

玉米株高主效 QTL 定位研究综述

刘忠祥

(甘肃省农业科学院作物研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 总结阐述了作物株高与产量高度相关、玉米株高主效 QTL 定位研究进展及与株高相关基因的功能与响应途径, 并对玉米株高主效 QTL 定位研究进行了展望。

关键词: 玉米; 株高; QTL 定位; 研究进展

中图分类号: S513

文献标志码: A

文章编号: 1001-1463(2018)09-0062-08

doi: 10.3969/j.issn.1001-1463.2018.09.019

A Review of Research on Major QTL Mapping for Plant Height in Corn

LIU Zhongxiang

(Institute of Crops, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: In this paper, the author summarized and expounded the research progress on the high correlation between plant height and yield, the mapping of main QTL of plant height in corn, the function and response pathway of genes related to plant height, and prospected the mapping of main QTL of plant height in corn.

Key words: Corn; Plant height; QTL mapping; Research progress

玉米是重要的粮食、饲料、工业原料和生物质能源作物, 在解决粮食安全和能源安全这两个全球性问题当中扮演着极其重要的角色。株高是玉米的重要农艺性状, 与籽粒产量、生物学产量、

抗倒伏性密切相关。随着分子生物学的发展, 对控制玉米株高的 QTL 基因研究成为玉米育种工作的热点。在玉米诸多株型构成成分中, 茎秆高度尤为重要, 它与产量密切相关, 解析玉米株高的

收稿日期: 2018-04-08; 修订日期: 2018-07-15

基金项目: 国家自然科学基金(31760390); 国家重点研发计划(2016YFD0100103-19)。

作者简介: 刘忠祥(1964—), 男, 甘肃清水人, 副研究员, 研究方向为玉米遗传育种。联系电话: (0)13919451665。Email: lzhiang@sina.com。

均匀搅拌麦麸制成毒饵, 傍晚撒在行间或植株附近, 隔 5 m 左右撒 1 小撮, 用量 300 kg/hm²。

7 种子采收

9 至 10 月间地上部分茎叶开始枯萎、种子颜色由黄褐色变为棕褐色时, 用收割机一次性收割。用种子脱粒机脱粒, 用风选机对柴胡种子去杂去劣。

8 标签、包装、贮藏、运输

8.1 标签

按 GB 20464 农作物种子标签通则执行。

8.2 包装

按 GB/T 7414 主要农作物种子包装执行。

8.3 贮藏

按 GB/T 7415 农作物种子贮藏执行。

8.4 运输

运输工具必须清洁卫生、干燥、无异味, 不应与有毒、有异味、有污染的物品混装混运。运输途中应防雨、防潮、防暴晒。

参考文献:

- [1] 孟杰, 姚入宇, 陈兴福, 等. 柴胡属植物分类研究进展[J]. 中国中药杂志, 2012, 37(11): 1523-1526.
- [2] 李时珍. 本草纲目[M]. 北京: 中国中医药出版社, 2012.
- [3] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典(一部)[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2015: 280.
- [4] 魏会萍. 柴胡高畦条播栽培技术[J]. 甘肃农业科技, 2015(10): 88-89.
- [5] 任菊芳. 临洮县冬小麦套种柴胡栽培技术[J]. 甘肃农业科技, 2015(3): 62-63.

(本文责编: 陈 珩)

遗传基础, 将为如何合理利用玉米株高开展株型育种, 乃至提高玉米产量都具有重要意义。适当降低株高、增加种植密度, 提高抗倒伏能力可以增加产量; 增加株高也可以增加玉米生物学产量, 提高玉米在生物能源和青贮饲料中的应用价值。近年来, 控制玉米株高性状的 QTL 基因很受育种者关注, 在基因定位、克隆和功能研究方面都取得了较大进展, 对更深入研究玉米株高 QTL 基因定位、克隆和功能研究具有重要指导意义。笔者总结了玉米株高主效 QTL 定位研究进展及与株高相关基因的功能与响应途径, 供玉米遗传育种工作者参考。

1 作物株高与产量高度相关

农业生产史上, 农作物整体株高的降低对世界农业产生了深远的影响。20 世纪 70 年代, 在小麦和水稻生产中正是由于推广种植株高较矮的新品种爆发了绿色革命, 使世界小麦和水稻产量大幅度增长。学者和种植者对矮小品种的偏爱, 是由于它们能抵御大风、降水、高密度种植导致的倒伏, 同时矮小作物品种也能提高肥料的利用率^[1-3]。

玉米株高与籽粒产量、生物学产量、抗倒伏性密切相关, 是一个重要的产量相关性状。增加玉米种植密度是当前提高玉米产量的主要方式。但随着种植密度的增加, 玉米植株倒伏的风险也随之增大, 降低株高是避免倒伏的主要育种策略之一。随着人们对玉米的需求量越来越大, 玉米单位面积产量也逐步增长。在美国, 平均玉米籽粒产量从 1930 年的 1 500 kg/hm², 增加到现在的 8 500 kg/hm², 增加了 4 倍多, 大约每年玉米产量增加 109 kg/hm²^[4]。在中国, 玉米籽粒产量从新中国建立时的 1 060 kg/hm² 提高到 2008 年的 5 290 kg/hm², 单位面积产量提高了近 4 倍^[5]。同时, 玉米种植密度也在不断增加。中国玉米单产的增长主要是由于种植密度的增加。同样在美国洛瓦州, 相比于 1965 年, 2008 年该州玉米种植密度增长了 96%, 平均玉米产量增长了 110%, 可见该州玉米单位面积产量增加的原因主要是由于种植密度的增加, 而不是玉米单株产量的增加^[5-6]。目前增加种植密度是我国及世界增加玉米产量所采取的关键措施之一, 但种植密度的增加, 往往会出现

倒伏现象, 带来更大程度的减产, 严重的可能减产 30%~50%^[7]。这是由于随着种植密度的增加, 田间植株竞争性生长, 使得玉米植株茎秆过分伸长而变的细弱, 同时导致植株的雌穗高度增加, 植株整体重心升高, 在遭遇大风和暴雨时, 常常出现玉米大范围倒伏^[8]。也有研究显示, 玉米倒伏出现的可能与种植密度的增加高度相关^[7], 而推广种植植株高度较矮的新品种不仅有利于增加种植密度, 也能有效减少倒伏的出现。所以, 选育适当高度的玉米新品种有利于玉米产量的增加, 而剖析控制玉米植株高度的遗传因素也有重要意义。

2 玉米株高 QTL 研究进展

作物株高表现数量变异。在玉米中, 株高是遗传力最高(预计超过 90%)且容易测量的性状之一。由于株高的这个特性, 从 Mendel 的杂交试验以来^[9], 不同研究机构对玉米株高进行了大量的遗传研究, 同时玉米株高也作为剖析 QTL 遗传基础的模式性状。

早在 1987 年, Edwards 等^[10]利用两个 F₂ 群体对玉米株高 QTL 进行了鉴定, 共检测到 21 个与株高连锁的标记位点。随后, Beavis 等^[11]利用 4 个群体共鉴定出 16 个株高 QTL, 其中 12 个与已知的株高突变体所在位点接近, 说明影响数量性状的位点与导致突变产生的质量位点可能是同一基因, 而 Berke 等^[12]报道了在玉米染色体上有 11 个区域与株高密切相关。随着分子标记技术的发展, 到目前为止已经鉴定到大量的株高 QTL, 同时对主效 QTL 进行了图位克隆。张志明等^[13]指出, 目前已定位的株高 QTL 多达 280 个, 从第 1 到第 10 染色体上已检测的个数分别为 35, 14, 34, 16, 22, 18, 22, 23, 20, 17, 另有 60 多个未提供染色体信息^[14-15]。Lima 等^[16]利用热带种质玉米 F₂ 群体, 在第 1、2、4、5 染色体上总共定位到 6 个株高 QTL。Tang 等^[17]选取综 3 和 87-1 为亲本发展了包含 294 个系的 RIL 群体, 并利用该群体鉴定到 6 个株高相关 QTL 和 6 个平均节间长的 QTL, 其中株高 QTL 分布在第 1、2、3、5 号染色体上, 6 个平均节间长的 QTL 中有 4 个与定位到的株高 QTL 位于相同染色体区域。杨晓军等^[18]利

用一个包含 397 个家系的分离群体, 共检测到 21 个株高相关的 QTL, 其中第 1、2、3 和 5 四条染色体上分布的株高 QTL 较多, 并推测第 5 染色体的 bin 5.05–5.07 区域可能存在控制株高和穗位高度的主效 QTL; 严建兵等^[19]利用玉米自交系综 3 和 87-1 构建的 266 个 F₂ 群体对玉米的五个不同生长时期进行了株高 QTL 定位, 共定位到 8 个 QTL, 其中 3 个 QTL 在不同时期都能稳定检测到, 但同一 QTL 在不同时期所解释的表型变异差别较大, 说明株高 QTL 随着植株的生长表达会发生变化。

相对于初级作图群体, 利用导入系群体检测株高 QTL, 由于消除了遗传背景的干扰, 检测效力将会显著提高, 同时可以检测基因间的互作。Salvi 等^[20]用 Gaspé Flint 作为供体亲本, B73 为受体亲本, 构建了含有 75 个系的导入系群体。利用该导入系进行株高及其他农艺性状的定位, 其中检测到的 4 个株高 QTL 分布于第 1、3、8、10 染色体上。Bai 等^[21]利用 HB522 为供体, 综 3 为受体, 发展了一套包含 98 个系的片段代换系群体, 并利用该群体鉴定到 9 个 QTL, 分别位于 1、2、3、5、6 染色体, 其中位于第 3 染色体上的株高 QTL, 在之前许多研究中也多次被检测到。利用同一导入系群体, Teng 等^[22]在该区域克隆到一个控制株高的主效 QTL。Salvi 等^[23–24]利用 NIL 群体在第 8 染色体上定位到的一个控制玉米花期同时对株高有影响的 QTL, 并在 2007 年最终对该基因实现了克隆, 发现 Vgt1 充当顺式作用因子调控下游基因表达。

除了连锁作图的方法, 关联分析也用于鉴定株高 QTL 的鉴定。Weng 等^[25]使用 284 个自交系材料, 利用平均分布在染色体上的超过 55 000 个 SNP 标记进行基因型分析, 共检测到 204 个与株高显著关联的 SNP 位点, 其中 1.11 bin、2.09 bin、3.02 bin、4.05 bin、5.05 bin、5.06 bin、6.03 bin、6.04 bin、6.05 bin、9.07 bin 和 10.03 bin 是热点区域。Peiffer 等^[26–28]利用 NAM 群体, 采用联合作图方法, 定位到 89 个与株高显著关联的标记, 并利用全基因组关联的方法, 发现 277 个与株高显著关联的位点, 大部分关联位点与联合作图方法

得到的结果一致。其中在第九染色体长臂上有 7 个与已定位 QTL 显著关联的位点, 同时在对 NCRPIS (North Central Regional Plant Introduction Station) 的全基因组关联分析中, 鉴定到 213 个与株高显著关联的位点, 但与 NAM 群体关联分析得到的结果重叠的较少。从以上研究可以看到, 玉米株高受到强烈的遗传控制, 并且有着高度多基因的遗传结构。

3 与株高相关基因的功能与响应途径

Emerson^[29]最早报道了关于玉米矮化突变体, 该突变体表现出植株矮小、叶片变短变宽颜色深绿、雄穗变粗且分支减少等特征。目前, 已鉴定到超过 40 个由不同基因突变导致的玉米株高突变体^[30]。在玉米中已克隆到了多个株高相关基因, 这些基因大部分是通过突变体分析克隆得到。

目前已克隆的许多株高相关基因都涉及到赤霉素(GA)和油菜素甾醇(BR)的合成、运输和信号转导途径, 此外, 生长素(IAA)也被发现参与株高调控。除这些植物激素通过影响节间伸长来影响株高外, 植物株高的改变还受到其他基因的调整。

3.1 赤霉素生物合成和信号传导相关基因

赤霉素(GA)是一类广泛存在的四环双帖类植物激素, 在植物的生长发育过程中扮演着重要的作用, 包括种子萌发、下胚轴伸长、叶片延展、开花时间、花和果实发育及成熟等, 而其在茎秆伸长方面起着尤为重要的作用^[31–34]。GA 是最早由黑泽英一在研究水稻时发现, 并在 1935 年由藪田贞治郎等分离出这种活性物质, 并命名为赤霉素^[35]。目前已在不同生物中已发现了 136 种结构明确的 GA^[36]。然而, 这些 GA 中只有很小一部分具有生物活性, 如 GA1、GA3、GA4、GA7 等, 其余绝大部分是 GA 合成途径中的中间产物或活性 GA 分解的产物^[37]。

在拟南芥和水稻中, 已经对 GA 相关的突变体进行了大量的研究, GA 生物合成和信号转导相关基因均被发现参与植株高度的调控。GA 生物合成相关基因突变引起的表型改变在外源施用 GA 后可以回复到野生表型, 为 GA 敏感型, 这些基因通常

编码 GA 合成途径中的一些酶, 突变体通常表现为由于节间长度减少导致的株高降低、叶片变的短且宽、雄穗分支数减少、雌穗上有花药的形等特征。而 GA 信号转导相关基因突变引起的表型改变在外源施用 GA 后不能回复到野生型表型, 为 GA 不敏感型, 突变体表现为矮化或植株细长等特征。

在玉米中, 已经鉴别到 5 个 GA 敏感型突变体, 即 d1、d2、d3、d5 和 another ear 1 (an1)。这些基因都是隐性突变, 其中 d1 (ZmGA3ox2)、d3、an1 已被克隆出来^[38-40]。d1 突变体表现为通常的矮化、GA 响应表型, 该基因编码 GA30 酶, 这种酶是 GA 合成途径的重要酶, 催化生物活性 GA 合成的最后一步^[22]; An1 突变体表现为植株极端矮化、生育期延长、雌穗上形成完全花等特征, 该基因同样编码一种酶, 这种酶与 GA 合成途径中第一个四环中间产物贝壳杉烯的合成有重要作用^[41]。引起 d3 突变的基因编码细胞色素 P450 蛋白, 该蛋白涉及到 GA 合成起初阶段 GA12 向 GA53 的转化^[42]。在水稻中, 导致植株矮化的基因 sd-1 (semidwarf-1), 也就是著名的水稻绿色革命基因, 也是 GA 合成途径的关键基因。该基因编码 GA 合成途径中的 GA20 氧化酶 (OsGA20ox2), 该基因的突变使水稻栽培种变矮、茎秆变粗。另一 GA 合成途径相关基因 d18 编码 GA 羟化酶 (Os-GA3ox2)^[43]。

GA 信号传导途径中的基因变异同样也会导致植株高度的改变。近年来, 随着拟南芥和水稻功能基因组学的发展, 多个 GA 信号传导途径的调控因子已经被鉴定, 并且其相对的基因已经被克隆, 包括拟南芥中的 SPY (SPINDLY)、gai (GA-insensitive) 和 RGA (repressor of gal-3)、玉米中的 D8 (dwarf 8) 和 D9 (dwarf 9)、大麦的 SLN1 (SLENDER1) 和水稻中的 slr1 (slender rice1)、dwarf1、OsGAI, 以及小麦的 Reduced height (Rht-B1 和 Rht-D1) 基因^[44-50]。这些突变体有 2 种表型特征, 一种是植株细长, 如水稻 slender 突变体、大麦 slender 突变体和拟南芥 spindly, 一般为隐性突变; 另一种是常见的 GA 不敏感矮化突变表型, 一般为显性突变, 如 D8 和 D9、GID1 基因、小麦 Rht。

对于植株瘦长突变体, 植株一直处于 GA 响应激活状态, 而矮化植株则表现出对 GA 信号识别和传导缺陷。黄先忠等^[51]研究发现, 这些克隆到的 GA 信号传递关键元件同源性很高(图1), 都在 N 端部位存在一个 DELLA 结构, 均为 DELLA 蛋白家族成员。DELLA 是细胞核内负调节赤霉素信号蛋白, 在高等植株中普遍被发现, 是赤霉素信号传导的关键因素。DELLA 蛋白在 N 末端的两个保守结构域 DELLA 和 VHYNP 是 GA 信号感知结构域。D8、D9 这类对 GA 不敏感的突变体, 突变基因编码的蛋白都是在 DELLA 结构处发生了改变, 而对 GA 敏感的突变体大都是由于基因 3' 端的碱基突变成终止密码所引起的翻译提前终止造成的。如玉米 GA 不敏感突变体 d8 的三个显性矮化等位基因 D8-1、D8-MPL、D8-2023, 这 3 个等位基因的突变都影响到所编码蛋白的 N 末端结构。其中 D8-Mpl 编码的蛋白缺少开始的 105 个氨基酸, 其中包括 DELLA domain; D8-2023 缺少 TVHYNP 结构域的 12 个氨基酸; D8-1 编码的蛋白中 D55 被 1 个谷氨酸替换, 而且其后的 4 个氨基酸缺失^[52]。根据 DELLA 蛋白结构与功能的关系, 在克隆出水稻细长突变体 slr 后, 利用这个基因构建了一个显性等位基因。这个显性基因编码的蛋白在 DELLA motif 有 17 个氨基酸的删除, 被导入这个基因的水稻表现出矮化和 GA 不明感表型。DELLA 蛋白 N 端的重要作用可能在于与可溶性 GA 受体 GID1 的互作有关, 在水稻和拟南芥中已经证实了 DELLA 蛋白与 GID1 能互作, SLr1-d 突变基因编码的 DELLA 蛋白与 GID 互作降低, 由于这种互作的降低, 导致 GA 依赖的 SLr1-d 蛋白降解变慢, 导致突变体矮化^[49]。

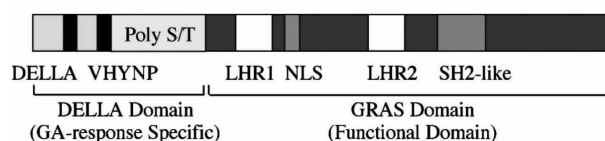


图 1 DELLA 蛋白家族的结构示意

3.2 油菜素甾醇(BR)生物合成和信号传导相关基因

油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)是在 1970 年被发现, 在 1979 年被分离出来, 是已发现的这类

物质中活性最强的分子。BR 在植物各个发育阶段和多种发育过程中都有重要作用,其主要功能是促进细胞伸长、植物暗形态建成、胁迫响应等,其结构与动物中性别决定的类固醇结构相似,在 BR 合成或者是信号传导途径有缺陷的突变体表现出不同程度的矮化,在玉米中 BR 同样影响性别决定^[53]。

在玉米中发现的突变体 *brd1*、*na1* 都涉及到 BR 合成途径,纯合的 *brd1* 突变体茎节间不伸长,在黑暗中生长时没有黄化反应,施用外源激素能在部分程度上恢复突变表型,同时突变体在叶和花等性状上也有变化,表现为叶片皱缩,雄穗雌性化,不能产生种子,该基因编码催化 BR 合成最后阶段的酶。*na1* 是一个“tassel seed”(ts)突变体,该突变体株高和植株整体构型都有改变。株高的改变是由于茎节长度的变化导致,茎节数没有变化,与其他 BRs 合成缺陷突变体相似,植株暗形态发生改变,中胚轴伸长受损,同时突变植株雄蕊雌性化,说明 BRs 不仅影响株高,在促进雄蕊发育的重要作用,该基因编码 BRs 合成途径中的一种酶^[41,54]。依据同源克隆的方法,在玉米中克隆了与拟南芥同源的 BR 合成相关基因 *Zmdwf4* 和 *ZmDWF1*。拟南芥中 *DWF1*/*DIM* 基因编码 BRs 合成途径的重要的酶,*ZmDWF1* 是玉米中与其同源的基因,该基因编码与 FAD 结合蛋白结构非常相似的蛋白,在 *ZmDWF1* 的 RNA 干扰转基因植株中,由于茎细胞在轴向方向伸长有缺陷,转基因植株在不同程度上表现矮化现象;拟南芥中的另一个基因 *DWF4* 编码 BR 合成途径中的一种羟基酶,这种酶催化 BR 合成过程中 C27-C29 甾醇的羟基化,突变植株表现出矮化、叶片变短且颜色变深、角果变短、雄性不育,*ZmDWF4* 为其在玉米中的同源基因,在拟南芥 *dwf4* 的转基因植株中 *ZmDWF4* 能恢复突变体矮化表型,且能恢复雄性不育^[55-56]。水稻中影响到 BR 生物合成和信号传导的突变基因均被鉴定到,*OsDwarf2*、*OsDwarf11* 编码 BR 生物合成过程的相关酶,而 *d61* 在 BR 信号传导途径有缺陷^[57-58]。

GAs 和 BRs 是影响株高的主要的激素,在玉米中生长素(IAA)同样参与株高的调控。玉米中的

brachytic2 突变体表现出植株下部节间缩短紧凑,而植株上部表现正常,植株整体高度降低,研究发现该基因是通过影响茎秆居间分生组织生长素的极性运输来影响株高^[30]。另一突变体 *vanishing tassel 2* 同样表现出矮化的特征,该基因编码生长素合成过程中的色氨酸转移酶,该酶催化色氨酸向 3-吲哚丙酮酸的转化^[59]。

除了激素以外,株高也被一些影响细胞分裂、伸长和合成酶基因所影响。玉米矮化突变体 *d 2003* 表现节间数目增加、节间长度缩短、节间细胞数目减少,研究证实突变体中的赤霉素、生长素、细胞分裂素信号传导途径表现正常,其植株矮化的原因在 *Viviparous8(Vp8)* 基因的编码区由于单碱基的插入而导致翻译的提前终止^[60]。在水稻中同样发现编码 CCT domain 蛋白(*GHD7*)和蔗糖磷酸合成酶的基因(*SPS*)与株高有关^[61-62]。

4 展望

随着现代农业的发展和玉米机收籽粒的不断普及推广,对玉米株高和茎秆弹性提出了更高要求,不但要求茎秆直立不倒,而且要求茎秆富有弹性,以适应机械化收获的需要。玉米株高是由多基因控制的数量性状,大部分数量性状位点(QTL)效应值较小,只有少数 QTL 表现为主效但易受环境的影响^[63-64]。虽然已经报道了许多玉米株高 QTL,但由于作图群体、分析方法以及环境条件的差异,往往会造成 QTL 定位区间过大、区间重叠或多环境条件下不能稳定表达等现象。因此,对控制玉米株高的 QTL/基因研究将成为玉米育种工作的热点,发掘、鉴定和利用新的株高基因成为玉米育种中备受重视的研究内容。随着分子技术的发展,开展玉米株高基因定位、克隆和功能研究,阐明其分子机理,对玉米育种和生产具有重要指导意义。

参考文献:

- [1] CONWAY G, SIMMONDS N. The doubly green revolution: Food for all in the 21st century [J]. *Nature*, 1998, 391: 139-141.
- [2] DYSON T. Population and food: global trends and future prospects [R]. Routledge, 1996.
- [3] EVANS LT. Crop evolution, adaptation and yield [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

- [4] DUVICK D N. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.)[J]. *Maydica*, 2005, 50: 193–202.
- [5] 丰光, 刘志芳, 李妍妍, 等. 中国不同时期玉米单交种产量变化的研究[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(2): 277–285.
- [6] BREKKE B, EDWARDS J, KNAPP A. Selection and adaptation to high plant density in the iowa stiff stalk synthetic maize(L.) Population: II. Plant Morphology[J]. *Crop Sci.*, 2011, 51: 2344–2351.
- [7] 勾玲, 黄建军, 张宾, 等. 群体密度对玉米茎秆抗倒力学和农艺性状的影响[J]. *作物学报*, 2007, 33(10): 1688–1695.
- [8] 宋朝玉, 张继余, 张清霞, 等. 玉米倒伏的类型、原因及预防治理措施[J]. *作物杂志*, 2006, 5(1): 36–38.
- [9] MENDEL G, BENNETT J, FISHER SRA. Experiments in plant hybridization[J]. *Meetings of the Natural Science Society February/March*, 1965, 26(1): 30.
- [10] EDWARDS M, STUBER C, WENDEL J. Molecular–marker–facilitated investigations of quantitative–trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action[J]. *Genetics*, 1987, 116: 113–125.
- [11] BEAVIS W, GRANT D, ALBERTSEN M, *et al.* Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci[J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1991, 83: 141–145.
- [12] BERKE T G, ROCHEFORD T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize[J]. *Crop Sci.*, 1995, 35: 1542–1549.
- [13] 张志明, 赵茂俊, 荣廷昭, 等. 玉米 SSR 连锁图谱构建与株高及穗位高 QTL 定位[J]. *作物学报*, 2007, 33(2): 341–344.
- [14] STUBER C W, LINCOLN S E, WOLFF D, *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.
- [15] BEAVIS W D. The power and deceit of QTL experiments: lessons from comparative QTL studies[G]. In: D B Wilkinson (ed) 49th Ann Corn Sorghum Res. conf. Am. Seed Trade Assoc., Chicago, IL 1994: 250–266.
- [16] LIMA LA, SOUZA CL, BENTO DAV, *et al.* Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population[J]. *Mol Breed*, 2006, 17: 227–239.
- [17] TANG J, TENG W, YAN J, *et al.* Genetic dissection of plant height by molecular markers using a population of recombinant inbred lines in maize[J]. *Euphytica*, 2007, 155: 117–124.
- [18] 杨晓军, 路明, 张世煌, 等. 玉米株高和穗位高的 QTL 定位[J]. *遗传*, 2008, 30(11): 1477–1486.
- [19] 严建兵, 汤华, 黄益勤, 等. 不同发育时期玉米株高 QTL 的动态分析[J]. *科学通报*, 2003, 48(18): 1959–1964.
- [20] SALVI S, CORNETI S, BELLOTTI M, *et al.* Genetic dissection of maize phenology using an intraspecific introgression library[J]. *BMC Plant Biol.*, 2011, 11: 4.
- [21] BAI W, ZHANG H, ZHANG Z, *et al.* The evidence for non–additive effect as the main genetic component of plant height and ear height in maize using introgression line populations[J]. *Plant Breeding*, 2010, 129: 376–384.
- [22] TENG F, ZHAI L, LIU R, *et al.* ZmGA3ox2, a candidate gene for a major QTL, qPH3. 1, for plant height in maize[J]. *The Plant Journal*, 2013, 73: 405–416.
- [23] SALVI S, SPONZA G, MORGANTE M, *et al.* Conserved noncoding genomic sequences associated with a flowering–time quantitative trait locus in maize[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104: 11376–11381.
- [24] SALVI S, TUBEROSA R, CHIAPPARINO E, *et al.* Toward positional cloning of Vgt1, a QTL controlling the transition from the vegetative to the reproductive phase in maize[J]. *Plant Mol. Biol.*, 2002, 48: 601–613.
- [25] WENG J, XIE C, HAO Z, *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: 29229.
- [26] CHIA J–M, SONG C, BRADBURY PJ, *et al.* Maize HapMap2 identifies extant variation from a genome in flux[J]. *Nat Genet*, 2012, 44: 803–807.
- [27] PEIFFER J A, ROMAY M C, GORE M A, *et al.* The genetic architecture of maize height[J]. *Genetics*, 2014, 196: 1337–1356.
- [28] ROMAY M C, MILLARD M J, GLAUBITZ J C, *et al.* Comprehensive genotyping of the USA national maize inbred seed bank[J]. *Genome Biol*, 2013, 14: 55.
- [29] EMERSON R. The inheritance of certain “abnormalities” in maize[J]. *J. Hered.*, 1990, 12: 385–399.
- [30] 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.
- [31] AYA K, UEGUCHI-TANAKA M, KONDO M, *et al.* Gibberellin modulates anther development in rice via the transcriptional regulation of GAMYB[J]. *Plant Cell*, 2009, 21: 1453–1472.
- [32] HOOLEY R. Gibberellins: perception, transduction and responses[J]. *Plant Mol. Biol.*, 1994, 26: 1529–1555.
- [33] ITOH H, TANAKA M, KAWAIDE H, *et al.* The gene encoding tobacco gibberellin 3 β hydroxylase is expressed at the site of GA action during stem elongation and flower organ development[J]. *The Plant Journal*, 1999, 20: 15–24.
- [34] SWAIN SM, OLSZEWSKI NE. Genetic analysis of gibberellin signal transduction[J]. *Plant Physiol.*, 1996, 112: 11.
- [35] KUROSAWA E. Experimental studies on the nature of the substance secreted by the “bakance” fungus[J]. *Nat. Hist. Soc. Formosa.*, 1926, 16: 213–227
- [36] 腾峰. 玉米株高主效 QTL qPH3.1 的克隆及其功能验证[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [37] SILVERSTONE AL, SUNT-P. Gibberellins and the green revolution[J]. *Trends Plant Sci.*, 2000, 5: 1–2.
- [38] FUJIOKA S, YAMANE H, SPRAY C R, *et al.* Qualitative and quantitative analyses of gibberellins in vegetative shoots of normal, dwarf-1, dwarf-2, dwarf-3, and dwarf-5 Seedlings of *Zea mays* L[J]. *Plant Physiol.*, 1988, 88: 1367–1372.
- [39] GALBIATI M, LANDONI M, CONSONNI G, *et al.* Identification and analysis of maize mutants defining six new genes affecting plant stature[J]. *Maydica*, 2002, 47: 169–180.
- [40] PHINNEY B O. Growth response of single-gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1956, 42: 185–193.
- [41] BENSEN R J, JOHAL G S, CRANE V C, *et al.* Cloning and characterization of the maize An1 gene [J]. *Plant Cell*, 1995, 7: 75–84.
- [42] WINKLER RG, HELENTJARIS T. The maize Dwarf3 gene encodes a cytochrome P450-mediated early step in Gibberellin biosynthesis[J]. *Plant Cell*, 1995, 7: 1307–1317.
- [43] MONNA L, KITAZAWA N, YOSHINO R, *et al.* Positional cloning of rice semidwarfing gene, sd-1: rice “green revolution gene” encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis[J]. *DNA Res.*, 2002, 9: 11–17.
- [44] THORNTON T M, SWAIN S M, OLSZEWSKI N E. Gibberellin signal transduction presents ellipsis the SPY who O-GlcNAc'd me[J]. *Trends in Plant Science*, 1999, 4: 424–428.
- [45] PENG J, CAROL P, RICHARDS DE, *et al.* The Arabidopsis GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses[J]. *Genes Dev*, 1997, 11: 3194–3205.
- [46] WEN C-K, CHANG C. Arabidopsis RGL1 encodes a negative regulator of gibberellin responses[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 87–100.
- [47] THORNSBERRY J M, GOODMAN M M, DOEBLEY J, *et al.* Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time[J]. *Nat. Genet.*, 2001, 28: 286–289.
- [48] CHANDLER P M, MARION-POLL A, ELLIS M, *et al.* mutants at the slender1 locus of barley cv himalaya. molecular and physiological characterization[J]. *Plant Physiol*, 2002, 129: 181–190.
- [49] IKEDA A, UEGUCHI-TANAKA M, SONODA Y, *et al.* Slender rice, a constitutive gibberellin response mutant, is caused by a null mutation of the SLR1 gene, an ortholog of the height-regulating gene GAI/RGA/RHT/D8[J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 999–1010.
- [50] TANABE S, ASHIKARI M, FUJIOKA S, *et al.* A novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, dwarf11, with reduced seed length[J]. *Plant Cell*, 2005, 17: 776–790.
- [51] 黄先忠, 马正强. DELLA 家族蛋白与植物生长发育的关系[J]. *植物生理学通讯*, 2004, 40(5): 529–532.
- [52] PENG J, RICHARDS D E, HARTLEY N M, *et al.* ‘Green revolution’ genes encode mutant gibberellin response modulators[J]. *Nature*, 1999, 400: 256–261.
- [53] GROVE M D, SPENCER G F, ROHWEDDER WK, *et al.* Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen[J]. *Nature*, 1979, 20: 216–217.
- [54] MAKAREVITCH I, THOMPSON A, MUEHLBAUER GJ, *et al.* Brd1 gene in maize encodes a brassinosteroid C-6 oxidase[J]. *PloS one*, 2012, 7: 30798.
- [55] LIU T, ZHANG J, WANG M, *et al.* Expression and

党参育苗技术研究综述

白波^{1,2,3}, 王国祥^{1,2,3}, 蔡子平^{1,2,3}, 武伟国^{1,2,3}, 蔺海明^{1,2,3}, 孙裕⁴, 宋学斌⁴

(1. 甘肃省农业科学院中药材研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省中药材种质改良与质量控制工程实验室, 甘肃 兰州 730070; 3. 甘肃省名贵中药材驯化与种苗繁育工程中心, 甘肃 兰州 730070; 4. 兰州佛慈制药股份有限公司, 甘肃 兰州 730046)

摘要: 从育苗时间、播种量、播种方式和覆盖材料等方面, 对党参育苗技术的研究进展进行了综述。

关键词: 党参; 育苗技术; 综述

中图分类号: S567.5

文献标志码: A

文章编号: 1001-1463(2018)09-0069-04

doi:10.3969/j.issn.1001-1463.2018.09.020

党参为中药常用的传统补益药, 具有悠久的药用历史。党参正品为桔梗科植物党参 [*Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf.]、川党参 [*Codonopsis*

tangshen Oliv.] 和素花党参 [*Codonopsis pilosula* Nannf var. *modesta* (Nannf.) L. T. Shen] 的干燥根^[1]。党参为药食同源的大宗药材, 我国党参资

收稿日期: 2018-07-14

基金项目: 中央财政引导地方科技创新平台项目子课题(2016-A-02); 国家中药标准化项目“大黄等六种中药饮片标准化建设”(YBZH-Y-GS-10-A06); 甘肃省农业科学院科技创新专项 (2015GAAS42、2017GAAS29、2013GAAS03-02); 甘肃省农业科学院中青年基金项目(2017GAAS82); 甘肃省农业科学院“三百”增产增收科技行动项目(2017GAAS-SBXD07、2017GAAS-CGZH-03-01); 甘肃省中药材产业体系种子种苗繁育与质量控制岗位。

作者简介: 白波(1976—), 男, 甘肃武山人, 助理农艺师, 主要从事经济作物高效栽培与良种繁育工作。Email: 491523123@qq.com。

通信作者: 王国祥(1971—), 男, 甘肃宁县人, 副研究员, 硕士研究生导师, 从事药用植物种苗繁育及质量控制研究工作。Email: gdhwx@163.com。

- functional analysis of ZmDWF4, an ortholog of Arabidopsis DWF4 from maize (*Zea mays* L.)[J]. Plant Cell Rep, 2007, 26: 2091-2099.
- [56] TAO Y, ZHENG J, XU Z, *et al.* Functional analysis of ZmDWF1, a maize homolog of the *Arabidopsis brassinosteroids* biosynthetic DWF1/DIM gene[J]. Plant Sci, 2004, 167: 743-751.
- [57] HONG Z, UEGUCHI-TANAKA M, FUJIOKA S, *et al.* The rice brassinosteroid-deficient dwarf2 mutant, defective in the rice homolog of Arabidopsis DIMINUTO/DWARF1, is rescued by the endogenously accumulated alternative bioactive brassinosteroid, dolichosterone[J]. Plant Cell, 2005, 17: 2243-2254.
- [58] YAMAMURO C, IHARA Y, WU X, *et al.* Loss of function of a rice brassinosteroid insensitive1 homolog prevents internode elongation and bending of the lamina joint[J]. Plant Cell, 2000, 12: 1591-1605.
- [59] PHILLIPS KA, SKIRPAN AL, LIU X, *et al.* Vanishing tassel2 encodes a grass-specific tryptophan aminotransferase required for vegetative and reproductive development in maize[J]. Plant Cell, 2011, 23: 550-566.
- [60] ZHENG J, MIN H, SHI Y, *et al.* Maize d2003, a novel allele of VP8, is required for maize internode elongation[J]. Plant Mol. Biol. Rep., 2014, 84: 243-257.
- [61] ISHIMARU K, ONO K, KASHIWAGI T. Identification of a new gene controlling plant height in rice using the candidate-gene strategy[J]. Planta, 2004, 218: 388-395.
- [62] XUE W, XING Y, WENG X, *et al.* Natural variation in Ghd7 is an important regulator of heading date and yield potential in rice[J]. Nat. Genet., 2008, 40: 761-767.
- [63] ROBERTSON D S. A possible technique for isolating genic DNA for quantitative traits in plants[J]. Journal of Theoretical Biology, 1985, 117(1): 1-10.
- [64] JENSEN J. Estimation of recombination parameters between a quantitative trait locus (QTL) and two marker gene loci[J]. Theoretical & Applied Genetics, 1989, 78(5): 613-618.

(本文责编: 郑立龙)