. 玉米育种学 [M]. 2 版. 北京:中国农业出版社,2002: 227-237.
Liu J L. Maize breeding [M]. 2nd ed. Beijing:Chinese Agriculture Press,2002:227-237.
- [5] 李学慧,申顺先,李玉玲,等. 利用种子性状 QTL 定位高油玉米蛋白质含量 QTL [J]. 作物杂志,2011(4):40-42.
Li X H,Shen S X,Li Y L,et al. QTL analysis of protein content in high-oil maize using seed trait QTL explorer [J]. Crops,2011(4):40-42.
- [6] Li H,Peng Z Y,Yang X H,et al. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels [J]. Nature Genetics,2013,45(1):43-50.
- [7] Zhang H D,Jin T T,Huang Y Q,et al. Identification of quantitative trait loci underlying the protein,oil and starch contents of maize in multiple environments [J]. Euphytica,2015,205 (1):169-183.
- [8] Wang Z Y,Liu N,Ku L X,et al. Dissection of the genetic architecture for grain quality-related traits in three RILs populations of maize (*Zea mays* L.) [J]. Plant Breeding,2016,135(1):38-46.
- [9] 赵志鑫,崔婷婷,何坤辉,等. 多环境下玉米籽粒品质性状的 QTL 定位 [J]. 农业生物技术学报,2018,26(12):2027-2035.
Zhao Z X,Cui T T,He K H,et al. Mapping QTL for grain quality traits in maize under engnulti-environments [J]. Journal of Agricultural Biotechnology,2018,26(12):2027-2035.
- [10] 李雪莹,吴 晗,张 君,等. 玉米淀粉 QTL 定位分析 [J]. 玉米科学,2019,27(6):46-51.
Li X Y,Wu H,Zhang J,et al. Analysis of QTL mapping on maize starch [J]. Journal of Maize Sciences,2019,27(6):46-51.
- [11] Saghai-Maroo M A,Soliman K M,Jorgensen R A,et al. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley:mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,1984,81(24):8014-8018.
- [12] 徐云碧,杨泉女,郑洪建,等. 靶向测序基因型检测(GBTS)技

术及其应用 [J]. 中国农业科学, 2020, 53(15): 2983-3004.

Xu Y B, Yang Q N, Zheng H J, et al. Genotyping by target sequencing (GBTS) and its applications [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(15): 2983-3004.

[13] Kosambi D D. The estimation of map distances from recombination values [J]. Annals of Eugenics, 1944, 12(1): 172-175.

[14] Li H H, Ye G Y, Wang J K. A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping [J]. Genetics, 2007, 175(1): 361-374.

[15] 王付娟. 混合选择对玉米群体品质的改良效果研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2008.

Wang F J. Effect of mass selection on the quality improvement in maize populations [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2008.

[16] Li Y L, Wang Y Z, Wei M G, et al. QTL identification of grain protein concentration and its genetic correlation with starch concentration and grain weight using two populations in maize (*Zea mays* L.) [J]. Journal of Genetics, 2009, 88(1): 61-67.

[17] 兰天茹, 崔婷婷, 何坤辉, 等. 不同氮水平下玉米子粒品质性状的 QTL 定位 [J]. 玉米科学, 2017, 25(2): 6-11.

Lan T R, Cui T T, He K H, et al. QTL mapping of kernel quality traits under different nitrogen treatments in maize [J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(2): 6-11.

[18] 赖国荣, 张 静, 刘 函, 等. 基于 GBS 构建玉米高密度遗传图谱及营养品质性状 QTL 定位 [J]. 农业生物技术学报, 2017, 25(9): 1400-1410.

Lai G R, Zhang J, Liu H, et al. Construction of high density genetic map via GBS technology and QTL mapping for nutritional quality traits in maize [J]. Journal of Agricultural Bio-technology, 2017, 25(9): 1400-1410.

[19] 孙海艳, 蔡一林, 王久光, 等. 玉米主要营养品质性状的 QTL 定位 [J]. 农业生物技术学报, 2011, 19(4): 616-623.

Sun H Y, Cai Y L, Wang J G, et al. QTL mapping for nutritional quality traits in maize [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2011, 19(4): 616-623.

[20] 李学慧, 申顺先, 李玉玲, 等. 利用种子性状 QTL 定位高油玉米淀粉含量 QTL [J]. 华北农学报, 2012, 27(2): 97-99.

Li X H, Shen S X, Li Y L, et al. QTL analysis of starch content in high-oil maize using seed trait QTL [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2012, 27(2): 97-99.

[21] Yang X H, Ma H L, Zhang P, et al. Characterization of QTL for oil content in maize kernel [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(6): 1169-1179.

[22] Yang X H, Guo Y Q, Yan J B, et al. Major and minor QTL and epistasis contribute to fatty acid compositions and oil concentration in high-oil maize [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(3): 665-678.

[23] 宋晓寒, 王 会. 玉米油的营养功能及提取工艺 [J]. 食品安全导刊, 2018(21): 135-136.

Song X H, Wang H. Nutritional function and extraction technology of corn oil [J]. China Food Safety Magazine, 2018 (21): 135-136.

[24] Kwaljit S S, Narpinder S, Seung-Taik L. A comparison of native and acid thinned normal and waxy corn starches: physicochemical, thermal, morphological and pasting properties [J]. LWT-Food Science and Technology, 2006, 40(9): 1527-1536.