

# 大豆光合性状 QTL 的初步定位

崔世友<sup>1,2</sup>, 喻德跃<sup>1</sup>

(1. 南京农业大学国家大豆改良中心, 南京 210095; 2. 江苏沿江地区农科所, 南通 226541)

**摘要** 光合速率的提高对大豆产量改良具有重要作用。本研究利用波高和南农 94-156 杂交所构建的 RIL 群体对 4 个光合性状 QTL 进行了初步定位。结果表明, 大豆籽粒与光合速率间存在微弱的正相关, 而 4 个光合性状间除光合速率与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度外均为极显著的正相关。分别检测到 1、2、1 和 2 个 QTL 位点与光合速率(O 连锁群)、气孔导度(A1 和 D1b+W 连锁群)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(G 连锁群)和蒸腾速率(H 和 M 连锁群)有关, 相互间均不共位, 前 3 个 QTL 解释的表型变异略低于 10%, 而后 3 个 QTL 可解释表型变异的 10% 以上。

**关键词** 大豆; 光合性状; 数量性状位点(QTL); 重组自交系(RIL)

**中图分类号** S 565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2007)01-0006-05

## QTL MAPPING OF PHOTOSYNTHETIC TRAITS IN SOYBEAN [*GLYCINE MAX* (L.)]

CUI Shi-you<sup>1,2</sup>, YU De-yue<sup>1</sup>

(1. *National Center for Soybean Improvement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095*;  
2. *Jiangsu Yanjiang Institute of Agricultural Sciences, Nantong 226541*)

**Abstract** The increase of photosynthesis rate is important to improve yield in crop plants such as soybean. In the present investigation, a set of RIL population derived from the cross of Bogao and Nannong 94-156 was used to identify QTLs associated with photosynthetic traits including photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration and transpiration rate, and correlation among seed yield and photosynthetic traits were also conducted. The primary results indicated that one, two, one and two QTLs were detected to be associated with photosynthetic traits including photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration and transpiration rate and mapped to LG-O, A1 and D1b+W, G, H and M, respectively. Each QTL explained 8.0%~21.5% of phenotypic variation. No QTLs co-located each other. Correlation analysis showed there was lower relationship between seed yield and photosynthetic rate, significant and positive correlations were observed among four photosynthetic traits except that of between photosynthetic rate and intercellular CO<sub>2</sub> concentration.

**Key words** Soybean; Photosynthetic traits; Quantitative trait loci (QTL); Recombinant inbred line (RIL)

收稿日期: 2006-07-26

基金项目: 国家重点基础研究发展规划“973 规划”项目(2004CB117206); 国家自然科学基金重大项目(30490250); 江苏省自然科学基金(BK2004045)

作者简介: 崔世友(1964-), 男, 博士, 副研究员, 主要从事分子遗传与植物育种研究。E-mail: cuisy198@yahoo.com.cn

通讯作者: 喻德跃博士, 教授, 博士生导师。E-mail: dyyu@njau.edu.cn

大豆产量与光合速率间存在密切的关系,较多的研究均表明在大豆产量改良中光合速率也同样得到改良,Ojima 报道日本高产大豆的育种和选择导致品种具有较大的叶片光合速率<sup>[1]</sup>。Buttery 和 Buzzell 测定了 30 年间加拿大育成和推广的 21 个品种,结果表明产量和其它农艺性状的选择将导致较小的叶面积和较高的光合效率(净同化率)<sup>[2]</sup>。Morrison 等的研究表明在加拿大随着大豆产量的改良,光合速率也出现了同步的改良趋势,每年增加 0.52%,气孔导度每年增加 0.48%,叶绿素 a+b 含量增加不显著<sup>[3]</sup>。但 Larson 选择跨度 50 年的 7 个品种,没有发现叶片光合速率与产量间存在明显的相关<sup>[4]</sup>。

大量的生理性状都是数量性状,数量遗传学可描述连续表型分布的特性,估测影响一个性状的位点数,平均基因效应,以及数量性状位点(QTL)与环境间的互作<sup>[5]</sup>。小麦和豌豆的光合活性主要由基因的加性效应所决定<sup>[6,7]</sup>,豌豆的叶绿素含量、气孔阻力和 Rubisco 活性也主要由加性效应控制<sup>[6]</sup>。

QTL 检测的基础是利用统计学方法在自然的或人工控制的分离群体中将所测定的表现型的变异与标记基因型联系起来,因为对植物育种有直接利用价值,农艺性状如作物产量 QTL 研究得最多。近年来,已经鉴定了大量的生理和耐性性状的 QTL:比叶重和叶面积<sup>[8,10]</sup>、水分利用率<sup>[8,11]</sup>、耐低磷<sup>[12]</sup>、耐盐<sup>[13]</sup>和耐涝<sup>[14]</sup>。本研究利用一套重组自交系群体检测与光合性状有关的 QTL,并对大豆籽粒产量与光合性状间的相关进行初步分析。

1 材料与方法

1.1 植物材料与连锁图谱构建

表 1 大豆 RIL 群体 4 个光合性状的统计分析(SD:标准差)

Table 1 General statistics for four photosynthetic traits of RI lines and their parents

性状 Traits	RIL 群体 RIL population			亲本 Parents (±SD)	
	±SD	幅度 Range	偏度 Skewness	母本 Female	父本 Male
光合速率 Photosynthetic rate	20.9±2.5	13.3—25.8	—0.87	25.7	19.3
气孔导度 Stomatal conductance	0.620±0.150	0.250—1.060	—0.003	0.805	0.601
胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration	249.0±11.5	217.3—270.3	0.0007	251	241
蒸腾速率 Transpiration rate	10.6±1.6	6.2—13.4	—0.35	12.1	10.3

植物材料 本研究所用 RIL 群体来自波高与南农 94-156 组合,包括 151 个 F<sub>7:10</sub> 家系。该 RIL 群体为国家大豆改良中心通过单粒传法(SSD)培育而成。

遗传图谱构建 MAPMAKER/EXP VER. 3.0 程序用于分析标记间的距离,其参数包括 Kosambi 函数、连锁标准为 LOD 值大于 3.0 和最大遗传距离为 37.2 cM。错误检测概率水平定为 p<5%。连锁群根据 Cregan 等所构建的通用图谱取名。所构建的连锁图谱包括 231 个 SSRs、13 个 EST-SSRs、3 个形态标记:花色(*W*)、曲茎(*sb*)和有限生长习性(*dt1*)和 1 个基因(*leafy*),图谱覆盖 3111.2cM,标记间平均距离 12.5cM。

1.2 性状鉴定及数据纪录

2005 年在南京农业大学江浦试验站种植 RIL 群体及其亲本,随机区组设计,3 行小区,每行留苗 15 株,小区面积 3m<sup>2</sup>,重复 4 次。在 R<sub>6</sub> 期利用 LI-6400 进行光合作用有关性状的测定,因光合作用的测定结果受气候影响的大,而在 R<sub>6</sub> 期多阴天,故仅在唯一的一个晴天(9 月 20 日)随机选择一个重复中的 95 个家系,测定到三叶中叶,每家系测 3 株。所测定的 4 个性状为光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和蒸腾速率。

1.3 统计和 QTL 分析

本研究利用 Cartographer V. 2.5 (Wang 等, 2005: <http://statgen. ncsu. edu/qtlcart/WQTL-Cart. htm>)进行 QTL 定位。在定位过程中使用复合区间作图(CIM)法,为精确确定显著的 QTL,通过排列试验法<sup>[15]</sup>确定每个性状 LOD 值的阈值,1000 次排列,显著水平定为 0.05。置信区间根据 LOD 值的峰值两侧各下降 1 个 LOD 值而确定。

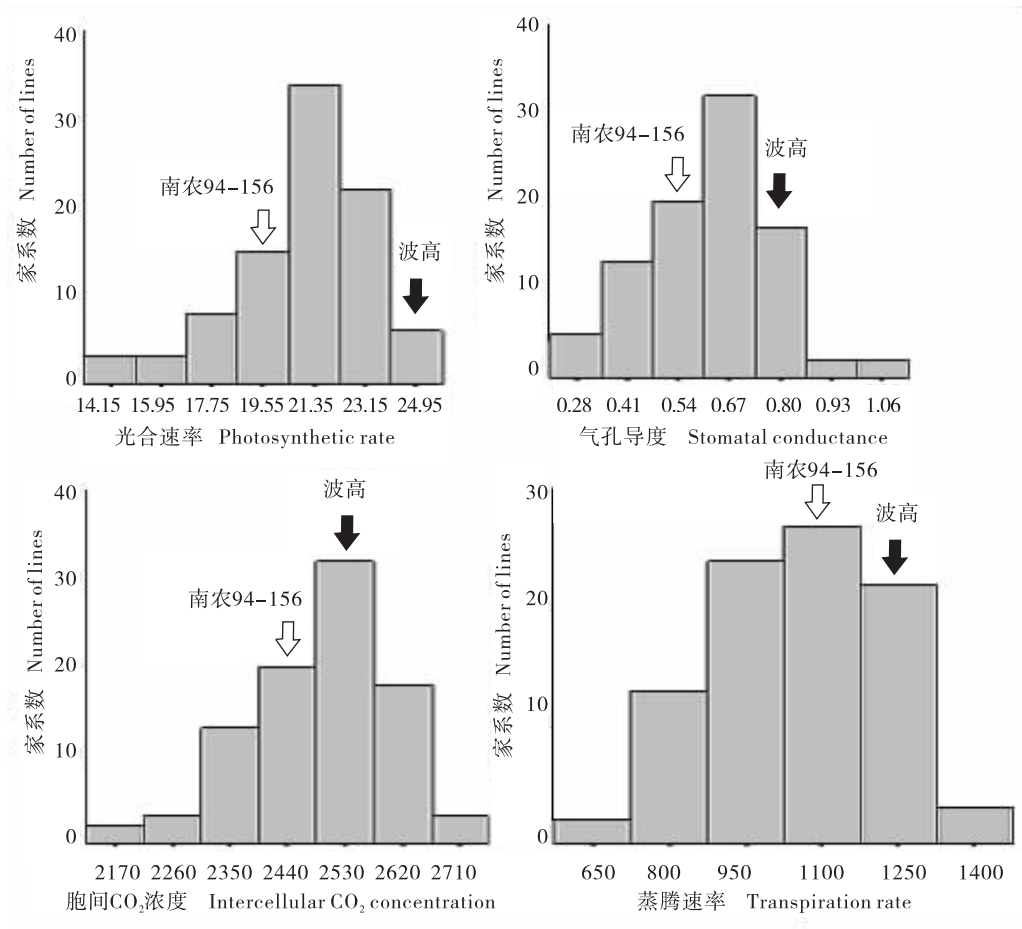


图 1 大豆 RIL 群体的光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和蒸腾速率频率分布

Fig. 1 Frequency distribution of photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration and transpiration rate for a set of RIL population in soybean

2 结果

2.1 光合性状表型变异

通过对随机测定的 95 个家系的分析(表 1,图

1),4 个主要的光合性状变异幅度较大,其分布基本为正态分布,从而可以认为这些性状表现为数量遗传特性。

2.2 光合性状间的相关

表 2 大豆籽粒产量与光合性状间的相关

Table 2 Correlation analysis among seed yield and photosynthetic traits

性状 Traits	籽粒产量 Seed yield	光合速率 Photosynthetic rate	气孔导度 Stomatal conductance	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration
光合速率 Photosynthetic rate	0.167			
气孔导度 Stomatal conductance	0.120	0.795**		
胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO <sub>2</sub> concentration	-0.202*	0.130	0.590**	
蒸腾速率 Transpiration rate	0.113	0.717**	0.915**	0.648**

相关分析(表 2)表明籽粒产量与 4 个光合性状间的相关程度很低,与光合速率气孔导度和蒸腾速率间存在微弱的正相关,与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度存在一定

程度的负相关,刚达显著水平。4 个光合性状间均存在正相关,其中光合速率与气孔导度、蒸腾速率,气孔导度与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、蒸腾速率,胞间 CO<sub>2</sub> 浓

度与蒸腾速率间的相关系数均达极显著水平;而光合速率与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度间的相关程度很低。

2.3 光合性状 QTL 的定位

利用复合区间作图法(CIM)对大豆 RIL 群体的 4 个光合性状进行了初步定位,通过排列组合法所获得的光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和蒸

腾速率的 LOD 值阈值分别为 2.9、3.5、3.9 和 4.1。在 QTL 检测中无一个 LOD 峰值达到阈值,从而人为地将 LOD 值阈值设定为 2.5,如无 LOD 峰值超过 2.5,则降为 2.0,以检测可能存在的 QTL(表 3)。初步结果表明分别在 O 和 G 连锁群上将检测到一个可能的 QTL 与光合速率和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度有关,在

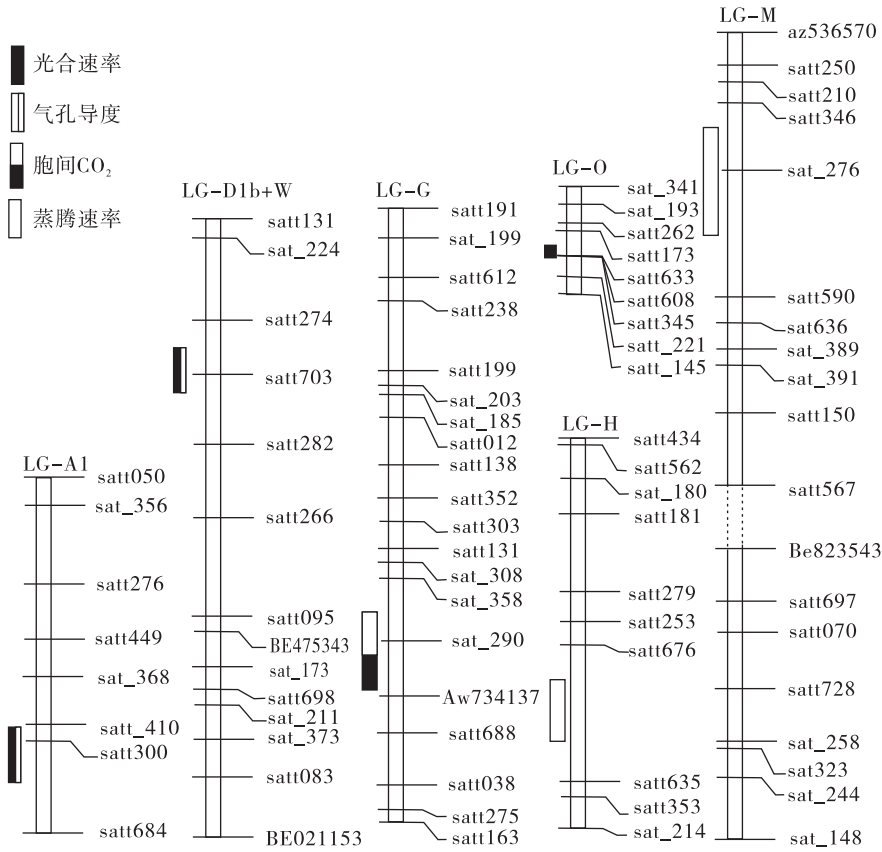


图 2 与大豆光合性状有关的 QTL 在大豆连锁群中的位置

Fig. 2 Location of QTLs related with photosynthetic traits in soybean

表 3 利用 CIM 法定位大豆光合性状的 QTL

Table 3 QTLs analysis of photosynthetic traits in soybean by using CIM method

性状 Traits	QTL	连锁群 Linkage group	标记或区间 Marker or interval	LOD	位置 Position (cM)	置信区间 Confidence interval	R <sup>2</sup> (%)	加性效应 Additive effect
光合速率 Photosynthetic rate	<i>qphoO.1</i>	O	satt608	2.2	26.9	25.3—27.7	8.0	—1.52
气孔导度 Stomatal conductance	<i>qscoA1.1</i>	A1	satt300	2.4	99.8	94.8—117.6	8.9	0.046
胞间 CO <sub>2</sub> Intercellular CO <sub>2</sub> concentration	<i>qicoG.1</i>	G	sat <sub>290</sub> —Aw734137	2.1	169.9	151.5—184.2	12.2	4.05
蒸腾速率 Transpiration rate	<i>qtrH.1</i>	H	satt676—satt635	2.7	101.9	92.6—113.3	42.5	—1.04
	<i>qtrM.1</i>	M	satt346—sat <sub>276</sub>	2.2	47.0	34.3—80.8	11.4	—0.53

A1、D1b+W 连锁群上各检测到一个可能的 QTL 与气孔导度有关,在 H 和 M 连锁群上各检测到一个可能的 QTL 与蒸腾速率有关。其中 *qciG.1*、

*qtrH.1* 和 *qtrM.1* 分别可解释表型变异的 10% 以上,而 *qphoO.1*、*qscoA1.1* 和 *qscoD1b+W.1* 解释的表型变异小于 10%。加性效应值表明 *qphoO.1*、

*qscoD1b*+*W*.1、*qtrH*.1 和 *qtrM*.1 的增效等位基因来自父本南农 94-156,而 *qscoA1*.1 和 *qciG*.1 的增效等位基因则来自母本波高。

### 3 讨论

本研究利用一套重组自交系群体对大豆的 4 个光合性状 QTL 进行了初步定位,并分析了光合性状与籽粒产量间的相关。初步结果表明有 6 个大豆基因组区段与其中的一个光合性状有关,没有检测到共位的 QTL。仅在 O 连锁群上检测到一个候选 QTL 与净光合速率有关,与其它 3 个光合性状 QTL 不共位,表明该区段含有编码光合作用特定酶的基因。仅在 G 连锁群上检测到一个 QTL 与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度有关,在该区段同样没有检测到其它 3 个性状的 QTL,可能含有 CO<sub>2</sub> 同化中所需的基因如 Rubisco。在 A1 和 D1+bW 连锁群上检测到一个 QTL 与气孔导度有关,可以假设这些位点对应于保卫细胞功能重要的蛋白编码基因。

本研究还研究了大豆籽粒产量与光合速率间的关系,两者间仅表现为较低程度的正相关,前人的研究也表明尽管单叶光合作用存在品种间差异<sup>[3]</sup>,但是没有观察到与籽粒产量间的密切关系<sup>[16]</sup>。4 个光合性状间除光合速率与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度为弱的正相关外均达极显著的正相关(表 2),Hervé 等<sup>[17]</sup>在向日葵上的研究与此结果基本一致,除胞间 CO<sub>2</sub> 浓度与光合速率和蒸腾速率为弱的负相关以及无相关外,其余均为或极显著的正相关。

### 参 考 文 献

- [1] Ojima M, Kawashima R. Studies on the seed production of soybean. VIII The ability of photosynthesis of F<sub>3</sub> lines having different photosynthesis in their F<sub>2</sub> generations[J]. Proc. Crop Science. Soc. Japan, 1969,39: 440—445.
- [2] Buttery DA, Buzzell RI. Some differences between soybean cultivars observed by growth analysis[J]. Canada. Journal. Plant Science,1972, 52:13—20.
- [3] Morrison Malcolm J, Harvey D Voldeng, Elroy R Cober. Physiological changes from 58 years of genetic improvement of short-season soybean cultivars in Canada[J]. Agronomy Journal, 1999, 91: 685—689.
- [4] Larson EM, Hesketh JD, Wooley JT, et al. Seasonal variation in apparent photosynthesis among plant stands of different soybean cultivars[J]. Photosynthetic. Res,1981, 2: 3—20.
- [5] Tanksley SD. Mapping polygenes[J]. Annual Review of Genetics, 1993, 27: 205—233.
- [6] Hobbs SLA, Mahon JD. Inheritance of chlorophyll content, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity and stomatal resistance in peas[J]. Crop Science. 1985,25: 1031—1034.
- [7] Simon MR. Gene action and heritability for photosynthetic activity in two wheat crosses[J]. Euphytica, 1994, 76, 235—238.
- [8] Mian MAR, Ashley DA, Boerma HR. An additional QTL for water use efficiency in soybean[J]. Crop Sci,1998,38: 390—393.
- [9] Mansur LM, Lark KG, Kross H, et al. Interval mapping of quantitative trait loci for reproductive, morphological, and seed traits of soybean (*Glycine max* L.)[J]. Theory and Applied Genet,1993,86: 907—913.
- [10] Mansur LM, Orf JH, Chase K, et al. Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean[J]. Crop Science, 1996,36: 1327—1336.
- [11] Mian MAR, Bailey MA, Ashley DA, et al. Molecular markers associated with water use efficiency and leaf ash in soybean[J]. Crop Science,1996, 36: 252—257.
- [12] Li YD, Wang YJ, Tong YP, et al. QTL mapping of phosphorus deficiency tolerance in soybean (*Glycine max* L. Merr.)[J]. Euphytic,2005, 142 (1—2): 137—142.
- [13] Lee GJ, Boerma H R, Villagarcia MR, et al. A major QTL conditioning salt tolerance in S-100 soybean and descendent cultivars[J]. Theory and Applied Genetic,2004,109: 1610—1619.
- [14] VanToai TT, Martin SK St., Chase K, et al. Identification of a QTL associated with tolerance of soybean to soil water-logging[J]. Crop Science,41: 1247—1252.
- [15] Churchill AG, Doerge RW. Empirical threshold values for quantitative trait mapping[J]. Genetics, 1994, 138: 963—971.
- [16] Shiles RM, Secor J, Ford DM. Carbon assimilation and metabolism. In Wilcox JR (ed.) Soybeans: Improvement, Production and uses, Agronomy Monographs 16, 2nd ed[R]. ASA, CSSA, SSSA. Midson, WI. 1987,p535—588.
- [17] Delphine Hervé, Francoise Fabre, Ericka Flores Berrios, et al. QTL analysis of photosynthesis and water status traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under greenhouse conditions[J]. Journal of Experimental Botany,2001, 52: 1857—1864.