

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2015.09.001

玉米光合性状的相关性及 QTL 分析^①

余婷婷, 刘朝显, 梅秀鹏, 王久光, 王国强, 蔡一林

西南大学 农学与生物科技学院, 重庆 400715

摘要: 为了探讨玉米光合性状的相关性及遗传机制, 利用 2 个不同遗传背景的 F₂ 群体对叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数、叶绿素总质量分数、净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率等 10 个光合性状进行了相关性分析及 QTL 分析。在相关性分析中, 对于 Y 群体, 叶绿素质量分数 a、叶绿素质量分数 b 和叶绿素总质量分数 3 个性状在不同时期的相关性不显著; 而对于 R 群体, 这 3 个性状在不同时期的相关性极显著, 达到高度相关。对于其余性状间的相关, 两群体表现一致性高。同一时期的叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数间为高度相关, 净光合速率与气孔导度的相关、净光合速率与蒸腾速率的相关、气孔导度与蒸腾速率的相关为高度相关, 气孔导度与胞间 CO₂ 浓度的相关为中度相关, 叶绿素质量分数与净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率间均为弱度相关。在 QTL 分析中, 对于 Y 群体, 五叶期检测到控制叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数、叶绿素总质量分数的 QTL 各 1 个, 位于第 4 染色体的 umc2391-mm0371 之间, 单个 QTL 可解释表型变异的 8.65%~9.87%; 乳熟期检测到控制叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数、叶绿素总质量分数的 QTL 各 1 个, 位于第 10 染色体的 mmc0501-bnlg1451 之间, 单个 QTL 可解释表型变异的 6.77%~6.93%; 散粉期检测到 1 个净光合速率 QTL, 1 个气孔导度 QTL, 2 个胞间 CO₂ 浓度 QTL, 2 个蒸腾速率 QTL, 单个 QTL 可解释表型变异的 5.64%~7.73%。对于 R 群体, 五叶期检测到 3 个叶绿素 a 质量分数 QTL、2 个叶绿素 b 质量分数 QTL、3 个叶绿素总质量分数 QTL, 其中 1 个控制叶绿素总质量分数的 QTL *qRFC1-1-2* 贡献率超过 10%, 为主效 QTL; 乳熟期检测到 2 个叶绿素 a 质量分数 QTL、3 个叶绿素 b 质量分数 QTL、2 个叶绿素总质量分数 QTL; 散粉期检测到 2 个净光合速率 QTL, 1 个气孔导度 QTL, 1 个胞间 CO₂ 浓度 QTL, 1 个蒸腾速率 QTL, 单个 QTL 可解释表型变异的 5.79%~9.24%。2 个群体没有检测到“一致性”QTL, 而且单个 QTL 的贡献率较小, 说明光合性状是受微效多基因控制的数量性状, 遗传机理复杂, 需做进一步深入研究。

关键词: 玉米; 叶绿素质量分数; 光合性状; 相关性; QTL 分析

中图分类号: S513

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2015)09-0001-10

玉米是世界第二大作物, 我国第一大作物, 是重要的粮食、饲料和经济兼用作物。玉米产量的高低直接关系到我国的粮食安全和畜牧业发展。在当前耕地面积不断减少的情况下, 提高单产是增加玉米总产的重要措施^[1]。玉米产量的形成主要通过叶片的光合作用, 据分析玉米与水稻^[2]相同, 其干质量增长的 90%~95%直接来自叶片的光合作用, 只有 5%~10%来自土壤吸收的无机物质(水和盐类)^[3]。因此, 改良玉米叶片的光合效率对于提高玉米单产具有重要意义。但长期以来, 玉米光合功能的相关研究基本停留在生理水平方面, 同时传统杂交育种在改良玉米光能利用方面至今也没有取得令人满意的结果。近年来, 随着分子标记技术的发展, 定位了 74 个叶绿素质量分数 QTL^[4], 9 个光合速率 QTL^[5], 但对于净光合速率、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度、气孔导度等重要光合性状的研究少见报道^[6]。而且目前所有关于光合性状的 QTL 研究

① 收稿日期: 2014-01-06

基金项目: 重庆市重大攻关项目(CSTC2012ggc80003, CSTC2012ggc80006, CSTC2012ggc80007)资助。

作者简介: 余婷婷(1989-), 女, 重庆北碚人, 博士研究生, 主要从事玉米分子生物学研究。

通信作者: 蔡一林, 教授。

都是基于单一个体,更缺少光合性状动态 QTL 的研究^[7],绝大部分 QTLs 缺乏遗传稳定性分析,难以应用于育种实践^[8-10].

本文采用两套不同遗传背景的绿叶自交系和黄绿叶自交系为亲本,分别构建研究群体,对叶绿素质量分数^[11]、玉米净光合速率(P_n)、气孔导度(S_c)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等^[12]光合性状进行 QTL 分析,旨在进一步阐明这些性状的分子遗传机理,为这些性状的基因克隆和玉米高光效分子辅助育种提供借鉴和参考.

1 材料与方法

1.1.1 植株材料

在对本实验室常用玉米自交系的光合速率和叶绿素质量分数广泛测定的基础上,选出 2 个光合速率、叶绿素质量分数较高,叶片保绿性较好的自交系 Y114 和 Y106; 2 个光合速率和叶绿素质量分数较低,叶片保绿性较差的自交系 Y115 和 Y105. 2010 年春配制组合 Y114×Y115 和 Y105×Y106, 2010 年冬在云南种植 F_1 代, 自交获得 F_2 代种子. Y114×Y115 命名为 Y 群体, Y105×Y106 命名为 R 群体.

1.1.2 田间试验

2011 年春,在西南大学玉米研究所试验基地种植亲本、 F_1 及 F_2 代,每个 F_2 代 189 株,采用育苗移栽,行距 0.8 m,株距 28 cm,密度为 4.5 株/ m^2 . 试验地平整,土壤肥力均匀,田间管理与大田生产相同.

1.2 表型性状测定与分析

对于每个群体,选取长势一致的父本、母本、 F_1 代植株各 5 株, F_2 代植株 189 株,测定光合性状的表型.

1.2.1 叶绿素质量分数测定

用丙酮法测定五叶期和乳熟期叶片叶绿素质量分数,主要步骤为:① 五叶期取最上层展开叶叶片中部,乳熟期取穗上一叶叶片中部为测定样品;② 将样品叶片剪成 2 mm 碎条,按每份 0.05 g 称质量;③ 将称好的叶片碎条放入盛有混合提取液(丙酮:乙醇为 2:1)的 15 mL 试管中浸提,每隔 2 h 混匀 1 次,直到叶片完全变白;④ 用 VU-1000 型分光光度计分别于 645 nm、663 nm 波长下测定浸提液 OD 值;⑤ 采用 Amon 法修正的计算公式^[13]计算叶绿素 a 质量分数(C_a)、叶绿素 b 质量分数(C_b)和叶绿素总质量分数(C_t).

$$C_a = [12.71A_{663} - 2.59A_{645}] \times V/W \times 1000$$

$$C_b = [22.88A_{645} - 4.67A_{663}] \times V/W \times 1000$$

$$C_t = [8.04A_{663} + 20.29A_{645}] \times V/W \times 1000$$

1.2.2 光合指标测定

在 F_2 群体及亲本散粉期,选择晴天的 9:00—15:00,用美国 Li-6400 型便携式光合测定仪测定叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(S_c)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r),重复读数 3 次,取平均值. 测定条件:系统控制光强为 $1500 \mu mol/m^2 \cdot s$, CO_2 浓度为 $360 \mu mol/mol$ ^[14].

1.2.3 光合性状统计分析

利用 IBM SPSS19.0 软件对玉米叶绿素质量分数、净光合速率等 10 个光合性状的表型数据进行统计分析^[15].

1.3 遗传连锁图谱构建

在植株长至 5 片叶左右时,取 F_2 单株及亲本的嫩叶,用 CTAB 法提取 DNA,参照 <http://www.maizgdb.org/> 上的相关信息,选取覆盖玉米全基因组的 SSR 标记进行多态性引物筛选,分别利用筛选出的 SSR 标记并采用 JionMap Version 4.0 软件构建“Y”和“R”的遗传连锁图^[16].

1.4 QTL 定位及效应分析

基于完备区间作图法(inclusive composite interval mapping, ICIM)的 QTL Ici-Mapping 3.1 软件进行 QTL 分析. 对 QTL 检测,选用 1 cM 的步长(walking speed),选取参数 1000 次回归,显著水平 0.05,丢

失数据以删除处理. 使用 Map Chart Vision 2.2 绘图. 基因/QTL 的作用方式采用 Stuber 等^[17] 的标准评定: 显性势 $DR = |Dom/Add|$, Add 为加性效应, Dom 为显性效应; $DR = 0 - 0.2$ 为加性, 记作 A; $DR = 0.21 - 0.8$ 为部分显性, 记作 PD; $DR = 0.81 - 1.20$ 为显性, 记作 D; $DR > 1.20$ 为超显性, 记作 OD. QTL 的命名方法: 以 $qRFCa-1-1$ 为例, q 表示 QTL, R 表示 R 群体, F 表示五叶期, Ca 表示叶绿素 a 的质量分数, 第一个短线后的数字 1 表示第 1 染色体, 第二个短线后的 1 表示在该染色体上检测到的叶绿素 a 质量分数 QTL 的序号^[18].

2 结果与分析

2.1 光合性状的表型分析

2.1.1 F_2 群体光合性状的表型相关性分析

Y 群体和 R 群体光合性状间的表型相关系数如表 1、表 2 所示. 从表 1 中可以看出, Y 群体中叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数 3 个性状在不同时期的相关性不显著; 而在 R 群体, 这 3 个性状在不同时期的相关性极显著, 相关系数在 0.866~0.994 之间, 达到高度相关. 对于其余性状间的相关, 两群体表现一致性高. 同一时期的叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数的相关系数在 0.856~0.999 之间, 达到高度相关, 净光合速率与气孔导度的相关、净光合速率与蒸腾速率的相关、气孔导度与蒸腾速率的相关达到高度相关, 气孔导度与胞间 CO_2 浓度的相关为中度相关, 叶绿素质量分数与净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率间的相关系数小, 均为弱度相关.

表 1 Y 群体 F_2 代光合性状间的相关系数

性状	Sc	Ci	Tr	FCa	FCb	FCt	MCa	MCb	MCt
Pn	0.936**	0.07	0.869**	-0.180*	-0.093	-0.164*	0.14	0.14	0.141
Sc		0.379**	0.785**	-0.209**	-0.112	-0.192*	0.142	0.153*	0.145
Ci			-0.098	-0.101	-0.05	-0.097	0.024	0.058	0.032
Tr				-0.204**	-0.143	-0.193*	0.056	0.045	0.053
FCa					0.963**	0.999**	0.036	0.002	0.028
FCb						0.976**	0.01	-0.011	0.005
FCt							0.037	0.005	0.03
MCa								0.981**	0.999**
MCb									0.989**

注: Pn: 净光合速率; Sc: 气孔导度; Ci: 胞间 CO_2 浓度; Tr: 蒸腾速率; FCa: 五叶期叶绿素 a 质量分数; FCb: 五叶期叶绿素 b 质量分数; FCt: 五叶期叶绿素总质量分数; MCa: 乳熟期叶绿素 a 质量分数; MCb: 乳熟期叶绿素 b 质量分数; MCt: 乳熟期叶绿素总质量分数; **: 1% 水平上显著; *: 5% 水平上显著.

表 2 R 群体 F_2 代光合性状间的相关系数

性状	Sc	Ci	Tr	FCa	FCb	FCt	MCa	MCb	MCt
Pn	0.717**	-0.09	0.700**	-0.256**	-0.06	-0.212**	-0.04	-0.07	-0.04
Sc		0.444**	0.851**	-0.10	0.13	-0.04	0.161*	0.09	0.14
Ci			0.177*	0.190*	0.179*	0.193*	0.204*	0.15	0.192*
Tr				-0.207**	0.11	-0.13	0.11	0.07	0.10
FCa					0.856**	0.991**	0.902**	0.866**	0.900**
FCb						0.917**	0.956**	0.994**	0.974**
FCt							0.942**	0.924**	0.945**
MCa								0.956**	0.997**
MCb									0.975**

2.1.2 F_2 群体光合性状的分布

2 个 F_2 群体的 10 个光合性状都表现出连续性分布, 属于数量性状, 适合做 QTL 分析.

2.2 遗传连锁图谱的构建

从玉米数据库(<http://www.maizegdb.org>)中选取 1 020 对均匀覆盖在玉米基因组上的 SSR 引物, 对

2 个群体的亲本分别进行多态性筛选. 在 Y 群体中, 利用筛选到的 204 对差异引物对 189 个 F₂ 单株进行基因型检测, 构建了包含 12 个连锁群的遗传连锁图(图 1). 该连锁图共整合了 193 个 SSR 位点, 总的遗传距离为 1 164.6 cM, 标记间的平均距离为 6.10 cM. 在 R 群体中, 利用筛选到的 215 对差异引物对 189 个 F₂ 单株进行基因型检测, 构建了包含 10 个连锁群的遗传连锁图(图 2). 该连锁图共整合了 212 对引物的 SSR 位点, 总的遗传距离为 1 153.3 cM, 标记间的平均距离为 5.44 cM. 绝大部分标记位置和次序与标准图谱一致, 满足 QTL 定位的要求.

2.3 光合性状的 QTL 分析

2 个群体光合性状的 QTL 分析结果见表 3、表 4. Y 群体和 R 群体分别检测到 12 个和 20 个 QTL.

表 3 Y 群体中检测到的 QTL

QTL	染色体	位置	左引物	右引物	LOD	PVE/ %	遗传效应			基因作 用方式
							A	D	D/A	
<i>qYPn-10</i>	10	82	umc1318	phi063	3.20	7.30	-0.704	3.482	4.95	OD
<i>qYSc-1</i>	1	103	umc1709	umc1919a	2.88	6.90	-0.001	-0.038	37.90	OD
<i>qYCi-4-1</i>	4	6	umc1117	umc1702	2.70	7.73	11.01	-1.673	0.15	A
<i>qYCi-4-2</i>	4	29	umc1869	bnlg2291	2.71	6.28	9.674	4.8	0.50	PD
<i>qYTr-6</i>	6	56	nc012	umc2319	2.56	5.64	-0.4	-0.369	0.92	D
<i>qYTr-10</i>	10	73	mmc0501	bnlg1451	2.88	6.82	-0.102	0.746	7.32	OD
<i>qYFCa-4</i>	4	15	umc2391	mmc0371	3.82	9.87	-0.117	-0.045	0.39	PD
<i>qYFCb-4</i>	4	15	umc2391	mmc0371	3.33	8.65	-0.028	-0.014	0.51	PD
<i>qYFCt-4</i>	4	15	umc2391	mmc0371	3.75	9.71	-0.145	-0.059	0.41	PD
<i>qYMCa-10</i>	10	70	mmc0501	bnlg1451	2.59	6.68	0.096	-0.153	1.59	OD
<i>qYMCb-10</i>	10	70	mmc0501	bnlg1451	2.68	6.93	0.029	-0.046	1.57	OD
<i>qYMCt-10</i>	10	70	mmc0501	bnlg1451	2.63	6.77	0.125	-0.199	1.59	OD

注: A: 加性; PD: 部分显性; D: 显性; OD: 超显性. 下同.

表 4 R 群体中检测到的 QTL

QTL	染色体	位置	左引物	右引物	LOD	PVE/ %	遗传效应			基因作 用方式
							A	D	D/A	
<i>qRPn-1</i>	1	41	bnlg1556	umc2151	3.15	7.80	0.9207	2.6006	2.82	OD
<i>qRPn-2</i>	2	43	bnlg1233	bnlg1267	2.62	5.79	-1.607	-1.172	0.73	PD
<i>qRSc-3</i>	3	4	phi453121	umc2377	2.82	7.35	-0.011	-0.033	3.09	OD
<i>qRCi-5</i>	5	130	bnlg118	umc1072	3.78	9.24	-3.993	-21.15	5.30	OD
<i>qRTr-6</i>	6	94	umc1753	phi077	3.31	8.00	0.404	1.4191	3.51	OD
<i>qRFCa-1-1</i>	1	16	umc1306	umc1914	3.24	7.50	-0.131	-0.066	0.50	PD
<i>qRFCa-1-2</i>	1	87	umc1073	bnlg1803	4.37	9.77	0.1679	-0.02	0.12	A
<i>qRFCa-10</i>	10	100	umc2021	bnlg1185	2.84	6.17	0.1204	0.0582	0.48	PD
<i>qRFCb-1-1</i>	1	5	umc1534	umc2189	3.83	8.64	-0.052	-0.021	0.40	PD
<i>qRFCb-1-2</i>	1	93	bnlg1803	bnlg1007	3.19	7.17	0.0479	-0.017	0.35	PD
<i>qRFCt-1-1</i>	1	5	umc1534	umc2189	3.72	7.86	-0.206	-0.038	0.18	A
<i>qRFCt-1-2</i>	1	87	umc1073	bnlg1803	4.71	10.22	0.2331	-0.012	0.05	A
<i>qRFCt-10</i>	10	100	umc2021	bnlg1185	2.60	5.47	0.1598	0.0525	0.33	PD
<i>qRMCa-1-1</i>	1	5	umc1534	umc2189	3.00	6.62	-0.131	-0.061	0.47	PD
<i>qRMCa-1-2</i>	1	93	bnlg1803	bnlg1007	4.36	9.87	0.1656	-0.041	0.25	PD
<i>qRMCb-1-1</i>	1	6	umc1534	umc2189	3.81	8.08	-0.05	-0.018	0.35	PD
<i>qRMCb-1-2</i>	1	93	bnlg1803	bnlg1007	3.26	6.87	0.0455	-0.021	0.45	PD
<i>qRMCb-6</i>	6	36	phi299852	umc1462	2.72	5.25	0.0399	-0.014	0.34	PD
<i>qRMCt-1-1</i>	1	5	umc1534	umc2189	3.25	7.20	-0.182	-0.081	0.45	PD
<i>qRMCt-1-2</i>	1	93	bnlg1803	bnlg1007	4.20	9.48	0.2148	-0.061	0.29	PD

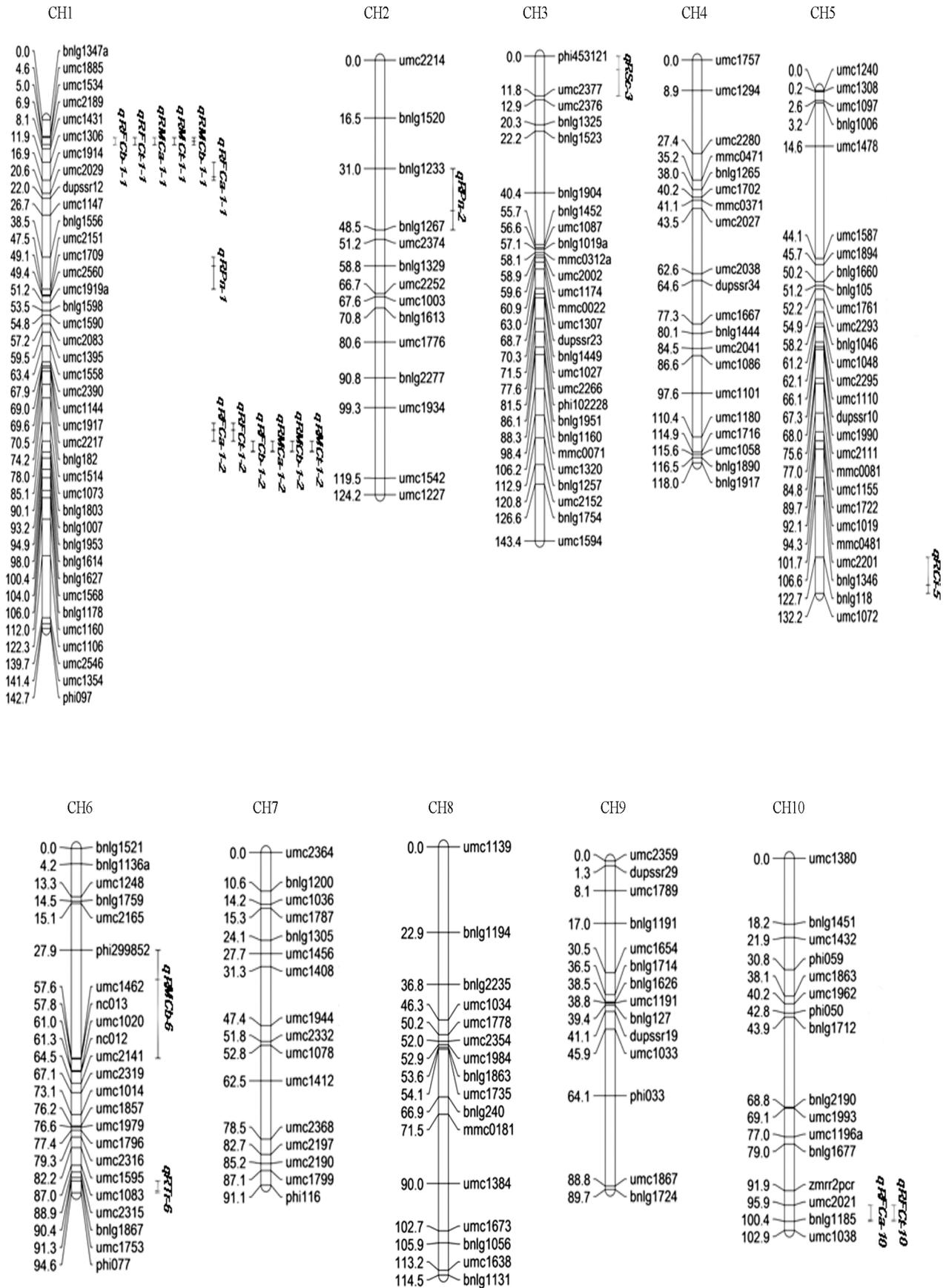


图 2 R 群体光合性状 QTL 定位

2.3.1 叶绿素质量分数的 QTL 分析

在五叶期, Y 群体中检测到 3 个控制叶绿素质量分数的 QTL, 位于第 4 染色体上, 控制叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数的 QTL 各 1 个, 分别为 $qYFCa-4$, $qYFCb-4$, $qYFCt-4$, 所在的标记区间都为 umc2391-mmc0371, 临近标记为 mmc0371, 分别可解释表型变异的 9.87%, 8.65%, 9.71%, 基因作用方式都为部分显性. R 群体中检测到 8 个控制叶绿素质量分数的 QTL, 其中 3 个控制叶绿素 a 质量分数, 位于第 1 和 10 染色体上, 分别为 $qRFCa-1-1$, $qRFCa-1-2$, $qRFCa-10$, 所在标记区间分别为 umc1306-umc1914, umc1073-bnlgl1803, umc2021-bnlgl1185, 临近标记分别为 umc1914, umc1073, bnlgl1185, 单个 QTL 分别可解释表型变异的 6.20%, 7.50%, 9.77%, $qRFCa-1-1$ 和 $qRFCa-10$ 表现为部分显性, $qRFCa-1-2$ 表现为加性; 2 个控制叶绿素 b 质量分数的 QTL, 都位于第 1 染色体上, 分别为 $qRFCb-1-1$, $qRFCb-1-2$, 所在的标记区间分别为 umc1534-umc2189, bnlgl1803-bnlgl1007, 临近标记分别为 umc1534, bnlgl1007, 单个 QTL 分别可解释表型变异的 8.64%, 7.20%, 基因的作用方式都为部分显性; 3 个控制叶绿素总质量分数的 QTL, 位于第 1 和 10 染色体上, 分别为 $qRFCt-1-1$, $qRFCt-1-2$, $qRFCt-10$, 所在的标记区间分别为 umc1534-umc2189, umc1073-bnlgl1803, umc2021-bnlgl1185, 临近标记分别为 umc1534, umc1073, bnlgl1185, 单个 QTL 分别可解释表型变异的 7.86%, 10.22%, 5.47%. 其中 $qRFCt-1-2$ 可解释表型变异的 10.2%, 为主效 QTL, 增效基因来自于 Y114, 效应值为 0.223 1, $qRFCt-1-1$ 表现为加性, $qRFCt-10$ 表现为部分显性.

在乳熟期, Y 群体中检测到 3 个控制叶绿素质量分数的 QTL, 位于第 10 染色体上, 控制叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数的 QTL 各 1 个, 分别为 $qYMCa-10$, $qYMCb-10$, $qYMCt-10$, 所在的标记区间都为 mmc0501-bnlgl1451, 临近标记为 bnlgl1451, 分别可解释表型变异的 6.68%, 6.93%, 6.77%, 基因作用方式都为超显性. R 群体中检测到 7 个控制叶绿素质量分数的 QTL, 分布于第 1 和 6 染色体上, 其中 2 个控制叶绿素 a 质量分数的 QTL, 位于第 1 染色体上, 分别为 $qRMCa-1-1$, $qRMCa-1-2$, 所在的标记区间分别为 umc1534-umc2189, bnlgl1803-bnlgl1007, 临近标记分别为 umc1534, bnlgl1007, 单个 QTL 分别可解释表型变异的 6.62%, 9.87%, 基因的作用方式都为部分显性; 3 个控制叶绿素 b 质量分数的 QTL, 位于第 1 和 6 染色体上, 分别为 $qRMCb-1-1$, $qRMCb-1-2$, $qRMCb-6$, 所在的标记区间分别为 umc1534-umc2189, bnlgl1803-bnlgl1007, phi299852-umc1462, 临近标记分别为 umc2189, bnlgl1007, phi299852, 分别可解释表型变异的 8.08%, 6.87%, 5.25%, 基因的作用方式都为部分显性; 2 个控制叶绿素总质量分数的 QTL, 位于第 1 染色体上, 分别为 $qRMCt-1-1$, $qRMCt-1-2$, 所在的标记区间分别为 umc1534-umc2189, bnlgl1803-bnlgl1007, 临近标记分别为 umc1534, bnlgl1007, 单个 QTL 分别可解释表型变异的 7.20%, 9.48%, 基因作用方式都为部分显性.

2.3.2 光合指标的 QTL 分析

在散粉期, Y 群体检测到净光合速率等 4 个光合性状的 6 个 QTL, 分布于第 1, 4, 6 和 10 染色体上. 其中 1 个净光合速率 QTL, $qYPn-10$, 所在标记区间为 umc1318-phi063, 临近标记为 phi063, 可解释表型变异的 7.30%, 基因作用方式为超显性; 1 个气孔导度 QTL, $qYSc-1$, 所在标记区间为 umc1709-umc1919a, 临近标记为 umc1709, 可解释表型变异的 6.90%, 基因作用方式为超显性; 2 个胞间 CO_2 浓度 QTL, 分别为 $qYCi-4-1$, $qYCi-4-2$, 所在标记区间分别为 umc1117-umc1702, umc1869-bnlgl2291, 临近标记分别为 umc1702, bnlgl2291, 分别可解释表型变异的 7.73%, 6.28%, 基因作用方式分别为加性、部分显性; 2 个蒸腾速率 QTL, 分别为 $qYTr-6$, $qYTr-10$, 所在标记区间分别为 nc012-umc2319, mmc0501-bnlgl1451, 临近标记分别为 nc012, bnlgl1451, 分别可解释表型变异的 5.64%, 6.82%, 基因作用方式分别为显性、超显性.

在散粉期, R 群体检测到净光合速率等 4 个光合性状的 5 个 QTL, 分布于第 1, 2, 3, 5 和 6 染色体上. 其中 2 个净光合速率 QTL, 分别为 $qRPN-1$, $qRPN-2$, 所在标记区间分别为 bnlgl1556-umc2151, bnlgl1233-bnlgl1267, 临近标记分别为 bnlgl1556, bnlgl1267, 分别可解释表型变异的 7.80%, 5.80%, 基因作用方式为超显性、部分显性; 1 个气孔导度 QTL, $qRSc-3$, 所在标记区间为 phi453121-umc2377, 临近标记为

phi453121, 可解释表型变异的 7.35%, 基因作用方式为超显性; 1 个胞间 CO₂ 浓度 QTL, *qRCi-5*, 所在标记区间为 *bnlg118-umc1072*, 临近标记为 *umc1072*, 可解释表型变异的 9.24%, 基因作用方式为超显性; 1 个蒸腾速率 QTL, *qRTr-6*, 所在标记区间为 *umc1753-phi077*, 临近标记为 *phi077*, 可解释表型变异为 8.00%, 基因作用方式为超显性。

3 讨 论

3.1 叶绿素质量分数的 QTL 定位

叶绿素作为重要的光合色素, 其质量分数的高低直接影响到光合作用的强弱, 进而影响到作物产量的高低和品质的优劣. 关于叶绿素质量分数生理机理方面的研究已很深入, 但对其遗传机制的研究, 特别是在分子水平上的研究还较少. 王春丽^[19]对 6 个不同时期玉米叶绿素质量分数进行了 QTL 分析, 共检测到 10 个 QTLs, 大部分集中在第 4 和 5 染色体上; Cai 等^[20]对玉米不同环境下的叶绿素质量分数进行 QTL 定位, 共检测到 17 个与叶绿素质量分数相关的 QTL, 分布在第 2, 3, 4, 6, 7, 8 和 10 染色体上. 本研究中 Y 群体检测到 2 个时期叶绿素总质量分数的 QTL 位于第 4, 10 染色体上, 与王春丽^[19]和 Cai 的研究结果基本一致; R 群体检测到 2 个时期叶绿素总质量分数的 QTL 位于第 1, 10 染色体上. 其中 2 个群体都在第 10 染色体上检测到 1 个叶绿素总质量分数的 QTL, 但位置不尽相同.

前人对叶绿素各组分质量分数的 QTL 研究相对较少. 王爱玉等^[4]利用 F₂ 群体对不同时期玉米叶绿素质量分数进行了 QTL 分析, 检测到 4 个控制喇叭口期叶绿素 a、叶绿素 b、其他光合色素和叶绿素总质量分数的主效 QTL, 开花期检测到分布于第 4, 5 染色体上的控制叶绿素 a、叶绿素 b、其他光合色素和叶绿素总质量分数各 2 个 QTL. 在本研究中, 于五叶期和乳熟期对 2 个具有不同遗传背景的 F₂ 群体的叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数均进行了 QTL 分析, 2 个时期共检测到 21 个 QTL, 分布于第 1, 4, 6 和 10 染色体上. 在 Y 群体中, 在第 4 染色体上检测到五叶期的叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数各 1 个 QTL, 在第 10 染色体上检测到乳熟期的叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数各 1 个 QTL, 且不同性状在同一染色体上检测到的 QTL 位置一致, 都在相同的标记区间内. 在 R 群体中, 在第 1 染色体上 2 个时期均检测到了控制叶绿素 a 质量分数、叶绿素 b 质量分数和叶绿素总质量分数的 QTL; 在第 10 染色体上检测到了控制五叶期叶绿素 a 质量分数和叶绿素总质量分数的 QTL, 位于 *umc1073-bnlg1803* 区间, 控制五叶期叶绿素总质量分数的 QTL 贡献率达 10.22%, 是主效 QTL; 在第 6 染色体上检测到了控制乳熟期叶绿素 b 质量分数的 QTL. 王爱玉^[5]检测到的 32 个 QTL, 分布于除第 6, 10 染色体以外的其他染色体上, 而本研究检测到 QTL 主要位于第 1, 4, 6 和 10 染色体上, 在第 6 和 10 染色体上检测到新的 QTL, 可能由于本研究选取材料与王爱玉^[5]所使用材料不同所致; 同时在 2 个群体中没有检测到一致性 QTL, 可能是因为 2 个群体材料的遗传背景不同; 同一群体中同一性状在不同时期检测到的 QTL 也不尽相同, 说明不同时期的叶绿素质量分数由不同的 QTL 控制, 且在不同时期存在不同的时空表达.

3.2 光合指标的 QTL 定位

有关作物光合速率、气孔导度等光合性状 QTL 定位的研究已在水稻、大豆中有不少报道. 胡茂龙等^[21]利用染色体置换系群体对水稻抽穗后 7 d 的光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率等光合性状进行 QTL 分析, 结果检测到 10 个 QTLs, 分布于第 1, 3, 4, 5, 7, 8 和 10 染色体上, 贡献率在 9.5%~46.5% 之间. 印志同等^[22]利用大豆重组自交系通过 2 年盆栽试验定位与光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率有关的 QTL, 共检测到 15 个 QTL, 其中有 6 个在不同环境下能稳定表达. 王爱玉^[5]利用 F₂ 群体在不同时期对光合速率进行了 QTL 分析, 检测到了喇叭口期光合速率的 4 个 QTL, 分别位于第 1, 7, 9, 10 染色体上, 单个 QTL 的贡献率为 4.05%~7.96%; 5 个开花期的光合速率 QTL, 分别位于第 1, 6, 7, 9, 10 染色体上, 单个 QTL 的贡献率为 4.04%~6.87%.

前人在玉米研究过程中, 对净光合速率、气孔导度等光合性状 QTL 的分析报道还较少. 本研究对 2 个具有不同遗传背景的 F₂ 群体散粉期的光合速率等进行了 QTL 分析研究. Y 群体中检测到 6 个 QTL, 分别位于第 1, 4, 6 和 10 染色体上; 其中有 1 个净光合速率 QTL、1 个气孔导度 QTL、2 个胞间 CO₂ 浓度 QTL、2 个蒸腾速率 QTL. R 群体中检测到 5 个 QTL, 分布于第 1, 2, 3, 5 和 6 染色体上; 其中有 2 个净光合速率 QTL、1 个气孔导度 QTL、1 个胞间 CO₂ 浓度 QTL、1 个蒸腾速率 QTL. 2 个群体都在第 6 染色体上检测到了 1 个蒸腾速率 QTL, 但不在同一位置; 所有这些光合性状没有检测到一致性 QTL, 说明光合性状是由许多微效基因控制的, 遗传机理复杂, 需要做进一步深入研究.

参考文献:

- [1] 刘 旭. 新时期我国粮食安全战略研究的思考 [J]. 中国农业科技导报, 2013, 15(1): 1—6.
- [2] 宗学凤, 罗 力, 吕典华, 等. 水稻叶片全生育期黄化突变体 ylg3 叶绿素合成特性研究 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2013, 35(11): 21—26.
- [3] 陈传永, 侯海鹏, 李 强, 等. 种植密度对不同玉米品种叶片光合特性与碳、氮变化的影响 [J]. 作物学报, 2010, 36(5): 871—878.
- [4] 王爱玉, 张春庆. 玉米叶绿素含量的 QTL 定位 [J]. 遗传, 2008, 30(8): 1083—1091.
- [5] 王爱玉. 玉米光合特性的 QTL 定位 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2008: 33—45.
- [6] 吴永波, 薛建辉. 盐胁迫对 3 种白蜡树幼苗生长与光合作用的影响 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2002, 26(3): 19—22.
- [7] 曾长英, 徐芳森, 孟金陵, 等. 从 QTL 到 QTG 的路还有多远? [J]. 遗传, 2006, 28(9): 1191—1198.
- [8] 吕香玲, 王邦太, 史利玉, 等. 玉米抗甘蔗花叶病毒 SCAR 分子标记开发 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(6): 1980—1987.
- [9] 邢永忠, 徐才国, 华金平, 等. 水稻穗部性状的 QTL 与环境互作分析 [J]. 遗传学报, 2001, 28(5): 439—446.
- [10] 贾 波, 蒋思霞, 邓德祥. 玉米农艺性状 QTL 定位分析 [J]. 玉米科学, 2011, 19(3): 31—34.
- [11] 周启贵, 汤绍虎, 张晴霞. 金心吊兰在不同营养液中的生长效应 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2013, 38(10): 1—5.
- [12] 代旭峰, 王国强, 刘志斋, 等. 不同密度下不同行距对玉米光合及产量的影响 [J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2013, 35(3): 15—21.
- [13] 苏正淑, 张宪政. 几种测定植物叶绿素含量的方法比较 [J]. 植物生理学通讯, 1989(5): 77—78.
- [14] 张 杰, 梁永超, 娄运生, 等. 镉胁迫对两个水稻品种幼苗光合参数、可溶性糖和植株生长的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(6): 774—780.
- [15] SEMAGN K, BJØRNSTAD A, SKINNES H, et al. Distribution of DArT, AFLP, and SSR Markers in a Genetic Linkage Map of a Doubled-Haploid Hexaploid Wheat Population. [J]. Genome, 2006, 49(5): 545—555.
- [16] 王 峰, 官春云. 甘蓝型油菜遗传图谱的构建及单株产量构成因素的 QTL 分析 [J]. Hereditas, 2010, 32(3): 271—277.
- [17] 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(3): 823—839.
- [18] 晏 萌, 覃鸿妮, 周友建, 等. 玉米种皮和穗轴中总酚含量的 QTL 分析 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2013, 37(8): 106—110.
- [19] 王春丽. 玉米穗部性状及主要农艺性状发育动态的 QTL 定位 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2005: 33—45.
- [20] CAI Hong-guang, CHU Qun, YUAN Li-xing, et al. Identification of Quantitative Trait Loci for Leaf Area and Chlorophyll Content in Maize (*Zea mays*) Under Low Nitrogen and Low Phosphorus Supply [J]. Molecular Breeding: New Strategies in Plant Improvement, 2012, 30(1): 251—266.
- [21] 胡茂龙, 王春明, 杨权海, 等. 水稻光合功能相关性状 QTL 分析 [J]. 遗传学报, 2005, 32(8): 818—824.
- [22] 印志同, 宋海娜, 孟凡凡, 等. 大豆光合气体交换参数的 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2010, 36(1): 92—100.

Correlation and QTL Analyses for Photosynthetic Traits in Maize

YU Ting-ting, LIU Chao-xian, MEI Xiu-peng,
WANG Jiu-guang, WANG Guo-qiang, CAI Yi-lin

School of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: In order to explore the correlation and genetic mechanism of maize photosynthetic traits, two F₂ populations (Y and R) with different genetic backgrounds were used to identify correlation and QTLs for 10 photosynthetic traits, which included chlorophyll-a content, chlorophyll-b content, total chlorophyll content, net photosynthetic rate, stomata conductance, intercellular CO₂ concentration, transpiration rate and some others. The correlation between two of chlorophyll-a content, chlorophyll-b content and total chlorophyll content in different periods was non-significant in population Y, and was highly significant in population R. The correlation between other traits of the two populations was highly consistent. In the same growth period of the plants, total chlorophyll content was in highly significant correlation with chlorophyll-a content and chlorophyll-b content, highly significant correlation was also detected between net photosynthetic rate and stomata conductance, between net photosynthetic rate and transpiration rate, and between stomata conductance and transpiration rate, stomata conductance was moderately correlated with intercellular CO₂ concentration, and chlorophyll content was weakly correlated with net photosynthetic rate, stomata conductance, intercellular CO₂ concentration and transpiration rate. In population Y, 1 QTL was detected for chlorophyll-a content (FCa), chlorophyll-b content (FCb) and total chlorophyll content (FCt) each, at the five-leaf stage. All these QTLs were located in umc2391-mmc0371 on chromosome 4 and each explained 8.65% to 9.87% of the phenotypic variance. And other three QTLs were detected at the milk stage, one for chlorophyll-a content, one for chlorophyll-b content and one for total chlorophyll content. They were located in mmc0501-bnlg1451 on chromosome 10 and explained 6.77 to 6.93% of the phenotypic variance each. Six QTLs were detected at the pollination stage, one for net photosynthetic rate, one for stomata conductance, two for intercellular CO₂ concentration and two for transpiration rate, and they explained 8.65% to 9.87% of the phenotypic variance each. For population R, three QTLs for chlorophyll-a content, two for chlorophyll-b content and three for total chlorophyll content were detected at the five-leaf stage, one of which (*qRFCt-1-2*) was a main effect QTL with a contribution of more than 10%. Two QTLs for chlorophyll-a content, three for chlorophyll-b content and two for total chlorophyll content were detected at the milk stage. Two QTLs for net photosynthetic rate, one for stomata conductance, one for intercellular CO₂ concentration and one for transpiration rate were detected at the pollination stage, and they explained 5.79 to 9.24% of the phenotypic variance each. No consistent QTL was detected in the two populations and the contribution rate of a single QTL was low, which indicated that the photosynthetic traits are quantitative traits controlled by many minor genes and the genetic mechanism is complex. Therefore intensive study should be done to clarify the genetic mechanism of photosynthetic traits.

Key words: maize; chlorophyll content; photosynthetic trait; correlation; QTL analysis

