

田间条件下控制玉米开花前后根系性状的 QTL 定位

蔡红光^{1,2}, 刘建超¹, 米国华¹, 袁力行¹, 陈晓辉¹, 陈范骏^{1*}, 张福锁¹

(1 中国农业大学资源与环境学院, 农业部植物营养学重点实验室, 教育部植物-土壤相互作用重点实验室, 北京 100193;

2 吉林省农业科学院农业环境与资源研究中心, 吉林长春 130033)

摘要: 在田间原位条件下, 利用根系形态差异显著的自交系掖 478 和武 312 为亲本构建的 BC₄F₃ 群体, 采用改进的 PLABQTL 软件中的复合区间作图法对抽雄期(开花前 10 d)和灌浆初期(开花后 15 d)玉米根系性状的变化和地上部生物量进行 QTL 定位。并分析其遗传机制。结果表明, 花前花后对根干重、总根长、侧根长、轴根长、轴根数等根系性状共检测出 27 个 QTL, 单个 QTL 贡献率为 5.2%~15.7%, 其中在染色体臂 6.02 和 10.04 区域同时检测到控制着地上部生物量、总根长、侧根长和轴根数等性状的 QTLs, 两个不同生育时期检测到的共同 QTL 共有 8 个。玉米花前花后控制根系生长的 QTL 因生长发育阶段不同而存在着特异性, 而且对地上部生物量形成有重要贡献, 这为了解田间条件下根系的生长发育和进一步进行遗传改良奠定了遗传基础。

关键词: 玉米; 抽雄期; 灌浆初期; 根系; QTL

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2011)02-0317-08

QTL mapping for root traits around flowering stage of maize under field condition

CAI Hong-guang^{1,2}, LIU Jian-chao¹, MI Guo-hua¹, YUAN Li-xing¹, CHEN Xiao-hui¹,

CHEN Fan-jun^{1*}, ZHANG Fu-suo¹

(1 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University/Key Laboratory of Plant Nutrition, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, Ministry of Education, Beijing 100193, China;

2 Research Center of Agricultural Environment and Resources, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: The purpose of this experiment was to study the variation of maize root around flowering for fully understanding the genetic mechanism of root development under field conditions and to offer theory basis for genetic improvement of root in high yield and quality agricultural system. A BC₄F₃ population (187 lines) derived from Ye478 (with big root system) as the donor, and Wu312 (with small root system) as the recipient was developed. QTL for shoot dry weight (SDW) and root related traits in maize were identified by composite interval mapping of PLABMQTL software at the tasseling stage (VT stage, 10 days before silking) and early filling stage (R2 stage, 15 days after silking) under field conditions. Totally, 27 QTLs are detected for controlling root dry weight (RDW), total root length (TRL), lateral root length (LRL), axial root length (ARL) and axial root number (ARN). The contribution of each QTL varies between 5.2%–15.7%. Two important regions are detected on chromosome bin 6.02 and 10.04 with controlled shoot dry weight, total root length, lateral root length and axial root number, and eight common QTLs are found at the both growth stages. There are specific genetic mechanisms for different root types at pre and post flowering stages, and the QTLs detected for root related traits are important to the formation of shoot growth of maize. These QTLs are helpful to understand the genetic basis of maize root under the field condi-

收稿日期: 2010-04-19

接受日期: 2010-08-13

基金项目: 国家自然科学基金(30600381); 国家基金创新群体项目(No.30821003); 公益性行业科研专项(200803030)资助。

作者简介: 蔡红光(1981—), 男, 吉林舒兰人, 博士, 研究方向为植物营养高效生理与遗传。E-mail: caihongguang1981@163.com

* 通讯作者 Tel: 010-62734454, E-mail: cauefj@cau.edu.cn

感谢 Hohenheim 大学 Jochen C Reif 提供改进的 PLABQTL 软件用于 QTL 分析(PALBMQTL)。

tion and offer the basis for further genetic improvement by MAS.

Key words: maize (*Zea mays* L.); tasseling stage; early filling stage; roots; quantitative trait loci (QTLs)

在玉米生长过程中,保持一个强大根系十分重要,它为玉米提供了生长发育所需的矿质养分和水分^[1-4]。已有研究表明,根系的形态、空间分布及生理性状在植株养分、水分高效利用方面起着决定性作用^[5];同时根系的这些形态和生理性状也存在着丰富的遗传变异^[6-11]。由于田间根系及其根际环境的复杂性,根系性状的遗传改良进展缓慢^[12]。因此,研究在田间条件下,控制玉米根系性状发育相关基因的遗传,对于实现高产高效生产体系中根系的遗传改良有着重要意义。玉米的根系性状可能是由大量微效 QTL 控制,而且受环境条件影响较大^[13]。Zhu 等^[14]在不同磷水平下定位到 14 个控制玉米侧根长和侧根数的 QTL,单个 QTL 的最大贡献率为 13.6%。Trachsel 等^[15]对不同水分条件下玉米轴根数量和根长生长速率进行了 QTL 定位,单个 QTL 的最大贡献率为 12.7%。Tuberosa 等^[16]采用水培试验在染色体臂 1.06、1.08、10.04 定位到了控制主根长、主根重和侧根重的 QTL,并发现这些 QTL 区域与田间不同水分条件下的产量密切相关。本课题组对不同供氮水平下玉米根系的定位结果表明^[17-18],苗期根系的生长发育对产量形成具有重要的作用。这些工作为玉米根系的遗传改良提供了很好的基础。迄今,关于根系性状的遗传分析大部分均采用室内培养的方式^[14-19],与田间条件下存在着很大的差异,而且室内培养条件下也很难生长到成熟期。玉米生长前期是种子根(胚生根)在养分、水分吸收方面起主要作用,而后随着植株的生长发育,逐渐转向节根和大量不定根起主要作用^[20]。因此,在田间开展不同生育阶段玉米根系性状发育的遗传控制研究,对于根系的遗传改良非常关键。Tanksley 等^[21]提出 AB-QTL 方法,即将 QTL 分析推迟到 BC2 或 BC3 等高代群体,这样不但可以提高微效 QTL 的检测效率,同时又可使 QTL 检测与育种相结合。本课题组前期研究表明,玉米骨干自交系掖 478 和武 312 在根系数量、长度及养分吸收方面都存在显著差异^[2, 22-23],并以此构建了重组自交系及其分子连锁图谱^[24]。在此基础上,课题组利用相同亲本构建了一套 BC₄F₃ 高代回交群体,为研究根系遗传及其改良奠定了基础。本研究在田间条件下,通过对高代回交群体开花前后两个生育时期根系形

态指标的测定,分析玉米关键生育阶段根系性状遗传控制的变化,以及与地上部生物量的遗传关系。探讨田间条件下玉米根系遗传改良的途径,为根系性状的分子标记辅助选择及后期 QTL 精细定位提供科学依据和遗传材料。

1 材料与方法

1.1 供试材料

利用前期筛选出的两个生育期基本相同、根系形态差异显著的玉米自交系掖 478 (Ye478) 为母本,自交系武 312 (W312) 为父本^[2, 23],配制杂交组合,以武 312 为轮回亲本,连续回交 4 次,自交 2 次,最后获得源自不同 BC₁F₁ 单株的 187 个 BC₄F₃ 株系。

1.2 田间试验

试验于 2007 年 5~10 月在中国农业大学东北旺试验站进行。土壤为冲积性壤土,有机质含量 23.0 g/kg、全氮 1.0 g/kg、无机态氮 29.3 mg/kg、速效磷 17.4 mg/kg、速效钾 157.5 mg/kg。随机区组设计,单行区,3 次重复。行长 4 m,行距 0.5 m,株距 0.33 m。各小区均施过磷酸钙 750 kg/hm²,氯化钾 135 kg/hm²,播种前施入。尿素在 6 片叶时追施 391 kg/hm²。分别于抽雄期 (Vegetative Stage of Tasseling, VT 期,即播种后 65 d,开花前 10 d) 和灌浆初期 (Reproductive Stage of Blister, R2 期,即播种后 95 d,花后 15 d) 取样,每小区选取有代表性的 2~3 株。每个单株在长 0.25 m、宽 0.16 m、深度为 0.40 m 根系主要分布的土体内挖取根系。样品洗净后分为根、地上部两部分。洗净的根系按照玉米生长的轮次用工具刀逐一割下,采用米尺测量轴根长度(包括主胚根、种子根、地上及地下部节根),记录轴根数量,然后在扫描仪上扫描后获得根系图片,利用 WinRhizoPro5.0 软件分析 (Pro 2004b, Canada) 计算总根长,侧根长由总根长减去轴根长获得。地上部直接烘干称重。

1.3 DNA 提取和基因型分析

以整区株系为单位混合取样,利用 Rogers & Bendich^[25]报道的 CTAB 法提取 DNA。参照掖 478 和武 312 的 RIL 群体的分子标记连锁图谱 (184 对 SSR 标记,图谱总图距为 2084.1 cM,平均图距为 11.3 cM)^[24],根据 Maizegdb 中公布的引物序列,由上海生物工程公司合成。最后利用在双亲间具有多

态性的 143 对共显性标记对 BC₄F₃ 群体进行标记分析。共覆盖的染色体长度为 2074.2 cM,平均图距为 14.5 cM。采用 Saghai 等^[26]提出的方法进行 SSR 分析。

1.4 统计分析

利用 SPSS V11.0 对各性状进行相关分析。QTL 分析采用复合区间作图法,利用 Hohenheim 大学 Utz 提供的 PLABMQTL(在 PLABQTL 基础上改进,可用于 BC_n 群体),LOD 阈值定为 2.5^[27]。QTL 的基因作用方式用 DR 比值(即显性效应与加性效应比值的绝对值)大小进行评估。如果 DR ≤ 0.2 则基因效应为加性;如果 0.2 < DR ≤ 0.8,则基因效应为部分显性;如果 0.8 < DR ≤ 1.2,则基因效应为显性;如果 DR > 1.2,则基因效应为超显性^[28]。

2 结果与分析

2.1 亲本和 BC₄F₃ 群体根系性状表型分析

由表 1 可知,在抽雄期时,两亲本的总根长、侧

根长、轴根长等根系性状差异显著,在灌浆初期,掖 478 地上部生物量及所有根系性状均显著大于武 312。与之相比,所有 BC₄F₃ 群体的根系性状的变异范围在抽雄期就已超出了亲本,其中以侧根长的变异幅度最大,达到 35.1%。两时期根系形态特征相比较,侧根长(LRL)显著增加,而轴根长(ARL)和轴根数量(ARN)没有显著变化。各性状的广义遗传力为 54.6%~88.3%,平均为 72.9%。两个时期根系性状的频数分布图的偏度和峰度的绝对值均小于 1(灌浆初期 R/S 除外),呈连续正态分布。相关分析(表 2)表明,除灌浆初期的根冠比与生物量间无相关性之外,花前花后根系性状之间以及与生物量之间都显著相关。在抽雄期,以根干重、轴根长和轴根数与地上部生物量呈高度相关;而至灌浆初期,则是根干重、总根长、侧根长与生物量相关性最高。总根长(TRL)和侧根长(LRL)间的相关系数最大,即侧根长对总根长的贡献率始终最大,是总根长的最大构成部分。

表 1 花前花后亲本和 BC₄F₃ 群体根系性状表型值分析

Table 1 Phenotypic values of root traits in the BC₄F₃ and parents around the flowering stage

生育期 Growth stage	性状 Trait	亲本 Parents			BC ₄ F ₃				广义遗传力 h _B ² (%)
		掖 478 Ye478	武 312 Wu312	变异范围 Range	平均值 Mean	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	
抽雄期 Tasseling stage	SDW	92.9 a	71.3 b	42.5 ~ 124.9	74.6	12.5	-0.33	-0.35	65.9
	RDW	19.9 a	14.7 b	5.6 ~ 35.7	15.2	4.8	-0.18	-0.46	77.8
	R/S	0.18 a	0.21 a	0.12 ~ 0.26	0.20	0.04	0.46	-0.16	54.6
	TRL	8935 a	5522 b	2053 ~ 9799	5516	1761	0.48	-0.32	87.6
	LRL	7486 a	5031 b	1525 ~ 8612	4656	1634	0.49	-0.20	88.3
	ARL	1449 a	935 b	445 ~ 1227	912	148	-0.01	-0.21	73.2
	ARN	89.0 a	60.0 b	31 ~ 83	63	8	0.07	0.16	60.1
灌浆初期 Early filling stage	SDW	193 a	160 b	92.2 ~ 333.4	181	25.8	-0.09	0.54	57.3
	RDW	30.6 a	17.7 b	9.1 ~ 41.0	24.1	4.8	0.03	-0.29	82.2
	R/S	0.17 a	0.11 b	0.07 ~ 0.21	0.13	0.05	0.82	1.14	76.1
	TRL	14526 a	6671 b	4018 ~ 17834	9906	3201	0.75	0.16	78.5
	LRL	12411 a	5532 b	3070 ~ 16635	8693	3120	0.78	0.21	78.3
	ARL	2116 a	1077 b	540 ~ 2116	1154	195	0.43	0.23	66.5
	ARN	112 a	67.0 b	48 ~ 112	70	10	0.49	-0.09	66.3

注(Note): 每列数值后不同字母表示两亲本表型值达到 $P < 0.05$ 水平的显著差异 Data with different letters are significantly different ($P < 0.05$) between parents. SDW—生物量 Shoot dry weight(g); RDW—根干重 Root dry weight(g); R/S—根冠比 Root/shoot ratio; TRL—总根长 Total root length(cm); LRL—侧根长 Lateral root length(cm); ARL—轴根长 Axial root length(cm); ARN—轴根数 Axial root number.

表 2 花前花后根系性状与生物量的相关分析

Table 2 Correlation analysis between SDW and root related traits around the flowering stage

性状 Trait	SDW	RDW	R/S	TRL	LRL	ARL	ARN
SDW		0.670 **	0.291 **	0.349 **	0.304 **	0.614 **	0.544 **
RDW	0.484 **		0.634 **	0.550 **	0.514 **	0.644 **	0.603 **
R/S	0.008	0.783 **		0.414 **	0.390 **	0.401 **	0.405 **
TRL	0.497 **	0.622 **	0.357 **		0.987 **	0.396 **	0.402 **
LRL	0.490 **	0.606 **	0.344 **	0.991 **		0.341 **	0.356 **
ARL	0.413 **	0.538 **	0.356 **	0.527 **	0.477 **		0.812 **
ARN	0.392 **	0.564 **	0.385 **	0.458 **	0.421 **	0.818 **	

注(Note): “*”、“**”分别代表 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 显著水平 Mean $P < 0.05$, $P < 0.01$ significant, respectively; 表中主对角线上方为花前相关系数, 下方为花后相关系数 Correlation coefficients at 10 days before flowering above diagonal, correlation coefficients at 15 days after flowering below. SDW—生物量 Shoot dry weight (g); RDW—根干重 Root dry weight (g); R/S—根冠比 Root/shoot ratio; TRL—总根长 Total root length (cm); LRL—侧根长 Lateral root length (cm); ARL—轴根长 Axial root length (cm); ARN—轴根数 Axial root number.

2.2 根系性状的 QTL 分析

采用复合区间作图法, 对花前花后两个生育时期的地上部生物量、根冠比及 6 个根系相关性状进行了 QTL 定位。共计检测到的 QTL 为 34 个, 贡献率变幅为 5.2%~15.7% (表 3)。基因效应以部分显性和加性为主, 仅有个别 QTL 表现为显性或超显性效应。在两个时期检测到的 QTL 中, 贡献率超过 10% 共计有 8 个。所有检测到的 QTL 分布于除第 9 染色体外的 12 个染色体区域 (图 1)。在这些位点中, 所有控制根系生长的增效等位基因均来自供体亲本掖 478。

2.2.1 地上部生物量 (SDW) 两个时期共检测到 7 个影响生物量的 QTL, 其中抽雄和灌浆初期分别检测到 4 个和 3 个, 累积贡献率分别为 30.3% 和 22.7%。分别位于染色体 1、3、6、8、10 上。其加性效应的增效等位基因绝大部分来自供体亲本掖 478。两个时期有两个 QTL 被检测到位于同一区间, 分别位于染色体 3 (umc1320 ~ phi047) 和染色体 6 (umc1257 ~ umc1857)。

2.2.2 根系干重 (RDW) 两个时期共检测到 6 个影响根干重的 QTL, 在抽雄期检测到 3 个, 贡献率为 5.3%~14.0%; 在灌浆初期检测到 3 个, 贡献率为 5.9%~9.8%。单个 QTL 的贡献率以 qRDW-10 最大, 为 14.0%。其加性效应的增效等位基因仅有一个来自轮回亲本武 312; 所检测到的 6 个 QTL 中, 仅有一个表现为超显性, 一个表现为显性, 其余均以加性效应为主。两个时期仅有一个 QTL 被检测到位于染色体同一区间 (umc1257 ~ umc1857), 贡献率分别为 5.3% 和 6.5%。

2.2.3 根冠比 (R/S) 两个时期共检测到 6 个影

响根冠比的 QTL, 抽雄期和灌浆初期分别检测到 4 个和 2 个。单个 QTL 贡献率最大为 13.6%, 最小为 5.8%。两个时期在染色体 1 和 4 上检测到的 QTL 均位于同一区间 (umc1613 ~ umc1071 和 umc1620 ~ umc1194)。其加性效应的增效等位基因均来自掖 478, 表现为增加根冠比的趋势。

2.2.4 总根长 (TRL) 两个时期共检测到 4 个影响总根长的 QTL, 单个 QTL 的贡献率在 5.9%~12.7% 范围内变化。基因作用方式以加性效应为主。其加性效应的增效等位基因均来自掖 478, 表现为增加总根长的趋势。

2.2.5 侧根长 (LRL) QTL 定位结果表明, 总根长和侧根长所检测到的 QTL 在抽雄期有 2 个位于同一染色体区域, 灌浆初期有 1 个位于同一染色体区域, 贡献率最高为 10.2%。在抽雄期检测到的 3 个 QTL 的基因效应分别为显性、部分显性、加性。灌浆初期仅检测到一个控制侧根的 QTL, 基因效应表现为部分显性。

2.2.6 轴根长 (ARL) 两个时期共检测到 3 个影响轴根长的 QTL, 在抽雄期检测到 2 个, 累计贡献率为 16.9%; 在灌浆初期检测到 1 个, 贡献率为 5.3%。与抽雄期检测到的位于第 6 染色体在同一区域 (umc1006 ~ umc1257), 贡献率分别为 6.8% 和 5.3%。

2.2.7 轴根数 (ARN) 两个时期共检测到 4 个影响轴根数的 QTL, 贡献率变幅为 5.6%~15.7%。抽雄期检测到的两个 QTL 与灌浆初期检测到的位置相同, 分别位于染色体 6 (umc1257 ~ umc1857) 和染色体 10 (umc2003 ~ umc2122) 上。很可能是两个相同的 QTL 在两个时期内均表达。

表 3 开花前后两个生育时期根系性状 QTL 定位结果
Table 3 Putative QTL associated with root related traits around the flowering stage

生育时期 Growth stage	性状 Trait	QTL	染色体 Chrom.	QTL 位置 QTL position	标记区间 Marker interval	LOD	R ² (%)	加性效应 Additive	显性效应 Dominance	基因作用方式 Gene action	等位基因来源 Source of allele	
抽雄期 Tasseling stage	SDW	<i>qSDW-1</i>	1	173	umc1335 ~ bnlgl556	4.1	8.3	4.4	6.9	OD	Ye478	
		<i>qSDW-3-1</i>	3	266	umc1320 ~ phi047	2.8	5.7	7.0	-1.7	A	Ye478	
	RDW	<i>qSDW-6-1</i>	6	41	umc1257 ~ umc1857	2.9	6.0	9.4	-2.5	PD	Ye478	
		<i>qSDW-10</i>	10	131	umc2003 ~ umc2122	5.2	10.3	9.8	2.0	A	Ye478	
		<i>qRDW-4</i>	4	115	umc1142 ~ bnlgl2291	2.8	5.7	0.2	0.7	OD	Ye478	
		<i>qRDW-6-1</i>	6	41	umc1257 ~ umc1857	2.6	5.3	2.5	0.2	A	Ye478	
		<i>qRDW-10</i>	10	146	umc2122 ~ umc1344	6.6	14.0	4.7	-0.6	A	Ye478	
		R/S	<i>qR/S-1-1</i>	1	13	umc1613 ~ umc1071	3.3	6.7	0.02	0.01	PD	Ye478
		<i>qR/S-4-1</i>	4	153	umc1620 ~ umc1194	6.4	13.6	0.02	0.01	PD	Ye478	
		<i>qR/S-6</i>	6	79	bnlg1174 ~ nc012	2.8	5.8	0.01	0.06	OD	Ye478	
<i>qR/S-10</i>	10	139	umc2122 ~ umc1344	3.6	7.4	0.02	0	A	Ye478			
TRL	<i>qTRL-2</i>	2	152	nc003 ~ bnlgl2077	2.9	5.9	965.1	-47.8	A	Ye478		
	<i>qTRL-10</i>	10	138	umc2003 ~ umc2122	3.9	8.0	1275.2	19.0	A	Ye478		
LRL	<i>qLRL-2</i>	2	152	nc003 ~ bnlgl2077	2.7	5.5	911.0	-984.7	D	Ye478		
	<i>qLRL-4</i>	4	100	umc1953 ~ umc1142	2.5	5.2	-338.0	241.7	PD	Wu312		
灌浆初期 Early filling stage	ARL	<i>qLRL-10</i>	10	138	umc2003 ~ umc2122	3.2	6.5	1119.1	37.7	A	Ye478	
		<i>qARL-6-1</i>	6	33	umc1006 ~ umc1257	3.3	6.8	122.5	109.3	D	Ye478	
	ARN	<i>qARL-10</i>	10	148	umc2122 ~ umc1344	5.0	10.1	156.8	74.0	PD	Ye478	
		<i>qARN-6-1</i>	6	45	umc1257 ~ umc1857	4.3	10.0	7.4	4.2	PD	Ye478	
	SDW	<i>qARN-10-1</i>	10	116	umc2003 ~ umc2122	7.0	15.7	8.5	-5.9	PD	Ye478	
		<i>qSDW-3-2</i>	3	267	umc1320 ~ phi047	4.0	8.1	-44.6	36.5	PD	Wu312	
		<i>qSDW-6-2</i>	6	41	umc1257 ~ umc1857	3.3	6.8	20.5	8.6	PD	Ye478	
		<i>qSDW-8</i>	8	30	umc1778 ~ umc1741	3.9	7.8	24.0	-9.4	PD	Ye478	
		<i>qRDW-1</i>	1	281	phi265454 ~ umc1553	4.8	9.8	8.2	-0.8	A	Ye478	
		<i>qRDW-5</i>	5	228	bnlg1306 ~ umc1072	2.9	5.9	-11.3	2.8	A	Wu312	
R/S	<i>qRDW-6-2</i>	6	41	umc1257 ~ umc1857	3.2	6.5	5.2	-5.1	D	Ye478		
	<i>qR/S-1-2</i>	1	15	umc1613 ~ umc1071	4.3	8.8	0.03	-0.03	PD	Ye478		
TRL	<i>qR/S-4-2</i>	4	152	umc1620 ~ umc1194	3.2	6.6	0.06	-0.04	PD	Ye478		
	<i>qTRL-3</i>	3	96	mme0132 ~ umc1504	2.5	5.2	1678.4	595.2	PD	Ye478		
LRL	<i>qTRL-6</i>	6	39	umc1006 ~ umc1257	6.4	13.7	2943.4	273.4	A	Ye478		
	<i>qLRL-6</i>	6	39	umc1006 ~ umc1257	5.1	10.2	2540.3	957.9	PD	Ye478		
ARL	<i>qARL-6-1</i>	6	33	umc1006 ~ umc1257	2.6	5.3	85.1	-8.7	A	Ye478		
	<i>qARN-6-2</i>	6	45	umc1257 ~ umc1857	3.0	6.2	5.5	4.5	PD	Ye478		
ARN	<i>qARN-10-2</i>	10	116	umc2003 ~ umc2122	2.7	5.6	11.8	8.5	PD	Ye478		

注 (Note): R² 表示由 1 个 QTL 所能解释的表型方差的百分率; 基因效应中 A 为加性效应, PD 为部分显性, D 为显性效应, OD 为超显性。QTL 命名原则 q + 目标性状 (大写英文字母) + “-” + 所在染色体号 + QTL 个数^[29]。R²—The percentage of the phenotypic variance explained by a putative QTL; A—Additive effect; PD—Partial dominant; D—Dominant; OD—Over dominant. QTL nomenclature q + Trait (capital letter) + “-” + Chromosome + QTL number^[29].

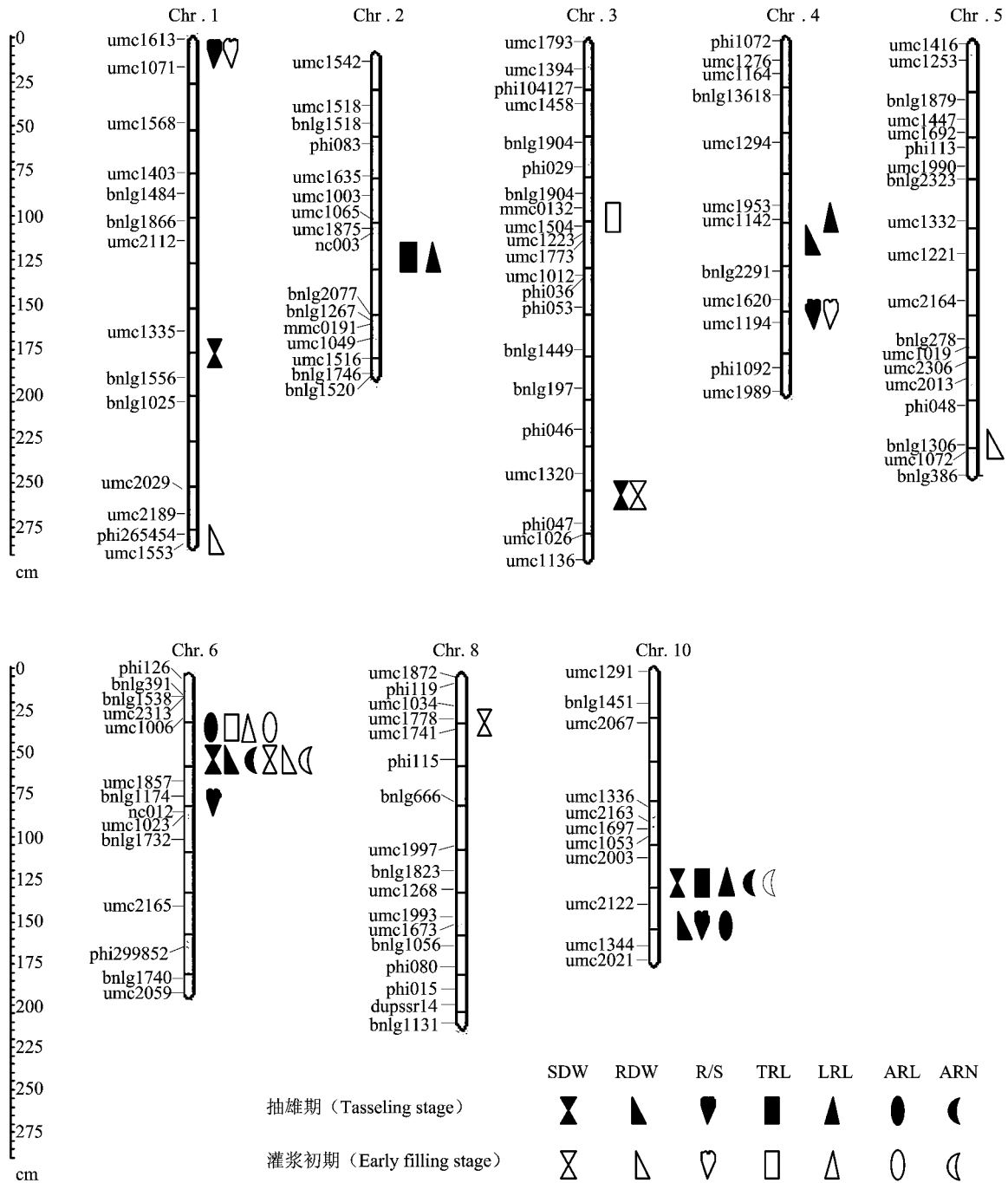


图 1 花前花后两个时期各性状的 QTL 定位结果

Fig. 1 The QTL detected for eight traits around the flowering stage

[注(Note): SDW—生物量 Shoot dry weight; RDW—根干重 Root dry weight; R/S—根冠比 Root/shoot ratio; TRL—总根长 Total root length; LRL—侧根长 Lateral root length; ARL—轴根长 Axial root length; ARN—轴根数 Axial root number]

3 讨论

3.1 根系形态的遗传机制分析

在田间条件下测量玉米根系性状,工作量巨大,且取样程序复杂,土壤环境变异较大^[1]。为了最大限度地减少试验误差,本研究参照 Lynch (<http://roots.psu.edu/en/lynch>) 小组及本小组以往研究

结果,采用测量固定土体内的根系(长 25 cm × 宽 16 cm × 高 40 cm) 样品性状。结果表明,掖 478 较武 312 具有生物量大、根系发达等特点(表 1)。这与 Tian^[2]和彭云峰等^[22]研究结果一致。二者在养分吸收中存在很大的差异^[22-23],且根系形态是引起这种差异的主要因素^[2]。在玉米的整个根系统中,侧根占到 90% 左右^[30],均着生于轴根上。相关分析

结果表明,各根系形态指标对根干重均有显著贡献,但在检测到的控制根干重的 5 个染色体区域中,仅有 2 个区域存在控制根系形态(总根长、侧根长、轴根长)的 QTL。这表明控制根生物量与根形态的遗传机制可能有所异同。在玉米根系中,根形态对植株养分和水分的吸收更为重要^[2, 31],因此,控制总根长及侧根长的 QTL 具有更高的利用价值。此外,在本研究中,有相当一部分控制根系性状的 QTL 在染色体上成簇分布或紧密连锁,且增效等位基因的加性效应方向一致,这也从理论上解释了这些性状表型相关的遗传基础。

两个时期根系性状的 QTL 定位结果表明,在抽雄期检测到的 21 个 QTL 中,有 7 个 QTL 与灌浆初期的位于同一染色体区域,主要集中在地上部生物量、根系生物量和轴根中,特别是两个时期控制轴根数的两个 QTL 的位置完全相同(表 3)。而对于侧根长和总根长,两个时期却未检测到相同的 QTL。说明玉米花前花后根系的生长,既存在相同的遗传机制,也有所区别。轴根在花前花后的遗传控制较为稳定,而侧根长在两个生育时期的遗传机制可能有所不同。玉米在营养生长期(吐丝前)吸收的总氮量仅占总吸氮量的 50%~60%,其余 40%~50%要在吐丝至灌浆期吸收^[32]。控制这些复杂性状的遗传机制在整个生育进程中会发生显著的变化^[13, 33];根系在生长发育过程中其内部基因的表达方式也发生着变化,因此不同的生育阶段会存在着一些特异性的 QTL。可见,在田间条件下,研究吐丝前后根系大小及形态的遗传控制,对于全面评价根系在养分吸收中的作用非常关键。在本研究所检测的根系形态的 QTL 中,大多与植株的养分和水分的吸收及后期的产量形成有密切的关系^[16-18, 31]。

3.2 根系与地上部的遗传关系

在本研究检测到控制根系性状的 QTL 区域中,有 2 个区域为 QTL 密集区,分别位于染色体臂 6.02 和 10.04。在灌浆初期,在染色体臂 6.02 区域定位到控制总根长(*qTRL-6*)和侧根长(*qLRL-6*)的 QTLs,贡献率为 9.4%~13.7%。*Tuberosa* 等^[16]在此染色体区段附近也定位到控制产量的 QTL。在染色体臂 10.04 上定位到与根系性状及地上部生物量的 QTLs,贡献率为 7.4%~15.7%;他们采用水培试验在此区段附近定位到主根重(R1W)、种子根重(R2W)、节根数(BRN)及水分胁迫下根拔拉力(PRF)的 QTLs。在这两个区域中,均存在控制着地上部生物量和地下部根系(根干重、总根长、侧根

长、轴根长、轴根数)的 QTLs。表明地下部根系生长与植株地上部的生物量密切相关。

遗传改良的最终目标是产量,*Duvick*^[33]比较了 30、50、70 和 90 年代的玉米杂交种,发现其收获指数(HI)并没有发生明显改变。随着对品种进行遗传改良,其生物量不断增加同时产量也随之增长。这些重要 QTL 区域的发现,可以进一步理解根系生长发育的遗传机制,以及与作物养分吸收、生物量、产量形成的关系^[16, 31]。同时,可以利用分子标记筛选含有控制根系性状 QTL 的株系,对其进行回交纯化,构建针对目标区域 QTL 的近等基因系(NIL),为下一步根系性状精细定位及基因克隆提供良好的遗传材料。随着这些与产量相连锁的根系性状 QTL 在分子辅助育种中的应用,也可以进一步地提高作物的生产力^[31-33]。因此,可以通过研究根系发育的遗传机制,加快作物根系的遗传改良,进而提高作物对养分、水分的吸收能力,从而达到高产、稳产的目标。

参 考 文 献:

- [1] Bohn M, Novais J, Fonseca R *et al.* Genetic evaluation of root complexity in maize[J]. *Acta Agron. Hunga.*, 2006, 54(3): 291-303.
- [2] Tian Q, Chen F, Zhang F, Mi G. Genotypic difference in nitrogen acquisition ability in maize plants is related to the coordination of leaf and root growth[J]. *J. Plant Nutr.*, 2006, 29(2): 317-330.
- [3] Wilson H K. Plant characters as indices in relation to the ability of corn strains to withstand lodging[J]. *J. Amer. Soc. Agron.* 1930, 22: 453-458.
- [4] Kenrick P. The origin of roots[A]. Waisel Y *et al.* (eds). *Plant roots: the hidden half* (3rd edn) [M]. New York: Marcel Dekker, Inc, 2002. 295-322.
- [5] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. *Plant Physiol.*, 1995, 109(1): 7-13.
- [6] Hébert Y, Barrière Y, Bertholeau J C. Root lodging resistance in forage maize: Genetic variability of root system and aerial part[J]. *Maydica*, 1992, 37: 173-183.
- [7] Jenison J R, Shank D B, Penny L H. Root characteristics of 44 maize inbreds evaluated in four environments[J]. *Crop Sci.*, 1981, 21: 233-237.
- [8] Landi P, Albrecht B, Giuliani M M, Sanguineti M C. Seedling characteristics in hydroponic culture and field performance of maize genotypes with different resistance to root lodging[J]. *Maydica*, 1998, 43(2): 111-116.
- [9] Landi P, Giuliani M M, Darrah L L *et al.* Variability for root and shoot traits in a maize population grown in hydroponics and in the field and their relationships with vertical root pulling resistance

- [J]. *Maydica*, 2001, 46(3): 177–182.
- [10] O'Toole J C, Bland W L, Brady N C. Genotypic variation in crop plant root systems[M]. *Adv. Agron.*, 1987. 91–145.
- [11] Chun L, Mi G, Li J *et al.* Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress[J]. *Plant Soil*, 2005, 276(1–2): 369–382.
- [12] Clarke J M, McCaig T N. Breeding for efficient root systems [A]. Hayward M D *et al.* (eds). *Plant breeding: principles and prospects*[M]. London: Chapman and Hall, 1993. 485–499.
- [13] de Dorlodot S, Forster B, Pagès L *et al.* Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops[J]. *Trends Plant Sci.*, 2007, 12(10): 474–481.
- [14] Zhu J, Mickelson S M, Kaeppler S M, Lynch J P. Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2006, 113(1): 1–10.
- [15] Trachsel S, Messmer R, Stamp P, Hund A. Mapping of QTLs for lateral and axial root growth of tropical maize[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 119: 1413–1424.
- [16] Tuberosa R, Sanguineti M C, Landi P *et al.* Identification of QTLs for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTLs for grain yield in the field at two water regimes[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2002, 48: 697–712.
- [17] Liu J, Li J, Chen F *et al.* Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Plant Soil*, 2008, 305(1–2): 253–265.
- [18] 刘建超,李建生,米国华,等. 不同氮水平下玉米苗期生长性状及成熟期产量的 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(10): 3413–3420.
- Liu J C, Li J S, Mi G H *et al.* QTL mapping of seedling growth traits and grain yield under two nitrogen conditions in maize[J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2009, 42(10): 3413–3420.
- [19] Zhu J, Kaeppler S M, Lynch J P. Mapping of QTLs for lateral root branching and length in maize (*Zea mays* L.) under differential phosphorus supply[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 111(4): 688–695.
- [20] 郭庆法,王庆成,汪黎明. *中国玉米栽培学*[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2004.
- Guo Q F, Wang Q C, Wang L M. *Maize cultivation in China* [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2004.
- [21] Tanksley S D, Nelson J C. Advanced backcross QTL analysis: A method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1996, 92: 191–203.
- [22] 彭云峰,张吴平,李春俭. 不同氮吸收效率玉米品种的根系构型差异比较: 模拟与应用[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(3): 843–853.
- Peng Y F, Zhang W P, Li C J. Relationship between nitrogen efficiency and root architecture of maize plants: simulation and application[J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2009, 42(3): 843–853.
- [23] Liu J, Chen F, Olokhnuud C *et al.* Root size and nitrogen-uptake activity in two maize (*Zea mays* L.) inbred lines differing in nitrogen-use efficiency[J]. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 2009, 172: 230–236.
- [24] 刘建超,褚群,蔡红光,等. 玉米 SSR 连锁图谱构建及穗三叶面积的 QTL 定位[J]. *遗传*, 2010, 32(6): 625–631.
- Liu J C, Chu Q, Cai H G *et al.* SSR linkage map construction and QTL mapping for ear three leaves area in maize[J]. *Heredity*, 2010, 32(6): 625–631.
- [25] Rogers S O, Bendich A J. Extraction of DNA from plant tissues [J]. *Plant Mol. Biol. Manual*, 1988, A6: 1110.
- [26] Saghai-Marouf M A, Soliman K M, Jorgensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics [J]. *PNAS*, 1984, 81: 8014–8018.
- [27] Utz H F, Melchinger A E. PLABQTL: A program for composite interval mapping of QTL [DB/OL]. <https://www.uni-hohenheim.de/plantbreeding/software/>, 2006.
- [28] Stuber C W, Lincoln S E, Wolff D W *et al.* Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers[J]. *Genetics*, 1992, 132: 823–839.
- [29] McCouch S R, Cho Y G, Yano M. Report on QTL nomenclature [J]. *Rice Gene. News.*, 1997, 14: 11–13.
- [30] Yamauchi A, Kono Y, Tatsumi J. Quantitative analysis on root system structures of upland rice and maize[J]. *Japan J. Crop Sci.*, 1987, 56: 608–617.
- [31] Tuberosa R, Salvi S, Sanguineti M C *et al.* Searching for quantitative trait loci controlling root traits in maize: A critical appraisal [J]. *Plant Soil*, 2003, 255(1): 35–54.
- [32] Hirel B, J Le Gouis, B Ney, Gallais A. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: Towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches[J]. *J. Exp. Bot.*, 2007, 58: 2369–2387.
- [33] Duvick D N. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Adv. Agron.*, 2005, 83–14.