正常与水分胁迫下水稻叶片叶绿素含量的 QTL 分析

胡颂平^{1 2} 梅捍卫² 邹桂花² 刘鸿艳² 刘国兰²

蔡润¹ 李明寿² 罗利军^{2*}

(1 上海交通大学生命科学技术学院, 上海 200240) (2 上海市农业生物基因中心, 上海 201106)

摘要 随着分子标记技术的发展, 利用不同的遗传群体对叶绿素的分子遗传机理进行了一些探索, 定位了一些控制叶绿素含量的数量性状基因座(Quantitative trait loci, QTL)。该研究着眼于当前干旱严重影响农业生产的形势, 以水稻重组自交系‘珍汕 97B’×‘IRAT109’F₂ 代群体 195 个株系为材料, 在正常与水分胁迫环境下研究叶片叶绿素含量与光合速率的变化及相关性, 定位不同水分条件下影响叶绿素含量的 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。研究表明叶绿素含量与光合速率在正常供水下呈极显著正相关($r = 0.1857^{**}$), 但在干旱下则表现无关($r = 0.0766$)。QTL 定位共检测到 13 个影响叶绿素含量的主效 QTL, 分别位于第 1、2、3、4、5、6、10 染色体; 其中在干旱处理下检测到 6 个, 其联合贡献率为 47.39%, 在正常供水下检测到 7 个, 联合贡献率达 56.19%。检测到显著互作效应位点 16 对; 其中干旱处理下有 4 对显著互作, 联合贡献率为 18.57%, 正常供水下有 12 对显著互作, 联合贡献率达 38.49%。

关键词 重组自交系 叶绿素含量 光合速率 QTL 分析 水稻

ANALYSIS OF QUNATITATIVE TRAIT LOCI FOR CHLOROPHYLL CONTENT IN RICE LEAVES UNDER DROUGHT STRESS

HU Song-Ping^{1 2} MEI Han-Wei² ZOU Gui-Hua² LIU Hong-Yan² LIU Guo-Lan²

CAI Run¹ LI Ming-Shou² and LUO Li-Jun^{2*}

(1 College of Life Science and Biotechnology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200240, China)

(2 Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China)

Abstract With the development of molecular marker techniques, researchers have begun to study the genetic mechanisms that control the chlorophyll content (CC) of plants. Researchers have mapped some of the quantitative trait loci (QTLs) controlling CC in different genetic rice populations. Because drought is the major obstacle to agriculture production, this study was carried out under well water and water stressed conditions to map QTLs affecting CC, and to analyze correlations between the CC and photosynthetic rate (P_n) with a recombinant inbred line (RILs) population. The objective was to provide a theoretical foundation for better understanding the molecular genetic mechanisms of CC under different water conditions, breeding with marker assistance selection, and development of drought tolerant and water saving rice cultivars. A significant positive correlation between CC and P_n ($r = 0.1857^{**}$) was found under normal watering conditions, but there was no significant correlation ($r = 0.0766$) under drought stress. A total of 13 main QTLs related to CC were detected and located on chromosomes 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10. Of these, 6 QTLs were identified under drought stress with an accumulated contribution of 47.39% and 7 QTLs were identified under normal conditions with a total contribution of 56.19%. A total of 16 pairs of digenic interactions were detected including 4 pairs under drought stress with a total contribution of 18.57% and 12 pairs under normal conditions that accounted for 38.49% of the total.

Key words Recombinant inbred lines (RILs), Chlorophyll content (CC), Photosynthetic rate (P_n), Analysis of quantitative trait loci (QTL), Rice (*Oryza sativa*)

叶绿素是水稻叶片进行光合作用的重要物质因子之一, 其含量和组成成分与光合速率有着密切的

关系(Bogorad & Vasil IK, 1991), 因此在水稻的高光效育种中, 叶绿素含量作为重要指标倍受关注。但

收稿日期: 2005-03-15 接受日期: 2005-08-19

基金项目: 国家 973 项目(2004CB117204) 国家 863 项目(2003AA207010) 上海市重大基础研究项目(2005DJ14008) 和美国洛克菲勒基金项

目

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: lijun@sagc.org.cn

是,水稻叶绿素含量为数量性状,在育种实践中对它的选择还存在一定的难度。近年来,随着分子标记技术的迅速发展,定位了大量的数量性状位点,其中涉及对水稻叶片叶绿素含量的研究。吴平和罗安程(1996)、汪斌等(2003)、杨权海等(2003)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,但所得结果不尽一致,而且这些研究都是在水分供应充足的条件下进行的。实际上,目前水稻生产受干旱影响极其严重,特别是生育后期,干旱成为限制植株获得高产的重要因素。本研究立足于在设施条件下考察一个由水稻与旱稻杂交建成的重组自交系群体,调查在正常与水分胁迫下水稻叶片叶绿素含量和光合速率,分析两者在不同水分条件下的相关关系,并通过 QTL 分析进一步了解在不同水分条件下水稻叶片叶绿素含量的分子遗传基础,为水稻高光效育种与节水抗旱稻的高产育种提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

‘珍汕 97B’(粳型水稻品种)× IRAT109(籼型旱稻品种) F_2 重组自交系群体共 195 个株系。

1.2 田间试验

在上海市农业生物基因中心田间抗旱筛选设施中进行。种植方法和水分胁迫方法同文献(刘鸿艳等 2005)。

1.3 测量方法

用日本制造的 SPAD502 微型叶绿素仪测量叶绿素含量,取倒二叶在 9:00~12:00 和 14:00~16:30 进行,每叶测上、中、下 3 个部位,每株系测 3 片叶。叶绿素含量与 SPAD 值的转换依下式: $Y = 0.0996X - 0.15$ (X = 叶绿素仪读数, Y = 叶绿素含量($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$))。用中国农业大学生产的 BAU 光合测定系统测定群体株系叶片的光合速率,取完全展开的倒二叶或剑叶在 9:00~12:00 和 14:00~16:00 进行,每株系每处理测 3 片叶,取平均值。

1.4 图谱构建与主效 QTL、互作位点分析

用 223 个 SSR 标记构建了重组自交系群体的遗传图谱。图谱覆盖了水稻全部 12 条染色体,总长度为 1825.0 cM,标记间平均距离为 8.6 cM。主效 QTL 与互作位点分析方法同文献(刘鸿艳等 2005)。

2 结果与分析

2.1 叶绿素含量的表型与变异

在干旱和正常水分条件下,亲本‘IRAT109’比‘珍汕 97B’叶绿素含量均高(干旱条件下高 $0.28 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$,正常条件下高 $0.24 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$)。两亲本均表现在干旱处理下叶绿素含量降低,亲本‘IRAT109’降低 5.44%;‘珍汕 97B’降低 6.57%,群体叶绿素含量均值则表现在干旱条件下略有增高($0.01 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$)。方差分析表明,群体各株系叶绿素含量在正常与干旱处理间相差不显著(表 1),但在同一处理内各株系间相差则是极显著的(F 值为 7.69^{**})。水稻重组自交系群体叶绿素含量的频率分布在正常和干旱处理下均呈标准正态分布(图 1),群体平均表型值在两处理下均介于双亲之间,变幅范围也都表现双向超亲分离,偏度和峰度均小于 1,表明叶绿素含量是一典型数量性状,受多基因控制,适合于 QTL 作图分析。

2.2 叶绿素含量和光合速率的相关性分析

对水稻重组自交系群体叶片叶绿素含量和其光合速率在不同处理下的观察值进行相关分析发现,正常和水分胁迫下叶片叶绿素含量极显著正相关($r = 0.7667^{**}$),净光合速率表现亦然($r = 0.3477^{**}$),但数值相对较小,说明光合速率比叶绿素含量更易受到水分胁迫的影响。同时,在正常水分条件下叶片光合速率与其叶绿素的含量呈极显著正相关关系($r = 0.1857^{**}$),在干旱处理下则相关不显著($r = 0.0766$);而正常水分条件下叶片光合速率与干旱条件下的叶绿素含量亦呈极显著正相关($r = 0.2852^{**}$),在干旱条件下的叶片光合速率与正常水分条件下的叶绿素含量则呈一定程度的正相关($r = 0.1098$),但相关不显著(表 2)。

2.3 叶绿素含量的 QTL 分析

共检测到与叶绿素含量相关的 QTL 13 个,分布于第 1、2、3、4、5、6、10 染色体(表 3),单个 QTL 可解释的表型变异为 3.54%至 14.53%。正常条件下检测到 7 个 QTL,总共解释表型变异的 56.19%;其中 4 个 QTL($qCC3c$, $qCC3d$, $qCC6b$, $qCC10$)的遗传增效等位基因来自母本‘珍汕 97B’,加性效应变幅为 $-0.08 \sim -0.11 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$;另 3 个 QTL($qCC2b$, $qCC4b$, $qCC6a$)的遗传增效等位基因来自父本‘IRAT109’,加性效应变幅为 $0.05 \sim 0.07 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$ 。水分胁迫下检测到 6 个 QTL,共解释表型变异的 47.39%;其中 4 个 QTL($qCC1$, $qCC2a$, $qCC4a$, $qCC5$)的遗传增效等位基因来自父本‘IRAT109’,加性效应变幅为 $0.07 \sim 0.13 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2}$;另 2 个 QTL($qCC3a$, $qCC3b$)的遗传增效等位基因来自母本‘珍汕 97B’,加性效应变

表 1 亲本及群体的叶绿素含量表型值分布特征
Table 1 Phenotypic values of the chlorophyll content of parents and RIL population

处理 Treatments	‘IRAT109’		‘珍汕 97B’ ‘Zhenshan97B’		重组自交系 Recombinant inbred lines (RILs)		
	均值 Mean ± SD	均值 Mean ± SD	范围 Range	均值 Mean ± SD	峰度 Peak	偏度 Skewness	F 值 F value
N	4.96 ± 0.10	4.72 ± 0.18	3.83 ~ 5.52	4.61 ± 0.32	0.05	0.15	0.45
S	4.69 ± 0.13	4.41 ± 0.10	3.90 ~ 5.69	4.62 ± 0.32	0.13	0.33	

N :正常处理 Normal treatment S :干旱胁迫处理 Drought stress treatment

图 1 重组自交系群体的叶绿素含量在不同水分处理下的频率分布

Fig.1 Frequency distributions of chlorophyll content in RILs under different water treatments
S-CC :干旱胁迫下的叶绿素含量 Chlorophyll content of rice leaves in drought stress N-CC :正常条件下的叶绿素含量 Chlorophyll content of rice leaves in normal condition S-*P_n* :干旱胁迫下的光合速率 Photosynthesis of rice leaves in drought stress

表 2 水稻叶片叶绿素含量与净光合速率的相关分析
Table 2 The correlations between leaf chlorophyll content and net photosynthetic rate

性状 Traits	正常条件下 光合速率 N- <i>P_n</i>	干旱胁迫下 叶绿素含量 S-CC	正常条件下 叶绿素含量 N-CC
S- <i>P_n</i>	0.347 7 **	0.076 6	0.109 8
N- <i>P_n</i>		0.285 2 **	0.185 7 **
S-CC			0.766 7 **

N-*P_n* :Photosynthesis of rice leaves in normal condition S-*P_n* ,S-CC ,
N-CC :同图 1 See Fig.1

幅为 -0.09 ~ -0.10 mg·dm⁻²。在第 2、3、4 染色体的相邻区间分别检测在水、旱两种条件下影响叶绿素含量的主效 QTL :RM438-*qCC2a*-RM424-*qCC2b*-RM561 , RM132-*qCC3a*-RM22-*qCC3c*-RM231 , RM255-*qCC4b*-RM349-*qCC4a*-RM127。而 *qCC3d* , *qCC6a* , *qCC6b* , *qCC10* 只能在正常条件下检测到 ,*qCC1* , *qCC3b* , *qCC5* 则只能在干旱条件下检测到(图 2)。

2.4 上位性效应分析

共检测到 16 对互作位点与水稻叶片叶绿素含量相关(表 4) ,这些互作位点涉及了除第 10 染色体外的 11 条染色体。

在正常条件下检测到 12 对显著互作 ,互作区间分别位于 10 条染色体(第 1、2、3、4、5、7、8、9、11、12 染色体) ;其中 6 对为负效应 ,每对减效值在 0.551 ~ 0.090 mg·dm⁻² ;6 对为正效应 ,每对增效值在 0.061 ~ 0.081 mg·dm⁻²。互作位点的单独贡献率变幅为 1.87% ~ 4.26% ,总贡献率达 38.49%。

干旱条件处理下检测到 4 对显著互作 ,互作位点分别位于 8 条染色体(第 1、2、4、5、6、7、8、12 染色体) ;其中 3 对为负效应 ,每对减效值在 0.082 ~ 0.091 mg·dm⁻² ;1 对为正效应 ,增效值为 0.089 mg·dm⁻²。互作位点的单独贡献率变幅为 4.11% ~ 5.04% ,其总贡献率为 18.57%。

有 2 个主效 QTL 参与互作 ,即干旱环境下检测到的 *qCC2a* (RM438-RM424) 和 *qCC4a* (RM349-RM127) 分别参与了两对互作影响正常条件下的 CC

表 3 水稻 珍汕 97B '×' IRAT109 群体中检测到的叶片叶绿素含量 QTLs
Table 3 QTLs for leaf chlorophyll content detected in rice RI('Zhenshan 97B '×' IRAT109 ')population

数量性状位点 QTLs	处理 Treatments	染色体 Chromosome	标记区间 Marker intervals	LOD 值 LOD values	贡献率 PVE(%)	加性效应 Additive	概率 p
qCC1	S	1	RM443-RM297	4.56	6.46	0.083 2	<0.000 1
qCC2a	S	2	RM438-RM424	2.69	4.81	0.071 8	0.000 4
qCC3a	S	3	RM132-RM22	5.02	8.26	-0.094 1	<0.000 1
qCC3b	S	3	RM520-RM571	5.43	9.35	-0.100 1	<0.000 1
qCC4a	S	4	RM349-RM127	2.13	3.98	0.065 3	0.001 7
qCC5	S	5	RM153-RM507	5.94	14.53	0.124 8	<0.000 1
qCC2b	N	2	RM424-RM561	2.31	3.54	0.052 7	0.001 1
qCC3c	N	3	RM22-RM231	7.92	13.95	-0.104 6	<0.000 1
qCC3d	N	3	RM426-RM203	5.65	10.51	-0.090 8	<0.000 1
qCC4b	N	4	RM255-RM349	2.85	5.31	0.064 5	0.000 3
qCC6a	N	6	RM549-RM539	4.00	6.39	0.070 8	<0.000 1
qCC6b	N	6	RM3-RM162	4.51	9.26	-0.085 2	<0.000 1
qCC10	N	10	RM271-RM269	3.02	7.23	-0.075 3	0.000 2

N , S : 同表 1 See Table 1

◀: 干旱胁迫下的叶绿素含量 QTL QTL for CC of rice leaves in drought stress
◀: 正常条件下的叶绿素含量 QTL QTL for CC of rice leaves in normal condition

图 2 不同水分处理下重组自交系群体中检测到的叶绿素含量 QTLs
Fig.2 QTLs for CC detected in RILs population under different water treatments

表现 ,同时 16 对互作位点形成了比较复杂的遗传关系网络 ,由此可见叶绿素的分子遗传基础是复杂的。

3 讨 论

前人对叶绿素组成、合成代谢途径、在细胞中所处的位置及其功能等已有叶绿素有大量的研究和明

确的认识(蒋明义等 ,1994 ;Alberte *et al.* ,1977 ;Xu *et al.* ,2000 ;Tuinstra *et al.* ,1997 ;刘贞琦等 ,1984 ;孟军等 ,2001 ;Shigesaburo ,1972 ;刘彦卓等 ,2000 ;Mayak ,1978)。近年来 ,随着分子标记技术的发展 ,科学工作者对叶绿素的分子遗传机理也进行了一定的探索 ,在不同遗传群体和环境已定位了一些控制

表 4 RILs 群体叶片叶绿素含量的上位性效应分析
Table 4 Epistasis loci associated with leaf chlorophyll content detected in RILs population

处理 Treatments	区间 Interval (i)	染色体 Chromosome	区间 Interval (j)	染色体 Chromosome	LOD 值 LOD values	贡献率 PVE(%)	上位效应 AAij	概率 p
S	RM476A – RM220	1	RM134 – RM420	7	3.64	5.04	– 0.089 8	0.000 1
S	RM492 – RM145	2	RM255 – RM349	4	4.78	4.53	– 0.081 8	0.000 3
S	RM122 – RM153	5	RM337 – RM407	8	9.13	4.11	– 0.090 5	< 0.000 1
S	RM585 – RM111	6	RM179 – RM277	12	3.83	4.89	0.088 5	0.000 1
N	RM486 – RM237	1	RM349 – RM127	4	5.32	2.77	– 0.060 2	0.000 5
N	RM297 – RM302	1	RM442 – RM85	3	4.78	2.46	0.074 0	< 0.000 1
N	RM476B – RM315	1	RM477 – RM264	8	3.70	3.18	0.068 1	0.000 1
N	RM438 – RM424	2	RM13 – RM548	5	2.45	2.31	0.056 7	0.001 3
N	RM525 – RM318	2	RM261 – RM471	4	4.77	2.96	– 0.060 8	0.000 2
N	RM514 – RM442	3	RM507 – RM13	5	2.30	4.26	– 0.055 1	0.002 4
N	RM442 – RM85	3	RM459 – RM161	5	4.21	4.26	0.079 9	< 0.000 1
N	RM261 – RM471	4	RM536 – RM287	11	4.44	3.29	0.081 2	< 0.000 1
N	RM471 – RM119	4	RM19 – RM453	12	4.29	3.42	– 0.072 4	< 0.000 1
N	RM274 – RM480	5	RM245 – RM205	9	5.37	1.87	– 0.056 0	0.000 3
N	RM455 – RM351	7	RM463 – RM235	12	4.17	3.59	0.072 8	0.001 0
N	RM515 – RM284	8	RN287 – RM209	11	5.37	4.12	– 0.090 2	< 0.000 1

N S：同表 1 See Table 1

叶绿素含量的 QTL(吴平和罗安程 ,1996 ;Tuinstra *et al.* ,1997 ;Devos & Gale ,1997 ;杨权海等 ,2003 ;汪斌等 ,2003 ;Xu *et al.* ,2000)。本研究着眼于当前干旱和水危机加剧的形势 ,开展了在正常与水分胁迫环境下研究叶片叶绿素含量与光合速率的变化及相关性 ,及不同水分条件下水稻叶片叶绿素含量 QTL 的研究 ,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实践依据。

3.1 正常与水分胁迫条件下的叶绿素含量变化

蒋明义等(1994)在研究渗透胁迫下水稻幼苗中叶绿素降解情况后认为 :水分胁迫可导致叶绿素含量降低 ,随着胁迫强度的增加和时间的延长 ,叶绿素降解加剧 ,降解原因主要是活性氧、过氧化氢及丙二醛含量增加 ,抗氧化剂如抗坏血酸、还原型谷胱甘肽及胡萝卜素含量下降 ,从而导致叶绿素蛋白复合体功能受到损伤。Alberte 等(1977)也认为 :水分胁迫下叶绿素含量降低的主要原因是叶绿体片层中捕光叶绿素 a/b-脯氨酸复合体合成受到抑制 ,活性氧清除剂还原型谷胱甘肽、维生素 E 及甘露醇能明显抑制叶绿素的氧化分解 ,活性氧、丙二醛则可加速叶绿素的分解。从本研究的叶绿素含量变化情况来看 ,在干旱胁迫下 ,亲本‘ IRAT109 ’和‘ 珍汕 97B ’叶绿素含量均下降 ,降幅分别为 5.44% 和 6.57% ,旱稻品种‘ IRAT109 ’叶绿素含量降幅比水稻品种‘ 珍汕

97B ’要低 1.13% ,说明旱稻品种比非旱稻品种在干旱条件下叶绿素降解要慢 ,从而能更好地进行光合作用而获得高产。但是 ,群体中叶绿素含量变化则不尽一致 :一是处理间叶绿素含量差异不显著 ,而群体各株系间差异则极显著 ,这表明水稻群体叶片叶绿素含量受遗传因素影响较大 ,受环境因素影响相对较小 ;二是在干旱胁迫下的叶绿素含量变幅范围及均值要略高于正常供水条件(表 1)。田间观察亦发现有些株系在干旱下由于生长变慢 ,叶片变小 ,叶色却加深的现象。出现这种现象可能与该群体的特殊性有关。该群体是一个抗旱群体 ,其亲本之一是抗旱性较强的‘ IRAT109 ’ ,其后代有相当一部分(45%)表现在干旱胁迫下叶绿素含量稳定 ,甚至比水分供应正常情况下还高。该群体 195 个株系中 ,有 88 个株系(45%)在正常水分下的叶绿素含量低于干旱胁迫下的叶绿素含量 ,另 107 个株系(55%)在正常水分下的叶绿素含量高于干旱胁迫下的叶绿素含量。

3.2 有关叶绿素含量的 QTL 及其互作位点的关系与应用

近年来 ,一些科学工作者利用不同的水稻遗传群体在不同的条件下对叶绿素含量进行了 QTL 定位(表 5) ,吴平和罗安程(1996)等在氮素胁迫条件下利用粳稻‘ Palawan ’×‘ 籼稻 IR42 ’所构建的 F2 群体将叶绿素 QTL 定位于第 2、4、7 染色体上 ,并在第

表 5 不同群体水稻叶片叶绿素含量 QTL 定位情况比较
Table 5 Comparison of CC's QTLs in different rice populations

群体 Populations	标记方法 Marker types	主效 QTL(个) Major QTLs	所在染色体 Chromosome	互作位点(对) Epistatic loci	所在染色体 Chromosome	文献 Reference
RI(‘ 珍汕 97B (‘ Zhenshan 97B ’)×‘ IRAT109 ’)F ₉	SSR	13	1 2 3 4 5 6 ,10	16	1 2 3 4 5 6 7 8 9 ,11 ,12	本研究 2005 This study , 2005
RI(‘ Acc8558 ’×‘ H359 ’)F ₁₀	RFLP/AFLP	6	1 4 ,11	—	—	汪斌等 2003 Wang <i>et al.</i> , 2003
BIL(‘ 日本晴 (‘ Nipponbare ’) / ‘ Kasalath ’ / ‘ 日本晴 ’ (‘ Nipponbare ’))F ₉	RFLP	5	1 2 , 3 ,10	2	2 6 ,12	杨权海等 2003 Yang <i>et al.</i> , 2003
F ₂ (‘ Palawan ’ / IR42 ’)	RFLP	3	2 4 7	1	9 ,10	吴平和罗安程 , 1996 Wu & Luo , 1996

BIL :回交自交系 Backcross inbred lines

9、10 染色体间检测到一对互作位点。杨权海等 (2003)也利用‘日本晴’/‘Kasalath’/‘日本晴’所构建的回交重组自交系 F₉ 群体检测到 5 个叶绿素含量 QTL ,分别位于第 1、2、3、10 染色体上 ,同时 在第 2、6、12 染色体上发现 2 对互作位点 ,进一步研究了水稻叶片叶绿素含量的遗传规律。

汪斌等(2003)利用两个籼稻品种‘Acc8558’×‘H359’构建的重组自交系 F₁₀ 群体将叶绿素主要组分叶绿素 a 和叶绿素 b 进行了定位 ,结果是两个组分各检测到 6 个 QTL ,其中 5 对 QTL 完全相同 ,只有 *qchlA1b* 与 *qchlB11* 不同 ,这些 QTL 分布在第 1、4、11 染色体上。两个组分的 QTL 如此相同的原因主要是叶绿素 b 是由叶绿素 a 演化而来的 ,它们的生物合成是从谷氨酸或 α—酮戊二酸开始 ,经一系列复杂的步骤形成叶绿素 a ,再生成叶绿素 b。所以研究叶绿素总量而不区别叶绿素 a、b 的方法也是可取的。比较该结果与前二者的定位情况 ,各有一个 QTL 位置相近 ,即吴平和罗安程(1996)报道的第 4 染色体上 RG143/RG329 和杨权海等(2003)报道的第 1 染色体上的 *qchl1a*(C86-813)分别与汪斌等(2003)报道的第 4 染色体上的 *qchlA4b*(Xpsr901-Y8026L)和第 1 染色体上的 *qchlA1b*(C30-G1184a)位置相近 ,但各研究间无一个叶绿素含量 QTL 完全相同 ,可见叶绿素含量的 QTL 在不同的群体和环境 中表现是不同的 ,其分子遗传机制是复杂的。

本研究在干旱与正常供水两种条件下 ,共检测到 13 个主效 QTL 与叶绿素含量有关 ,涉及 7 条染色体(第 1~6、10 染色体) ;16 对互作 QTL 涉及除第 10 染色体外的 11 条染色体。与已有定位结果相比 ,本研究所定位的 *qCC1*(RM443-RM297)与汪斌等(2003)报道的 *qchlA1d*(Xpsrpsr72a-Xpsr754) 、*qchlB1c*

(Xpsrpsr72a-Xpsr754)在第 1 染色体上的位置 ,*qCC2a* (RM438-RM424) 、*qCC2b* (RM424-RM561)与吴平和罗安程(1996)报道的 QTL (RZ58-RG102)及杨权海等(2003)报道的 *qchl2b*(R26-C499)在第 2 染色体上的位置 ,*qCC4a*(RM349-RM127) 、*qCC4b*(RM255-RM349)与汪斌等(2003)报道的 *qchlA4b*(Xpsr901-Y8026L) 、*qchlB4b*(Xpsr901-Y8026L)在第 4 染色体上的位置分别相近。尤其本研究在第 1、4 染色体上所定位的结果与汪斌在同样染色体上所定位的结果很相近。Xu 等(2000)在高粱中也定位了 3 个在干旱胁迫下的叶绿素含量的 QTL ,其位置分别与 Tuinstra 等(1997)在 高粱中定位的“持绿”QTL 相近(在连锁群 G 和 B 上) ;比较基因组研究表明(Devos & Gale , 1997)高粱的 G 和 B 连锁群分别对应于水稻的第 1 和第 4 染色体。此外 ,本研究中包含主效 QTL 的第 2 染色体和第 4 染色体的标记区间 RM438-RM424 和 RM349-RM127 其互作效应也达到显著 ,第 4 染色体上标记区间 RM261-RM471 参与了两对显著互作。综合以上情况 ,水稻的第 1、2、4 染色体在叶绿素含量的遗传控制上起重要作用 ,对位于这些染色体上的 QTL 可作进一步的精细定位 ,并在改良光合性状的育种上进行分子标记辅助育种 ,直接为生产服务。

本研究互作分析表明部分遗传因子在有水和缺水两种条件下都参与决定叶片叶绿素含量 ,但其作用效应和方式有所不同。如分别有位于第 2 和第 4 染色体上的两个主效 QTL (*qCC2a* 、*qCC4a*)参与互作影响叶绿素的性状表现。这两个 QTL 都是在干旱条件下检测到的 ,在有水条件下未能检测到两者对性状的显著作用效应 ,但其互作效应达到显著。另外 ,本研究在干旱条件下检测到的主效 QTL 和互作位点均少于有水条件下检测到的位点 ,这可能在一

定程度上从遗传角度解释了植株在干旱逆境下生长受到抑制。即在正常条件下,叶绿素含量与植株光合速率正相关,植物进行正常营养生长,各代谢通路开放,正常生长相关基因都能表达,而在干旱逆境下,一些正常代谢途径被关闭,相关基因不能正常表达,导致植株生长受到抑制。

3.3 关于水稻叶片叶绿素含量与光合速率的关系

关于水稻叶片叶绿素含量与光合速率的关系国内外开展了大量的研究(刘贞琦等,1984;孟军等,2001;Shigesaburo,1972;刘彦卓等,2000;Mayak,1978;王永锐,1995;陈温福等,1995)。刘贞琦等(1984)在研究了不同水稻品种的叶绿素总量与净光合速率的关系后认为它们是显著正相关的,其相关性在强光下比弱光下大些,同时提出在辐射能量低的地区,选育叶绿素总量较高,叶绿素 a/b 比值较低的品种较好。孟军等(2001)在研究 59 个水稻品种剑叶净光合速率与其叶绿素含量的关系后认为:叶绿素各组分及叶绿素 a/b 比值均存在显著的品种间差异,总叶绿素含量、叶绿素 a 含量与剑叶净光合速率显著正相关,叶绿素 b 含量与剑叶净光合速率的正相关关系接近显著水平,而叶绿素 a/b 比值与剑叶净光合速率无关。Shigesaburo(1972)的研究也认为水稻叶绿素含量与光合速率之间呈显著正相关关系。但也有研究持不同的看法:刘彦卓等(2000)在研究 5 个高产水稻品种(组合)的顶叶饱和光合速率和叶绿素含量的情况后认为:叶绿素含量可能只是水稻对光强适应性或氮素营养的标志,并不总是与饱和光合速率保持一致。因为在经济器官形成和充实期内,品种的顶叶饱和光合速率下降而叶绿素含量保持较高的水平,二者变化并不一致。Mayak(1978)认为水稻光合速率和叶绿素含量在不同生态型间差异大,水稻耐荫品种的叶绿素 b 含量丰富,适应于弱光下生长。本研究通过分析正常供水与干旱胁迫下水稻重组自交系群体及亲本的叶绿素含量与其光合速率的关系后认为:水稻叶片光合速率只在正常水分供应条件下才与叶绿素含量呈显著正相关关系,在干旱胁迫下则无关。虽然这一结果有待于进一步验证,但仔细分析光合作用正常进行的条件,其可能原因是植物的光合作用本身就是叶绿素在适当的温度、光照条件下捕获光能,将二氧化碳和水化合成碳水化合物并贮存光能的过程。若水分供应受到限制(如干旱胁迫),测叶绿素含量再高,光照再强也不可能正常进行光合作用,而且干旱还影响到许多其它的生理生化过程,因此,水稻叶片光合速率在干旱条

件下与叶绿素含量呈不相关关系。

参 考 文 献

- Alberte RS, Thornber JP, Fiscus EL (1977). Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Plant Physiology*, 59, 351 – 353.
- Bogorad L, Vasil IK (1991). *The Photosynthetic Apparatus*. Academic Press Inc, California, 302 – 321.
- Chen WF (陈温福), Xu ZJ (徐正进), Zhang LB (张龙步) (1995). *Physiological Bases of Super High Yield Breeding in Rice* (水稻超高产育种生理基础). Liaoning Science and Technology Publishing Company, Shenyang, 87 – 156. (in Chinese)
- Devos KM, Gale MD (1997). Comparative genetics in the grasses. *Plant Molecular Biology*, 35, 3 – 15.
- Jiang MY (蒋明义), Yang WY (杨文英), Xu J (徐江), Chen QY (陈巧云) (1994). Active oxygen damage effect of chlorophyll degradation in rice seedlings under osmotic stress. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 36, 289 – 295. (in Chinese with English abstract)
- Liu HY (刘鸿艳), Zou GH (邹桂花), Liu GL (刘国兰), Hu SP (胡颂平), Li MS (李明寿), Yu XQ (余新桥), Mei HW (梅捍卫), Luo LJ (罗利军) (2005). Studies on the QTL locating of CT, LWP and SF in rice under water ladder and the correlation of them. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 50, 130 – 139.
- Liu ZQ (刘贞琦), Liu ZY (刘振业), Ma DT (马达腾) (1984). Study on the relations between the chlorophyll content of rice and its photosynthetic rate. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 10, 55 – 61. (in Chinese with English abstract)
- Liu YZ (刘彦卓), Huang NR (黄农荣), Huang QM (黄秋妹), Chen ZM (陈钊明), Liu B (刘斌), Liang ZY (梁祖扬), Qiu RH (邱润恒), Zhang X (张旭) (2000). Study on the photosynthetic rate of high-yielding rice varieties of late season and chlorophyll content. *Guangdong Agricultural Science* (广东农业科学), 1, 2 – 4. (in Chinese with English abstract)
- Mayak SK (1978). *Effect of Photosynthetic Intensity and Quality to Photosynthetic Efficiency in Rice, High Photosynthetic Efficiency and High Production of Crop*. Chongqing Branch of Science and Technology Literature Publishing Company, Chongqing, 146 – 148.
- Meng J (孟军), Chen WF (陈温福), Xu ZJ (徐正进), Li LX (李磊鑫), Zhou SQ (周淑清) (2001). Study on photosynthetic rate and chlorophyll content. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 32, 247 – 249. (in Chinese with English abstract)
- Shigesaburo T (1972). Photosynthetic efficiency in rice and wheat. *Rice Breeding*. International Rice Research Institute, Manila, Philippines, 471 – 479.
- Tuinstra MR, Grote EM, Goldsbrough PB, Goldsbrough PB, Ejeta G (1997). Genetic analysis of post-flowering drought tolerance

and components of grain development in *Sorghum bicolor* L. Moench. *Molecular Breeding*, 123, 439 – 448.

Wang B (汪斌), Lan T (兰涛), Wu WR (吴为人), Li WM (李维明) (2003). Mapping of QTLs controlling chlorophyll content in rice. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 30, 1127 – 1132. (in Chinese with English abstract)

Wang YR (王永锐) (1995). *Physiological Breeding in Rice* (水稻生理育种). Beijing Science and Technology Literature Publishing Company, Beijing, 23 – 44. (in Chinese)

Wu P (吴平), Luo AC (罗安程) (1996). Investigation on genetic background of leaf chlorophyll content variation in rice under nitrogen stressed condition via molecular markers. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 23, 431 – 438. (in Chinese with English abstract)

Xu W, Subudhi PK, Crasta OR, Rosenow DT, Mullet JE, Nguyen HT (2000). Molecular mapping of QTLs conferring stay-green in grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Genome*, 43, 461 – 469.

Yang QH (杨权海), Lu W (陆巍), Hu ML (胡茂龙), Wang CM (王春明), Zhang RX (张荣铎), Yano M, Wan JM (万建民) (2003). QTL and epistatic interaction underlying leaf chlorophyll and H₂O₂ content variation in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 30, 245 – 250. (in Chinese with English abstract)

责任编辑 : 骆世明 责任编辑 : 张丽赫