

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.01083

玉米叶绿素含量的 QTL 定位

王爱玉, 张春庆

山东农业大学农学院, 山东农业大学作物生物学国家重点实验室, 泰安 271018

摘要: 为了探讨玉米叶绿素含量的遗传规律, 以A150-3-2×Mo17 杂交组配的 189 个F₂单株作为作图群体, 构建了具有 112 个标记位点的玉米分子遗传图谱, 于喇叭口期和开花期分别进行了玉米叶绿素a含量(chla), 叶绿素b含量(chlb), 其他叶绿素含量(chlc)和叶绿素总含量(chlz)4 个性状的测定, 并进行QTL分析。在喇叭口期和开花期共检测到 32 个QTL, 分布在除第 6 和 10 染色体以外的其他染色体上。在喇叭口期检测到 24 个QTL, 分布于第 1、2、3、5、7、8 和 9 染色体上, 叶绿素a、叶绿素b、其他叶绿素和叶绿素总含量各检测到 6 个QTL, 在同一区间内检测到的 4 个性状的QTL之间的距离在 0~2 cM之间。喇叭口期检测到控制叶绿素a、叶绿素b、其他叶绿素和叶绿素总含量的 4 个主效QTL位于第 5 染色体上的umc1098~bnlg557 区间, 分别可解释表型变异的 11.63%、10.3%、10.77% 和 11.51%。开花期检测到 8 个QTL, 分布于第 4 和 5 染色体上。其中叶绿素a、叶绿素b、其他叶绿素和叶绿素总含量各 2 个QTL。标记umc1098 和bnlg557 之间同时存在控制喇叭口期 4 个叶绿素含量性状的QTL和开花期控制叶绿素a和叶绿素b的QTL。标记umc2308 和bnlg386 之间只存在控制开花期 4 个叶绿素含量性状的QTL。

关键词: 玉米; SSR 连锁图谱; 叶绿素含量; QTL

QTL mapping for chlorophyll content in maize

WANG Ai-Yu, ZHANG Chun-Qing

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

Abstract: In order to explore the genetic basis for chlorophyll content in maize (*Zea mays* L.), a total of 189 F₂ individuals derived from the single cross between the inbred lines A150-3-2 and Mo17 were used as mapping population. Four traits associated with chlorophyll content were measured at the trumpet stage and at the flowering stage. Total 32 QTLs were investigated on all the chromosomes except for chromosomes 6 and 10. There were 24 QTLs located on chromosomes 1, 2, 3, 5, 7, 8, and 9 at the trumpet stage. Six QTLs were investigated for chlorophyll-a content (chla), chlorophyll-b content (chlb), other chlorophyll content (chlc), and total chlorophyll content (chlz), respectively. QTLs for four traits were located in the same marker intervals in many cases. The distance among different QTLs of the four traits in the same marker intervals ranged from 0 to 2 cM. The four major QTLs for chla, chlb, chlc, and chlz at the trumpet stage, which explained 11.63%, 10.3%, 10.77%, and 11.51% of the phenotypic variance, respectively, were investigated between umc1098 and bnlg557 on chromosome 5. There were 8 QTLs located on chromosomes 4 and 5 at the flowering stage, with 2 QTLs for chla, chlb, chlc, and chlz, respectively. QTLs were investigated between umc1098 and bnlg557, which controlled the four

收稿日期: 2008-01-22; 修回日期: 2008-04-05

基金项目: 山东省良种产业化项目和 973 计划前期研究专项(编号: 2007CB116208)资助[Supported by Project of crop seed industrialization of Shandong province and Special Prophase Project on The National Basic Research Program of China (973 Project) (No.2007CB116208)]

作者简介: 王爱玉(1981-), 女, 山东昌邑人, 在读硕士, 研究方向: 作物遗传育种。Tel: 0538-8242458; E-mail: aiyu-1230@163.com

通讯作者: 张春庆(1963-), 男, 教授, 博士生导师, 研究方向: 玉米遗传育种。Tel: 0538-8242682; E-mail: cqzhang@sdau.edu.cn

chlorophyll content traits (chla, chlb, chlc, and chlz), at the trumpet stage and two chlorophyll content traits (chla and chlb) at the flowering stage. QTLs between umc2308 and bnlg386 for the four traits related to chlorophyll content were investigated only at the flowering stage.

Keywords: maize; SSR linkage map; chlorophyll content; QTL

近年来,以分子连锁图谱为基础的数量性状基因研究发展迅速,玉米的形态和农艺性状的QTL定位已有大量报道^[1-7],为遗传研究和分子标记辅助选择提供了基础。

高等植物叶片所含的叶绿素a和b是叶绿体中主要的光合色素,对光能的吸收利用起着重要的作用,进而影响光合作用的效率。Nakazawa等认为,在高光强下,叶绿素含量与光合作用速率有着密切的相关关系。另外有研究也发现^[8],在一定范围内,叶绿素含量与光合速率成正相关关系。玉米叶片较高的叶绿素含量和较长的持绿时期,为品种吸收更多的光能提供良好的生理基础。

叶绿素合成的生理机制已有较深入的研究^[8-12],但对其遗传背景仍了解很少。水稻上的研究比较多,胡颂平^[13]对正常与水分胁迫下水稻叶片叶绿素含量进行了QTL分析,共检测到13个影响叶绿素含量的主效QTL,为阐明干旱环境下水稻叶绿素含量的分子遗传机理、分子标记辅助育种和节水抗旱稻培育提供理论基础和依据。吴平和罗安程^[12]、汪斌等^[14]、杨权海等^[15]先后利用不同的水稻群体在不同的环境条件下对水稻叶片叶绿素含量进行了QTL定位。Tong等^[16]对两种氮素水平下的水稻进行了叶绿素含量的分析,正常氮素水平下检测到3个QTL,低氮素水平下检测到5个QTL。Shen等^[17]利用RIL群体对水稻叶绿素含量进行了QTL定位,检测到控制叶绿素a和叶绿素b的8个QTL,单个QTL可解释表型变异的1.96%~9.77%。Wang等^[18]对水稻进行了叶绿素含量的遗传分析,并且找到了3个标记与控制叶绿素含量的基因Gc紧密连锁,分别为rm6464、rm6340和rm462。这3个标记与Gc的遗传距离分别为0、0.588和1.18 cM。小麦上在叶绿素含量的遗传分析方面也有研究,曹卫东^[19]对不同供氮水平下的苗期叶绿素含量的QTL及互作进行了研究,发现小麦干物质产量与叶绿素含量之间存在着内在联系。玉米上对叶绿素含量进行QTL分析的报道较少,王春丽^[20]曾对玉米叶绿素含量的发育动态进行了研

究,但是没有对各种叶绿素组分进行分析研究。本研究对玉米叶绿素a、叶绿素b、其它叶绿素以及总叶绿素含量分别进行了遗传分析和基因定位,为进一步探讨玉米叶片叶绿素含量的遗传规律以及玉米高光效育种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料与田间种植

1.1.1 材料

在对58个常用玉米自交系叶绿素含量进行测试的基础上,选出叶绿素含量较高的自交系A150-3-2和较低的自交系Mo17,杂交组配F₁,构建了189个F₂单株作为作图群体。其中自交系A150-3-2是本研究室选育的材料。

1.1.2 田间种植

选出叶绿素含量较高的自交系A150-3-2和较低的自交系Mo17于2005年杂交得到F₁;2006年春,将F₁进行自交得到F₂;F₂群体、父母本以及F₁于2007年4月在山东农业大学试验站种植在条件均匀的试验地中,株距30 cm,行距80 cm,单粒播种,不间苗。随机选取F₂群体单株189株,父母本及F₁各30株。

1.2 方法

1.2.1 叶绿素含量测定

喇叭口期取最上层展开叶,开花期取功能叶片,以叶片中部为测定部位。用毛刷刷去表面杂质,用水冲洗,擦干,备用。每个叶片在中部用直径9毫米打孔器打孔,取6个圆形叶片,称重后放于15毫升试管,用10毫升95%乙醇避光浸泡96 h,浸泡过程中每天混匀2次,叶片完全变白后进行比色,于665 nm,649 nm,470 nm波长测量光密度值,根据Arnon的计算公式,计算叶绿素a(C_A)、叶绿素b(C_B)、其他叶绿素(C_{其他})含量。

$$C_A = 13.95D_{665} - 6.88D_{649}$$

$$C_B = 24.96D_{649} - 7.32D_{665}$$

$$C_{其他} = (1000D_{470} - 2.05 C_A - 114.8 C_B) / 245$$

1.2.2 分子遗传图谱的构建

SSR 引物序列信息来源 Maize GDB (www.maizegdb.org/ssr.php), 从中选取 582 对 SSR 引物, 所选取的引物均匀地分布于玉米基因组的 10 条染色体上, 由上海生物工程有限公司合成。

DNA 提取参照 Hoisington^[21] 的方法, 并做相应改进。PCR 采用 10 μ L 的反应体积, 8% 的非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳, 银染法检测, FR200A 装置成像, Quantity 1 软件分析电泳结果。根据聚丙烯酰胺凝胶电泳的谱带结果, 转换数据, 与亲本 A150-3-2 相同的带型记为 1, 与亲本 Mo17 带型相同的记作 2, 与 F₁ 带型相同的记作 3, 缺失或模糊记作 0。对所有 F₂ 单株带型按照孟德尔分离比 1:2:1 (显性标记按 3:1) 进行 χ^2 检验。采用 MAPMAKER/EXP 3.0b 构建遗传图谱, 辅助 Map Chart 2.1 软件作图。

1.2.3 QTL 定位

运用 QTLNetwork-2.0 进行 QTL 分析。该软件运用基于混合线性模型的复合区间作图法 (MCIM) 作图, 10 cM 窗口大小, 1 cM 步长, 10 cM 的过滤窗口确定检测到的连续两个峰值是否为同一个 QTL。采用 Permutation 检验方法^[19], 对全基因组进行扫描, 进行 1 000 次排序测验确定 F 阈值 ($P=0.05$), 以此来判断 QTL 的存在与否。

QTL 命名分为 4 部分, 第一个字母 q 表示 QT L, 紧接着是性状名称, 然后是一个 “-”, 后面表示的是所在的染色体, 第二个 “-” 后面的数字表示在前面所述染色体上检测到的 QTL 序号。

2 结果与分析

2.1 SSR 连锁遗传图谱的构建

本试验共选用 582 对 SSR 引物, 其中 112 对表现

多态性, 多态性频率为 19.24%。对所有 F₂ 单株带型按照孟德尔分离比 1:2:1 (显性标记按 3:1) 进行 χ^2 检验, 发现有 10 对 (8.5%) 引物表现偏分离。利用上述引物构建的遗传图谱, 共拟合 112 对 SSR 引物的 112 个标记位点, 覆盖玉米基因组 2 010.9 cM, 标记间平均间距为 17.95 cM。图谱中绝大多数 SSR 标记位点位置与 Maize GDB 中公布的一致, 只有 5 个标记与其不同, 分别是 umc1824、bnlg1730、umc2191、bnlg2148 和 phi072, 分别被标记到第 2、4、9、10 和 10 染色体上。

2.2 性状分布特点

为了方便描述, 叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、其他叶绿素含量和总叶绿素含量, 分别用 chla、chlb、chlc 和 chlz 表示, 喇叭口期用 L 表示, 对应的 4 个性状用 chlal、chlbl、chlcl 和 chlzl 表示; 开花期用 K 表示, 对应的 4 个性状表示为 chlak、chlbk、chlck 和 chlzk。运用 SPSS 13.0 软件对各个性状进行正态分布检验 (表 1, 图 1)。

由表中数据以及柱状图均可以看出, 两个时期 4 个性状在 F₂ 群体中分离显著。从偏度来看 (表 1), 绝对值都小于 1, 符合正态分布, 且从柱形图 (图 1) 上来看, 也表现出数量性状连续性分布的遗传特征, 适合于 QTL 定位研究。

2.3 喇叭口期叶绿素含量的 QTL 定位分析

喇叭口期叶绿素 a 即 chlal 共检测到 6 个 QTL (表 2), 分别位于第 1、2、5、7、8 和 9 染色体上, 所在的标记区间分别为 mmc0041-bnlg1556、umc1165-phi96100、umc1098-bnlg557、umc1066-umc2177、umc1457-umc2199 和 bnlg127-umc1037 (图 2)。临近的标记分别为 bnlg1556、phi96100、bnlg557、umc2177、umc1457 和 umc1037, 共解释表型变异的

表 1 表型性状在亲本间的差异以及 F₂ 群体中的变异及其表现值分布

Table 1 Variation of the five traits between two parents and among the F₂ population

性状 Trait	时期 Stage	亲本 Parents		F ₁	F ₂ 群体 F ₂ population			
		A150-3-2	Mo17		平均值 Mean	分布范围 Range	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
chla	L	0.281	0.219	0.290	0.243	0.10-0.38	-0.335	-0.471
	K	0.306	0.268	0.416	0.360	0.19-0.46	-0.771	1.152
chlb	L	0.075	0.057	0.079	0.658	0.02-0.10	-0.321	-0.506
	K	0.084	0.079	0.119	0.106	0.06-0.14	-0.459	0.511
chlc	L	0.041	0.033	0.043	0.391	0.02-0.06	-0.316	-0.410
	K	0.054	0.046	0.061	0.056	0.03-0.07	-0.941	1.527
chlz	L	0.396	0.309	0.413	0.348	0.15-0.54	-0.340	-0.475
	K	0.445	0.392	0.597	0.523	0.28-0.67	-0.746	1.067

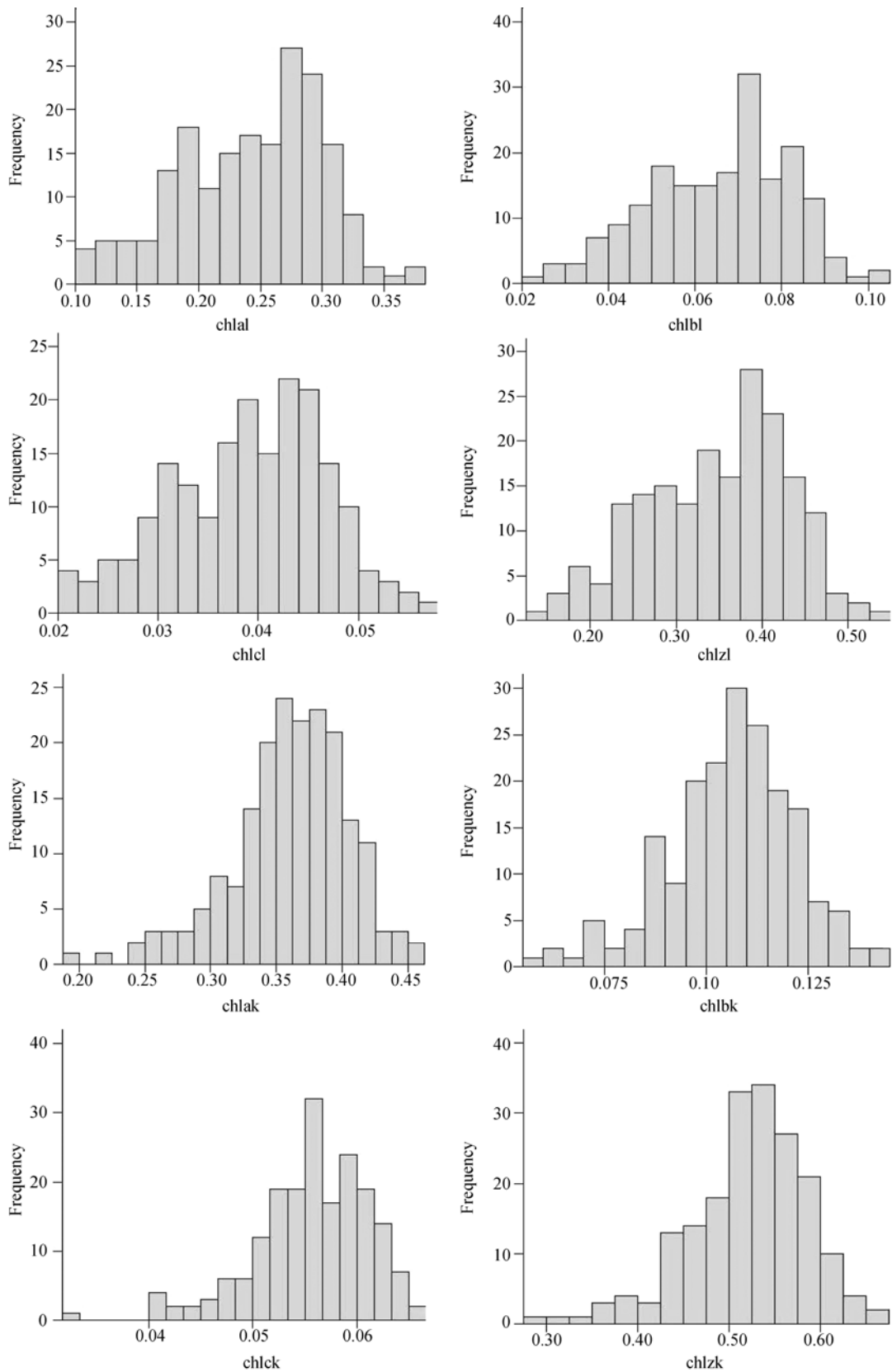


图 1 F₂群体表型性状分布图

Fig. 1 Frequency distribution of chlorophyll content among F₂ population

36.8%, 单个 QTL 的贡献率为 3.29% ~ 11.63%。qchlal-5-1 的单个 QTL 贡献率达到 11.63%, 为主效 QTL。增效基因来自于 A150-3-2, 效应值为 0.0263。qchlal-1-1、qchlal-5-1 和 qchlal-7-1 表现为部分显性, qchlal-2-1、qchlal-8-1 和 qchlal-9-1 均表现为加性。

喇叭口期叶绿素 b 即 chlbl 共检测到 6 个 QTL(表 2), 分别位于第 1、3、5、7、8 和 9 染色体上, 所在的标记区间分别为 mmc0041-bnlg1556、bnlg1951-mmc0022、umc1098-bnlg557、umc1066-umc2177、umc1457-umc2199 和 bnlg127-umc1037(图 2)。临近的标记分别为 bnlg1556、mmc0022、bnlg557、umc2177、umc1457 和 umc1037, 共解释表型变异的 35.67%, 单个 QTL 的贡献率为 3.14% ~ 10.3%。qchlbl-5-1 的单个 QTL 贡献率达到 10.3%, 为主效 QTL。增效基因来自于 A150-3-2, 效应值为 0.0064。qchlbl-3-1、qchlbl-7-1 和 qchlbl-9-1 表现为加性、qchlbl-1-1 和 qchlbl-8-1 表现为部分加性, qchlbl-5-1 表现为显性。

喇叭口期其他叶绿素即 chlcl 共检测到 6 个 QTL(表 2), 分别位于第 1、3、5、7、8 和 9 染色体上, 所在的标记区间分别为 mmc0041-bnlg1556、bnlg1951-mmc0022、umc1098-bnlg557、umc1066-umc2177、umc1457-umc2199 和 bnlg127-umc1037(图 2)。临近的标记分别为 bnlg1556、bnlg1951、bnlg557、umc2177、umc1457 和 umc1037, 共解释表型变异的 36.32%, 单个 QTL 的贡献率为 3.37% ~ 10.77%。qchlcl-5-1 的单个 QTL 贡献率达到 10.77%, 为主效 QTL。增效基因来自于 A150-3-2, 效应值为 0.0029。qchlcl-1-1 表现为加性, qchlcl-5-1 表现为显性, qchlcl-3-1、qchlcl-7-1、qchlcl-8-1 和 qchlcl-9-1 均表现为部分显性。

喇叭口期总叶绿素含量即 chlzl 共检测到 6 个 QTL(表 2), 分别位于第 1、2、5、7、8 和 9 染色体上, 所在的标记区间分别为 mmc0041-bnlg1556、umc1165-phi96100、umc1098-bnlg557、umc1066-umc2177、umc1457-umc2199 和 bnlg127-umc1037(图 2)。临近的标记分别为 bnlg1556、phi96100、bnlg557、umc2177、umc2199 和 bnlg127, 共解释表型变异的 36.86%, 单个 QTL 的贡献率为 3.38% ~ 11.51%。qchlzl-5-1 的单个 QTL 的贡献率达到 10.3%, 为主效 QTL。增效基因来自于 A150-3-2, 效应值为 0.0366。qchlzl-1-1 和 qchlzl-2-1 表现为加性, qchlzl-5-1 和 qchlzl-7-1 表现为显性, qchlzl-8-1 和 qchlzl-9-1

表现为部分显性。

从以上 4 个性状的 QTL 分析结果可以看出, 控制这些性状喇叭口期的 QTL 都分布很集中。每个性状都在第 1、5、7、8 和 9 染色体上检测到 QTL, 并且 4 个性状在同一条染色体上检测到的 QTL 所在的标记区间相同, 所在的位置基本一致, 他们之间的距离为 0~2 cM。4 个性状都检测到了主效 QTL, 均位于第 5 染色体上的 umc1098-bnlg557 区间。可见, 控制叶绿素总含量及其组分的 QTL 位置基本相同。

2.4 开花期叶绿素含量的 QTL 定位分析

开花期叶绿素 a 即 chlak 共检测到 2 个 QTL(表 3), 均位于第 5 染色体上, 所在的标记区间分别为 umc2308-bnlg386 和 umc1098-bnlg557(图 2)。临近的标记分别为 umc2308 和 umc1098, 共解释表型变异的 9.90%, 单个 QTL 的贡献率分别为 6.05% 和 3.85%。qchlak-5-1 表现为部分显性, qchlak-5-2 表现为超显性。

开花期叶绿素 b 即 chlbk 共检测到 2 个 QTL(表 3), 分别位于第 4 和 5 染色体上, 所在的标记区间分别为 dupssr34-umc1532 和 umc2308-bnlg386(图 2), 临近的标记分别为 umc1532 和 umc2308, 共解释表型变异的 11.32%, 单个 QTL 的贡献率分别为 5.33% 和 5.99%。qchlbk-4-1 和 qchlbk-5-1 均表现为部分显性。

开花期其他叶绿素即 chlck 共检测到 2 个 QTL(表 3), 分别位于第 4、5 染色体上, 所在的标记区间分别为 bnlg1741-bnlg1755 和 umc2308-bnlg386(图 2), 临近的标记分别为 bnlg1741 和 umc2308, 共解释表型变异的 11.23%, 单个 QTL 的贡献率分别为 4.23% 和 7.00%。qchlck-4-1 表现为显性, qchlck-5-1 表现为部分显性。

开花期总叶绿素含量即 chlzk 共检测到 2 个 QTL(表 3), 均位于第 5 染色体上, 所在的标记区间分别为 umc2308-bnlg386 和 umc1098-bnlg557(图 2), 临近的标记分别为 umc2308 和 umc1098, 共解释表型变异的 9.89%, 单个 QTL 的贡献率分别为 6.10% 和 3.79%。qchlzk-5-1 表现为部分显性, qchlzk-5-2 表现为超显性。

可见, 控制开花期的 QTL 集中分布在第 4 和 5 染色体上。其中标记 umc2308-bnlg386 区间同时检测到了控制开花期 4 个叶绿素含量性状(chlak、chlbk、chlck 和 chlzk)的 QTL, 说明控制开花期各叶绿素含量的性状主要存在与该标记区间。

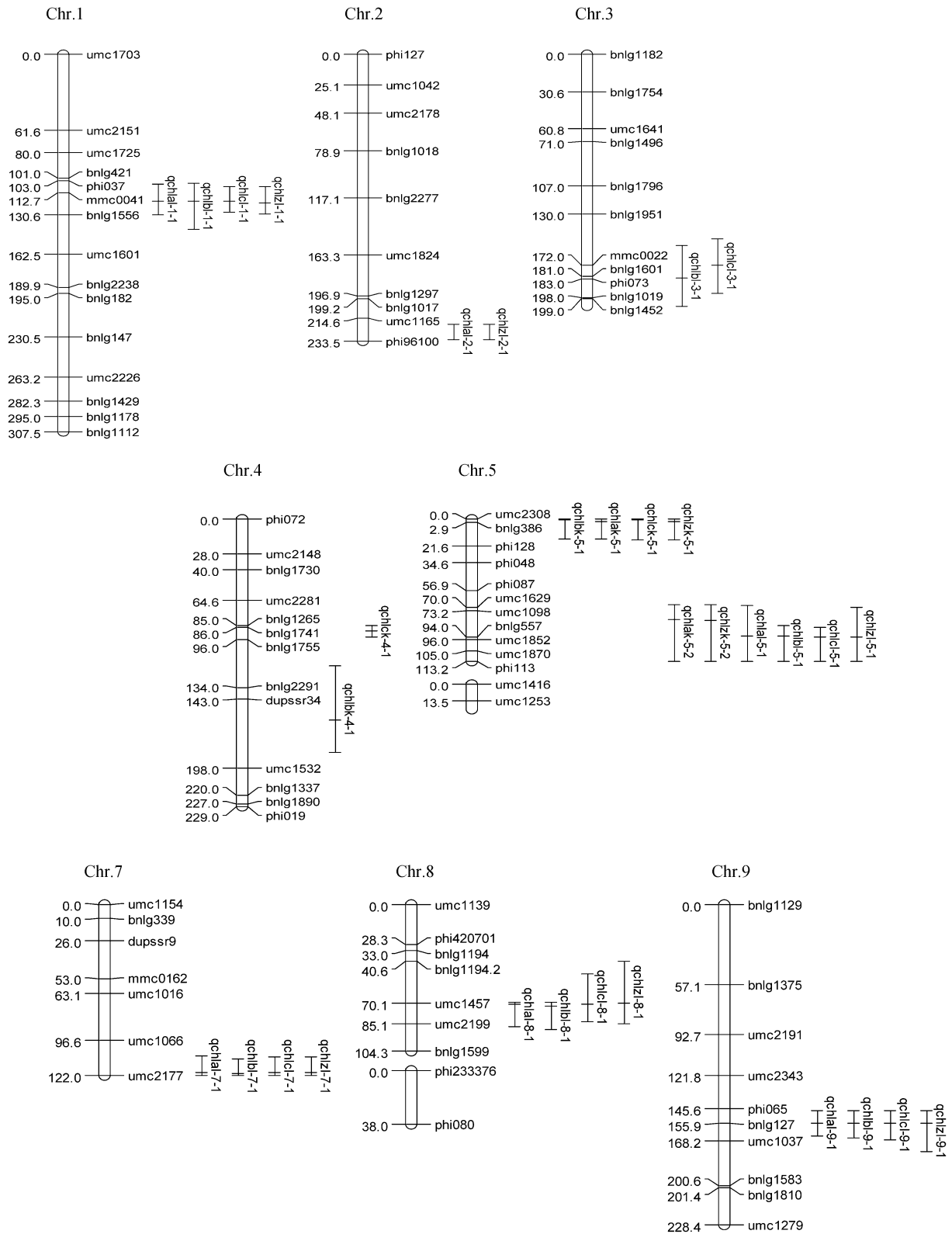


图 2 玉米叶绿素含量 QTL 定位
 Fig. 2 QTL mapping for chlorophyll content in maize

表 2 F₂群体喇叭口期叶绿素含量QTL分析及遗传参数估计Table 2 QTL analysis and estimation of genetic parameters for the chlorophyll content at the trumpet stage in F₂ population

QTL 命名 QTL designation	染色体 Chrom- osome	位点 Position (cM)	标记区间 Marker interval	范围 Range (cM)	遗传效应 Genetic effect			作用 方式 Gene action	F 值 F value	贡献率 Explained variance (%)
					a	d	d/a			
qchlal-1-1	1	119.7	mmc0041~bnlg1556	106.0~130.6	0.0266***	-0.0058	0.22	PD	9.19	3.93
qchlal-2-1	2	232.6	umc1165~phi96100	219.6~232.6	0.0199***	0.0019	0.10	A	7.10	3.93
qchlal-5-1	5	93.0	umc1098~bnlg557	68.9~113.0	0.0263***	0.0206*	0.79	PD	7.80	11.63
qchlal-7-1	7	119.6	umc1066~umc2177	107.6~121.6	0.0156***	-0.0086	0.55	PD	4.19	3.29
qchlal-8-1	8	71.1	umc1457~umc2199	69.6~87.1	0.0200***	0.0040	0.20	A	4.71	8.90
qchlal-9-1	9	155.9	bnlg127~umc1037	146.6~164.9	-0.0209***	0.0003	0.01	A	4.67	5.12
qchlbl-1-1	1	119.7	mmc0041~bnlg1556	105.0~142.6	0.0067***	-0.0033	0.49	PD	7.40	3.14
qchlbl-3-1	3	182.0	bnlg1951~mmc0022	156.0~205.0	0.0062***	-0.0010	0.16	A	7.32	4.29
qchlbl-5-1	5	93.0	umc1098~bnlg557	95.0~113.0	0.0064***	0.0056	0.88	D	9.37	10.3
qchlbl-7-1	7	121.6	umc1066~umc2177	109.6~121.6	0.0051***	-0.0004	0.08	A	4.45	3.88
qchlbl-8-1	8	72.1	umc1457~umc2199	69.6~89.1	0.0051***	0.0019	0.37	PD	5.78	8.04
qchlbl-9-1	9	155.9	bnlg127~umc1037	146.6~165.9	-0.0067***	0.0006	0.09	A	4.53	6.02
qchlcl-1-1	1	119.7	mmc0041~bnlg1556	108.0~128.7	0.0037***	-0.0004	0.11	A	11.24	4.36
qchlcl-3-1	3	172.0	bnlg1951~mmc0022	150.0~195.0	0.0035***	-0.0013	0.37	PD	6.85	4.55
qchlcl-5-1	5	94.0	umc1098~bnlg557	100.0~113.0	0.0029***	0.0025	0.86	D	11.95	10.77
qchlcl-7-1	7	119.6	umc1066~umc2177	108.6~121.6	0.0020***	-0.0016	0.80	PD	4.85	3.37
qchlcl-8-1	8	71.1	umc1457~umc2199	49.6~83.1	0.0026***	0.0014	0.54	PD	5.39	7.92
qchlcl-9-1	9	155.9	bnlg127~umc1037	146.6~167.9	-0.0026***	0.0006	0.23	PD	4.02	5.35
qchlzl-1-1	1	120.7	mmc0041~bnlg1556	108.0~129.7	0.0333**	0.0063	0.19	A	10.54	3.81
qchlzl-2-1	2	232.6	umc1165~phi96100	219.6~232.6	0.0304**	0.0026	0.09	A	7.10	4.07
qchlzl-5-1	5	94.0	umc1098~bnlg557	69.9~113.0	0.0366**	0.0358	0.98	D	8.23	11.51
qchlzl-7-1	7	119.6	umc1066~umc2177	108.6~121.6	0.0195**	-0.0192	0.98	D	4.41	3.39
qchlzl-8-1	8	70.1	umc1457~umc2199	10.0~85.1	0.0285**	0.0128	0.45	PD	4.64	8.81
qchlzl-9-1	9	155.9	bnlg127~umc1037	146.6~176.2	-0.0304**	0.0094	0.31	PD	4.22	5.27

a: 加性效应; d: 显性效应; |d/a|: 显性势; A: 加性(显性势=0-0.2); PD: 部分显性(显性势=0.21-0.8); D: 显性(显性势=0.81-1.20); OD: 超显性(显性势>1.20)。*、**、***分别表示 0.05、0.01 和 0.005 显著水平。

a: Additive effect; d: Dominant effect; |d/a|: Dominant degree; A: Additive (dominant degree=0-0.2); PD: Partial dominant (dominant degree=0.21-0.8); D: Dominant (dominant degree=0.81-1.20); OD: Over dominant (dominant degree > 1.20). *, **, and ***: Significant levels at 0.05, 0.01, and 0.005, respectively.

表 3 F₂群体开花期叶绿素含量QTL分析及遗传参数估计Table 3 QTL analysis and estimation of genetic parameters for chlorophyll content at the flowering stage in F₂ population

QTL 命名 QTL designation	染色体 Chrom- osome	位点 Position (cM)	标记区间 Marker interval	范围 Range (cM)	遗传效应 Genetic effect			作用 方式 Gene action	F 值 F value	贡献率 Explained variance (%)
					a	d	d/a			
qchlak-5-1	5	2.0	umc2308~bnlg386	0.0~15.9	0.0146***	0.004	0.27	PD	5.84	6.05
qchlak-5-2	5	79.9	umc1098~bnlg557	67.9~113.0	0.0012	0.0277**	23.08	OD	4.32	3.85
qchlak-4-1	4	160.0	Dupssr34~umc1532	117.0~186.0	-0.0072***	0.0046	0.64	PD	4.24	5.33
qchlak-5-1	5	1.0	umc2308~bnlg386	0.0~15.9	0.0054***	0.0029	0.54	PD	6.44	5.99
qchlck-4-1	4	89.0	bnlg1741~bnlg1755	85.0~94.0	-0.0014*	0.0012	0.86	D	4.29	4.23
qchlck-5-1	5	1.0	umc2308~bnlg386	0.0~16.9	0.0023***	0.0011	0.48	PD	8.25	7.00
qchlzk-5-1	5	2.0	umc2308~bnlg386	0.0~16.9	0.0203***	0.0090	0.44	PD	5.91	6.10
qchlzk-5-2	5	80.9	umc1098~bnlg557	67.9~113.0	-0.0009	0.0148*	16.44	OD	4.32	3.79

a: 加性效应; d: 显性效应; |d/a|: 显性势; A: 加性(显性势=0-0.2); PD: 部分显性(显性势=0.21-0.8); D: 显性(显性势=0.81-1.20); OD: 超显性(显性势>1.20)。*、**、***分别表示 0.05、0.01 和 0.005 显著水平。

a: Additive effect; d: Dominant effect; |d/a|: Dominant degree; A: additive (dominant degree=0-0.2); PD: Partial dominant (dominant degree=0.21-0.8); D: Dominant (dominant degree=0.81-1.20); OD: Over dominant (dominant degree > 1.20). *, **, and ***: Significant levels at 0.05, 0.01, and 0.005, respectively.

检测到的 QTL 数相对于喇叭口期少, 说明花期叶绿素各组分含量显著增加, 群体差异减小, 因此, QTL 很难检测到。检测到与喇叭口期不同的 QTL 出现在第 4 染色体上, 说明第 4 染色体上的基因参与控制开花期的叶绿素含量, 不同时期的叶绿素含量由不同 QTL 控制, 也说明了不同基因的不同时空表达。

3 讨论

叶绿素作为光合作用的光合色素, 对光合作用的影响直接影响到作物的产量。关于叶绿素含量的生理机制研究已经非常深入, 对于遗传规律的研究, 特别是在分子水平上, 在水稻, 小麦等其他作物上已经有过大量研究^[14-20, 23], 但是在玉米上的报道却很少。王春丽^[20]利用黄C×许 178 组配材料, 构建 F₂群体, 对 6 个不同时期玉米叶绿素总含量进行分析, 共检测到 10 个 QTL, 大部分集中在第 4、5 染色体上。本研究两个时期的叶绿素总含量除第 5 染色体外, 在第 1, 2, 7, 8 和 9 染色体上也检测到了 QTL。检测到不同的 QTL 可能与本研究选取的材料与王春丽使用的材料不同所致。喇叭口期的叶绿素总含量检测到一个主效 QTL 位于第 5 染色体上, 单个位点解释表型变异的 11.51%。开花期的叶绿素总含量检测到两个 QTL 均位于第 5 染色体上, 总贡献率为 9.89%。结果说明控制叶绿素总含量的 QTL 主要位于第 5 染色体上, 这与王春丽的研究结果基本一致。

王春丽的研究只对玉米叶绿素总含量进行分析, 尚未对叶绿素的各个组分进行具体分析。本研究于喇叭口期和开花期对叶绿素 a, 叶绿素 b 以及其它叶绿素含量以及总含量均进行了 QTL 分析, 两个时期共检测到 32 个 QTL, 分布在除第 6、10 染色体以外的染色体上。喇叭口期检测到 24 个 QTL, 且 chl_a, chl_b, chl_c 和 chl_z 在同一染色体上所检测到的 QTL 都在相同的标记区间内, 距离仅相差 0~2 cM。位于 5 号染色体 umc1098-bnl_g5573 区间的 QTL 单个位点贡献率分别为 11.63%、10.3%、10.77% 和 11.51%, 均超过 10%, 为主效基因。开花期的 4 个性状检测到的 6 个 QTL 大都位于第 4、5 染色体, 且对表型变异的贡献率较大, 可见不同时期控制叶绿素含量及其组分的的主效基因存在于第 5 染色体, 受环境影响较小。开花期检测到的 QTL 数目相对于喇叭口期要少, 每个性状的 QTL 数目均为两个。

本试验检测到喇叭口期的第 5 染色体上的 4 个

QTL: qchl_a1-5-1, qchl_b1-5-1, qchl_c1-5-1 和 qchl_z1-5-1, 与开花期检测到的第 5 染色体上的 2 个 QTL: qchl_ak-5-2 和 qchl_zk-5-2 均位于同一标记区间: umc1098-bnl_g557, 说明该区间的 QTL 同时参与控制两个时期的性状表达; mmc0041-bnl_g1556、umc1066-umc2177、umc1457-umc2199 和 bnl_g127-umc1037 四个标记区间均能同时检测到控制喇叭口期 4 个叶绿素含量性状的 QTL, 说明这 4 个区间的 QTL 控制喇叭口期的性状表达; 而标记 umc2308-bnl_g386 区间同时检测到了控制开花期 4 个叶绿素含量性状的 QTL, 说明该区间的 QTL 只参与控制开花期的性状表达。

参考文献(References):

- [1] Tang JH, Teng WT, Yan JB, Ma XQ, Meng YJ, Dai JR, Li JS. Genetic dissection of plant height by molecular markers using a population of recombinant inbred lines in maize. *Euphytica*, 2007, 155(1): 117-124. [DOI](#)
- [2] Cao G, Zhu J, He C, Gao Y, Yan J, Wu P. Impact of epistasis of QTL×environment interaction on the developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2001, 103(1): 153-160. [DOI](#)
- [3] Zhuang JY, Fan YY, Rao ZW, Wu JL, Xia YW, Zheng KL. Analysis on additive effects and additive-by additive epistatic effects of QTLs for yield traits in recombinant inbred lines population of rice. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(8): 1137-1145. [DOI](#)
- [4] WU Jian-Wei, LIU Cheng, SHI Yun-Su, SONG Yan-Chun, ZHANG Gui-Yin, MA Zhi-Ying, WANG Tian-Yu, LI Yu. Analysis of plant height and ear height in maize under different water regimes. *J Plant Genet Resour*, 2005, 6(3): 266-271.
吴建伟, 刘成, 石云素, 宋燕春, 张桂寅, 马峙, 王天宇, 黎裕. 不同水分条件下玉米株高和穗位高的 QTL 分析. *植物遗传资源学报*, 2005, 6(3): 266-271.
- [5] LAN Jin-Hao, CHU Dong. Study on the genetic basis of plant height and ear height in maize (*Zea mays* L.) by QTL dissection. *Hereditas(Beijing)*, 2005, 27(6): 925-934.
兰进好, 褚栋. 玉米株高和穗位高遗传基础的 QTL 剖析. *遗传*, 2005, 27(6): 925-934.
- [6] ZHENG Zu-Ping. Construction of maize SSR linkage map and QTL analysis of agronomic traits under two nitrogen levels [Dissertation]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2004.
郑祖平. 玉米 SSR 分子标记连锁图谱构建及两种供氮水平下主要农艺性状 QTL 定位分析[学位论文]. 成都: 四川农业大学, 2004.
- [7] GAO Shi-Bin. Mapping QTL of traits related to drought

- tolerance in maize [Dissertation]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2004.
- 高世斌. 玉米耐旱相关性状的 QTL 分析[学位论文]. 成都: 四川农业大学, 2004.
- [8] LIU Zhen-Qi, LIU Zhen-Ye, ZENG Shu-Fen. A study of some photosynthetic characters in rice. *Sci Agri Sin*, 1982, (5): 33–39.
- 刘贞琦, 刘振业, 曾淑芬. 水稻某些光合生理特性的研究. 中国农业科学, 1982, (5): 33–39.
- [9] LIU Zhen-Qi, LIU Zhen-Ye, MA Da-Peng, ZENG Shu-Fen. A study on chlorophyll content and photosynthetic rate of rice. *Acta Agron Sin*, 1984, 10(1): 57–64.
- 刘贞琦, 刘振业, 马达鹏, 曾淑芬. 水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究. 作物学报, 1984, 10(1): 57–64.
- [10] LIU Ke-Li, SHENG Jin-Hua. A study on chlorophyll content and photosynthetic rate of spring maize. *J Inner Mongolia Inst*, 1998, 19(2): 48–51.
- 刘克礼, 盛晋华. 春玉米叶片叶绿素含量与光合速率的研究. 内蒙古农牧学院学报, 1998, 19(2): 48–51.
- [11] ZHAO Yan-Ming, DONG Shu-Ting, GAO Hong-Wei. Analysis of genetic main effects and genotype by environment interactions for leaf chlorophyll content in maize. *Acta Agri Boreali-Sin*, 2006, 21(4): 1–4.
- 赵延明, 董树亭, 高宏伟. 玉米叶片叶绿素含量遗传主效应及其与环境互作的遗传分析. 华北农学报, 2006, 21(4): 1–4.
- [12] WU Ping, LUO An-Cheng. Investigation on genetic background of leaf chlorophyll content variation in rice under nitrogen stressed condition via molecular markers. *Acta Genet Sin*, 1996, 23(6): 431–438.
- 吴平, 罗安程. 应用分子标记研究氮素胁迫条件下水稻叶片叶绿素含量差异的遗传背景. 遗传学报, 1996, 23(6): 431–438.
- [13] HU Song-Ping, Mei Han-Wei, ZOU Gui-Hua, LIU Hong-Yan, LIU Guo-Lan, CAI Run, LI Ming-Shou, LUO Li-Jun. Analysis of quantitative trait loci for chlorophyll content in rice leaves under drought stress. *J Plant Ecol*, 2006, 30 (3): 479–486.
- 胡颂平, 梅捍卫, 邹桂花, 刘鸿艳, 刘国兰, 蔡润, 李明寿, 罗利军. 正常与水分胁迫下水稻叶片叶绿素含量的 QTL 分析. 植物生态学报, 2006, 30(3): 479–486.
- [14] WANG Bing, LAN Tao, WU Wei-Ren, LI Wei-Ming. Mapping of QTLs controlling chlorophyll content in rice. *Acta Genet Sin*, 2003, 30(12): 1127–1132.
- 汪斌, 兰涛, 吴为人, 李维明. 水稻叶绿素含量的 QTL 定位. 遗传学报, 2003, 30(12): 1127–1132.
- [15] YANG Quan-Hai, LU Wei, HU Mao-Long, WAN Chun-Ming, ZHANG Rong-Xian, Yano M, WAN Jian-Min. QTL and epistatic interaction underlying leaf chlorophyll and H₂O₂ content variation in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 2003,30(3): 245–250.
- [16] TONG Han-Hua, MEI H an-Wei, YU Xin-Qiao, XU Xiao-Yan, LI Ming-Shou, ZHANG Shan-Qing, LUO Li-Jun. Identification of related QTLs at late developmental stage in rice (*Oryza sativa* L.) under two nitrogen levels. *Acta Genet Sin*, 2006, 33(5): 458–467. [DOI](#)
- [17] SHEN Bo, ZHUANG Jie-Yun, ZHANG Ke-Qin, DAI Wei-Min, LU Ye, FU Li-Qing, DING Jia-Ming, ZHENG Kang-Le. QTL mapping of chlorophyll contents in rice. *Agri Sci China*, 2007, 6(1): 17–24.
- 沈波, 庄杰云, 张克勤, 戴伟民, 鲁烨, 傅丽卿, 丁佳铭, 郑康乐. 中国农业科学, 水稻叶绿素含量的 QTL 定位. 2007, 6(1): 17–24.
- [18] Wang FH, Wang GX, Li XY, Huang JL, Zheng JK. Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.). *J Plant Physiol*, 2008, 165(3): 324–330. [DOI](#)
- [19] CAO Wei-Dong, JIA Ji-Zeng, JIN Ji-Yun. Identification and interaction analysis of QTL for chlorophyll content in wheat seedlings. *Plant Nutr Fertilizer Sci*, 2004, 10(5): 473–478.
- 曹卫冬, 贾继增, 金继运. 不同供氮水平下小麦苗期叶绿素含量的 QTL 及互作研究. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(5): 473–478.
- [20] WANG Chun-Li. QTL mapping of ear traits and the main developing of main agronomy characters in maize [Dissertation]. Zhengzhou: Heinan Agricultural University, 2005.
- 王春丽. 玉米穗部性状及主要农艺性状发育动态的 QTL 定位[学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2005.
- [21] Hoisington D, Khairallah M, Gonzalez D. Laboratory Protocols: CIMMYT Applied Molecular Genetics Laboratory. 2nd ed. CIMMYT, Mexico, DF. 1994, 51.
- [22] Doerge RW, Churchill GA. Permutation tests for multiple loci affecting quantitative character. *Genetics*, 1996, 142(1): 285–294.
- [23] SHEN Bo, ZHUANG Jie-Yun, ZHANG Ke-Qin, DAI Wei-Min, LU Ye, FU Li-Qing, DING Jia-Ming, ZHENG Kang-Le. Analysis of interaction between QTL and environment on chlorophyll contents in rice. *Sci Agri Sin*, 2005, 38(10): 1937–1943.
- 沈波, 庄杰云, 张克勤, 戴伟民, 鲁烨, 傅丽卿, 丁佳铭, 郑康乐. 水稻叶绿素含量的 QTL 及其与环境互作分析. 中国农业科学, 2005, 38(10): 1937–1943.