

水稻生育后期剑叶形态和生理特性的 QTL 定位

童汉华^{1,2,3} 梅捍卫² 邢永忠³ 曹一平¹ 余新桥² 章善庆^{1,*} 罗利军^{2,3,*}

(¹ 中国水稻研究所 国家水稻改良中心/水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州 310006; ² 上海市农业生物基因中心, 上海 201106; ³ 华中农业大学 植物科学技术学院/作物遗传改良国家重点实验室, 湖北 武汉 430070; * 通讯联系人, E-mail: zsqing8812@163.com; lijun@sagc.org.cn)

QTL Analysis for Morphological and Physiological Characteristics of Flag Leaf at the Late Developmental Stage in Rice

TONG Han hua^{1,2,3}, MEI Han wei², XING Yong zhong³, CAO Yi ping¹, YU Xin qiao², ZHANG Shan qing^{1,*}, LUO Li jun^{2,3,*}

(¹ Chinese National Center for Rice Improvement/State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ² Shanghai Agro biological Gene Center, Shanghai 210016, China; ³ College of Plant Science and Technology/National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; * Corresponding authors, E-mail: zsqing8812@163.com; lijun@sagc.org.cn)

Abstract: A recombinant inbred line (RIL) population derived from a cross between two elite indica varieties, Zhenshan 97 and HR5, was used to investigate the morphological and physiological characteristics of the functional leaves (flag leaves) at the late developmental stage in rice. A total of 26 QTLs referring the flag leaf characteristics including morphological characteristics (length, width and the ratio of length to width), metabolism characteristics (fresh weight, dry weight, water content) and chlorophyll content (chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll contents) were detected, and the phenotypic variation of each QTL ranged from 4.77% - 31.67%. Among them, the QTLs for the flag leaf morphology were mainly located on chromosomes 1 and 4, and the QTLs underlying the flag leaf metabolite were on chromosomes 3, 7 and 10, whereas those affecting the chlorophyll contents of flag leaf were on chromosomes 3, 4 and 9. Interestingly, a main QTL at marker interval RM321 - MR6444 on chromosome 9 was identified, which would be beneficial for breeding late stage vigor super high yielding rice.

Key words: rice; flag leaf; quantitative trait loci; morphological character; physiological character; chlorophyll content; recombinant inbred line

摘要: 为了探讨水稻生育后期功能叶尤其是剑叶的形态性状及生理特性对水稻高产的影响, 利用来源于籼稻珍汕 97/HR5 后代的重组自交系群体, 对水稻生长后期剑叶形态(长、宽、长宽比)、剑叶代谢产物(鲜质量、干质量、含水量)和剑叶叶绿素含量(叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量)进行了考查分析和 QTL 定位。共检测到 26 个 QTL, 单个 QTL 的表型贡献率为 4.77% ~ 31.67%。其中控制剑叶形态的 QTL 主要位于第 1 和第 4 染色体, 控制剑叶代谢产物的 QTL 主要位于第 3、7 和 10 染色体, 控制剑叶叶绿素含量的 QTL 主要位于第 3、4 和 9 染色体上。其中位于第 9 染色体上的 QTL, 在后期功能型超级稻育种上具有一定的应用价值。

关键词: 水稻; 剑叶性状; 数量性状座位; 形态性状; 生理性状; 叶绿素含量; 重组自交系

中图分类号: Q943; S511.032

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2007)05-0493-07

水稻叶片性状是株型构成的重要因素, 直接关系到叶片的光合面积和光能利用率, 其中又以剑叶对水稻产量形成的影响更为突出, 它是光合产物向穗部输送的主要供应者^[1]。夏仲炎等^[2]和马达鹏等^[3]报道粳稻剑叶长、宽和叶面积是受微效多基因控制的数量性状, 并且具有较高的遗传力。晏月明等^[4]研究了 11 个籼、粳杂种剑叶性状的遗传特点, 认为剑叶长、宽和叶面积至少受两对基因控制, 其遗传力大于 60%。水稻光合功能期的长短与物质生产积累和产量形成关系更为密切, 较长的光合功能期有利于生物量的积累和产量的增加^[5]。稻谷产量的 40% ~ 60% 直接来自剑叶的光合作用, 因而保

持水稻生育后期剑叶较高的叶绿素含量, 不仅有利于叶片光合效率的提高, 增加产量, 而且对于后期功能型超级稻育种也具有十分重要的意义^[6-7]。

本研究利用籼稻珍汕 97/HR5 杂交后代单粒传衍生的 190 个 F₁₀ 家系所组成的重组自交系群体, 对水稻生育后期剑叶形态(长、宽、长宽比), 剑叶代谢产物(鲜质量、干质量、含水量)和剑叶叶绿素含

收稿日期: 2007-03-16; 修改稿收到日期: 2007-05-20。

基金项目: 国家 863 计划资助项目(2003AA207010); 农业部 948 计划资助项目(2001-101); 浙江省自然科学基金资助项目(Y305205); 中国农业科学院科技经费资助项目。

第一作者简介: 童汉华(1972-), 男, 博士研究生。

量(叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量)进行了考查分析,并借助已建立的含 209 个分子标记的连锁图谱^[8],对相关性状进行了 QTL 定位,力求剖析后期功能型水稻剑叶的形态及生理性状的遗传基础,为超高产水稻株型育种、后期功能型水稻品种的选育和改良提供可资利用的辅助选择标记和直接的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为 1 个衍生于珍汕 97 和 HR5(粳粳交)的重组自交系(recombinant inbred lines, RILs) F₁₀群体,遗传稳定。190 个株系及双亲和 F₁(珍汕 97/HR5)用于本研究。

1.2 分子标记图谱

所用遗传图谱的分子数据由华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室提供,利用 MAPMAKER/EXP3.0 软件进行连锁图谱的构建,共有 209 个分子标记,较均匀地分布于水稻 12 条染色体上^[8]。

1.3 田间试验设计

190 个重组自交系群体(RILs)及其双亲和 F₁种植于浙江富阳中国水稻研究所试验基地。5 月 25 日播种,6 月 18 日移栽。随机区组设计,2 次重复,每小区 5 行,每行 7 株,行株距为 16.5 cm × 26.4 cm。单本移栽,常规栽培管理。每个株系选取第 3 行中间 3 株挂牌,用于生育后期性状考查。

1.4 性状考查

分别在抽穗后 10~15 d 左右对各株系挂牌单株进行剑叶性状考查,包括:长、宽、长宽比、鲜质量、干质量、含水量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量。

剑叶长、宽和长宽比的测量参照李仕贵等^[1]的方法,每个挂牌单株取两片剑叶,田间测量剑叶长、剑叶宽,重复 2 次,并计算剑叶长宽比。

在各株系挂牌单株上分别取 2 片剑叶,自叶枕处剪下,用记号笔在叶片上标注编号及取样日期,用于测定剑叶生物量及叶绿素含量。其中 1 片剑叶用湿润纱布包裹,立即转移至实验室,用吸水纸吸干叶片表面残留水分,并在 1/1000 天平上测量剑叶鲜质量,然后迅速转到 105℃ 烘箱中杀青 20 min,于 80℃ 条件下烘 24 h 以上,置于干燥罐中冷却至室温,再测定剑叶干质量,并计算剑叶含水量^[9-10]。

另 1 片剑叶放入冰盒中冷冻保存,带回实验室

测定叶绿素含量。叶绿素含量的测定参照沈伟其的方法^[11]。用乙醇、丙酮、水的混合液(体积比为 4:5:4:5:1)在黑暗中浸提 24 h,Beckman 紫外分光光度计分别测定浸提液在波长 645 nm 和 663 nm 处的吸光值,计算叶绿素 a 和 b 的含量和总叶绿素含量,所有测定均重复 2 次。

1.5 数据分析及 QTL 检测

群体各株系表型数据先在 Excel 下进行平均数处理,利用 S plus6.1 统计分析软件(Insightful Corporation 2001)进行群体频率分布统计并作相关性分析。利用 Windows QTL Cartographer V1.30 软件,采用复合区间作图法进行 QTL 分析,以 LOD 值 2.4 为阈值,若标记区间 LOD > 2.4,则认为该区间 LOD 最高处所对应的位点为 1 个 QTL^[12]。同时计算出每个 QTL 对各性状表型方差的贡献率和加性效应,QTL 的命名采用 McCouch 等^[13]。

2 结果与分析

2.1 亲本及群体性状的表现

表 1 列出了与剑叶形态性状及生理特性有关的 9 个性状在 RIL 群体和亲本中的表现。结果表明,双亲之间在 9 个性状上存在明显的差异,其中在剑叶长、剑叶宽、剑叶长宽比、剑叶鲜质量和剑叶干质量 5 个性状上,亲本 HR5 高于珍汕 97,而亲本珍汕 97 的剑叶叶绿素含量高于亲本 HR5。

从表 1 中还可以看出,与后期剑叶形态及生理相关的 9 个性状中,除剑叶含水量外,其他各性状的变异系数都比较大,表明在 RIL 群体中,各株系在 9 个性状上存在较大的遗传变化差异。F₁ 相比较于双亲,在剑叶形态上存在明显的正向中亲优势,而在叶绿素含量上表现出明显的负向中亲优势。RIL 群体表现出相同的趋势,即在剑叶长、剑叶宽 2 个性状上 RIL 群体的平均值都高于双亲的中亲值;而叶绿素含量的平均值低于双亲的中亲值;反映剑叶代谢产物的 3 个性状(鲜质量、干质量、含水量),接近于双亲的中亲值。

2.2 群体性状间相关分析

分别对水稻生育后期剑叶形态及生理特性的 9 个性状进行了典型相关分析,结果见表 2。

除剑叶含水量外,其他 8 个性状间达到了显著或极显著相关,其中剑叶生物产量(鲜质量和干质量)与剑叶形态性状(长、宽和长宽比)间存在极显著正相关,剑叶生物产量与剑叶长和剑叶宽的相关系数达到 0.600**~0.803**,与剑叶长宽比之间的

表 1 水稻生长后期剑叶的 9 个相关性状在双亲间及 RIL 群体中的表现及分布

Table 1 . Phenotype values of nine flag leaf characteristics in the RIL population and its parents .

剑叶性状 Flag leaf characteristic	重组自交系群体 RIL population					珍汕 97 Zhenshan 97	HR5	中亲优势 $H_{MP}^{1)}$
	平均值 ± 标准误	变幅	偏斜度	峰度	变异系数			
	Mean ± SD	Range	Skew	Kurtosis	CV/%			
长 FLL/cm	34.68 ± 6.40	21.35 ~ 54.20	0.57	0.37	18.35	28.11	34.85	4.43
宽 FLW /cm	2.02 ± 0.32	1.35 ~ 3.00	0.68	0.24	16.10	1.66	1.82	0.21
长宽比 FLR	17.40 ± 3.20	10.30 ~ 26.10	0.52	-0.27	18.48	16.90	19.11	0.47
鲜质量 FLFW /g	0.74 ± 0.20	0.28 ~ 1.30	0.46	-0.34	32.29	0.46	0.95	0.01
干质量 FLDW /g	0.25 ± 0.10	0.08 ~ 0.48	0.56	-0.11	33.93	0.15	0.33	0.01
含水量 FLWC/%	66.54 ± 3.60	57.27 ~ 78.49	0.09	0.25	5.46	67.24	66.99	-4.42
叶绿素 a 含量 CAC/(mg · g ⁻¹)	3.59 ± 0.50	2.15 ~ 5.46	0.19	0.33	14.80	4.05	3.80	-0.79
叶绿素 b 含量 CBC/(mg · g ⁻¹)	1.13 ± 0.20	0.72 ~ 1.77	0.43	0.24	16.21	1.32	1.21	-0.29
总叶绿素含量 CC/(mg · g ⁻¹)	4.72 ± 0.70	2.88 ~ 7.23	0.26	0.33	15.00	5.38	5.01	-1.08

FLL , Flag leaf length ; FLW , Flag leaf width ; FLR , Ratio of length to width of flag leaf ; FLFW , Fresh weight of flag leaves ; FLDW , Dry weight of flag leaves ; FLWC , Saturated water content of flag leaves ; CAC , Chlorophyll a content ; CBC , Chlorophyll b content ; CC , Total chlorophyll content , CC = CAC + CBC . The same as in the tables below .

¹⁾ The mid parental heterosis , $H_{MP} = F_1 - MP$, where MP were the mid parental trait values [(Zhenshan 97 + HR5)/2] for the Zhenshan 97/HR5 F_1 .

表 2 RIL 群体中剑叶 9 个相关性状的典型相关分析

Table 2 . Coefficients of correlation between nine flag leaf characteristics in RIL population .

剑叶性状 Flag leaf characteristic	长 FLL	宽 FLW	长宽比 FLR	鲜质量 FLFW	干质量 FLDW	含水量 FLWC	叶绿素 a 含量 CAC	叶绿素 b 含量 CBC	总叶绿素 含量 CC
长 FLL	1.000	0.392**	0.639**	0.803**	0.738**	0.058	-0.075	-0.146*	-0.094
宽 FLW		1.000	-0.443**	0.601**	0.600**	-0.052	-0.304	-0.375**	-0.326**
长宽比 FLR			1.000	0.277**	0.211**	0.112	0.174*	0.167*	0.174*
鲜质量 FLFW				1.000	0.930**	0.070	-0.142*	-0.192**	-0.157*
干质量 FLDW					1.000	-0.284**	-0.154*	-0.215**	-0.171*
含水量 FLWC						1.000	-0.011	0.020	-0.040
叶绿素 a 含量 CAC							1.000	0.953**	0.997**
叶绿素 b 含量 CBC								1.000	0.974**
总叶绿素含量 CC									1.000

** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

相关系数为 0.277** 和 0.211** 。而剑叶生物产量(鲜质量和干质量)与剑叶叶绿素含量(叶绿素 a、b 和总叶绿素含量)之间却存在显著或极显著负相关,相关系数为 -0.215** ~ -0.142* 。

2.3 QTL 检测结果

9 个剑叶性状共检测到 26 个 QTL(表 3) ,分布于水稻第 1、3、4、6、7、8、9 和 10 染色体上。其中控制剑叶形态(长、宽和长宽比)的 QTL 主要位于第 1 和第 4 染色体上,控制剑叶代谢产物(鲜质量、干质量和含水量)的 QTL 主要位于第 3、7 和 10 染色体上,控制剑叶叶绿素含量(叶绿素 a、b 和总叶绿素含量)的 QTL 主要位于第 3、4 和 9 染色体上。这些 QTL 的贡献率介于 4.77% ~ 31.67% ,其中大于 15% 的位点共有 10 个,大部分介于 5% 和 15% ,小

于 5% 的 QTL 仅检测到 2 个(图 2)。

共检测到 2 个控制剑叶长度(FLL)的 QTL ,分别位于第 1 和第 7 染色体上。两个 QTL 的单独贡献率分别为 5.30% 和 15.58% ,加性效应的增效基因均来自珍汕 97。其中位于第 7 染色体上的 *qFll7* 较大,加性效应为 4.65 cm ,可解释 15.58% 的表型变异。

与剑叶宽有关的 QTL 共检测到 2 个(*qFlw3*、*qFlw4*)。其中 *qFlw3* 的等位基因来自珍汕 97 ,可解释 11.04% 的表型变异。*qFlw4* 的单独贡献率为 27.56% ,其加性效应增效基因也来自珍汕 97 ,使剑叶宽增加 0.29 cm。

检测到 4 个控制剑叶长宽比的 QTL ,分别位于第 1、4、6、8 染色体上,其中位于第 1 和第 6 染色体

上的 *qFlr1* 和 *qFlr6* 的加性效应增效基因来自珍汕 97, 单独贡献率分别为 6.18% 和 16.65%。而位于第 4 和第 8 染色体上的 QTL, 加性效应等位基因来自 HR5, 其联合贡献率达到 23.06%。

3 个控制剑叶鲜质量的 QTL 联合贡献率达到 53.89%, 分别位于第 3、7、10 染色体上。QTL 的加性效应均来自珍汕 97, 变幅为 0.09~0.23。其中位于第 7 染色体上的 *qFlfw7*, 单独贡献率达 31.67%, 可使剑叶鲜质量增加 0.23 g。

共检测到 6 个 QTL (*qFlw3*、*qFlw4*、*qFlw7a*、*qFlw7b*、*qFlw9* 和 *qFlw10*) 影响剑叶干质量, 这些 QTL 的单独贡献率范围为 5.72%~29.38%, 加性效应等位基因均来自珍汕 97。其中位于第 3 染色体上的 *qFlw3* 位点单独贡献率为 21.27%, 可使剑叶干质量提高 0.06 g。位于第 7 染色体上的 *qFlw7b* 加性效应值为 0.08 g, 单个 QTL 可解释 29.38% 的表型变异。

剑叶含水量只检测到 1 个 QTL, 能解释 10.14% 的变异, 加性效应的增效基因来自 HR5, 可

使剑叶含水量降低 1.67%。

检测到 3 个控制叶绿素 a 含量的 QTL, 分别位于第 3 和第 9 染色体上。其中位于第 3 染色体上的 *qCac3* 等位基因来自珍汕 97, 单独贡献率为 9.86%。位于第 9 染色体上的 *qCac9a* 和 *qCac9b*, 单独贡献率分别达到 18.70% 和 29.51%, 这 2 个 QTL 的加性效应均来自 HR5, 变幅为 1.21~1.30 mg/g。

分别第 3、4、10 染色体上检测到控制叶绿素 b 含量的 QTL 各 1 个。其中 *qCbc3* 与控制叶绿素 a 含量的 *qCac3* 位置重叠, 但增效等位基因来自 HR5, 加性效应值为 0.08 mg/g, 单独贡献率为 5.67%。位于第 4 和第 10 染色体上的 QTL, 加性效应等位基因也来自 HR5, 可共同解释 28.06% 的表型变异。

检测到控制剑叶总叶绿素含量的 QTL 共 2 个, 分别位于第 3 和第 4 染色体上。其等位基因均来自 HR5, 其中 *qCc3* 的单独贡献率为 4.77%, 可降低剑叶叶绿素含量 0.27 mg/g。qCc4 加性效应值

表 3 RIL 群体中剑叶相关性状的 QTL 定位结果

Table 3. QTL for the flag leaf characteristic resolved in the RIL population of Zhenshan 97/HR5.

性状 Characteristic	数量性状座位 QTL	染色体 Chromosome	标记区间 Marker interval	LOD 值 LOD value	加性效应 Additive	贡献率 R^2 /%
剑叶长 FLL	<i>qFl1</i>	1	RM243 - RM490	2.42	1.98	5.30
	<i>qFl7</i>	7	RM18 - RM478	4.90	4.65	15.58
剑叶宽 FLW	<i>qFlw3</i>	3	RM5474 - RM3392	2.92	0.16	11.04
	<i>qFlw4</i>	4	RM7172 - RM131	8.51	0.29	27.56
剑叶长宽比 FLR	<i>qFlr1</i>	1	RM575 - RM243	2.72	1.34	6.18
	<i>qFlr4</i>	4	RM7172 - RM131	4.19	-2.13	17.07
	<i>qFlr6</i>	6	RM541 - RM133	6.25	2.25	16.65
	<i>qFlr8</i>	8	RM126 - RM547	3.34	-1.43	5.99
剑叶鲜质量 FLFW	<i>qFlfw3</i>	3	RM5474 - RM3392	4.72	0.15	17.34
	<i>qFlfw7</i>	7	RM248 - RM1357	7.16	0.23	31.67
	<i>qFlfw10</i>	10	RM258 - RM147	2.40	0.09	4.88
剑叶干质量 FLDW	<i>qFlw3a</i>	3	RM5474 - RM3392	5.27	0.06	21.27
	<i>qFlw4</i>	4	RM7172 - RM131	2.71	0.04	9.01
	<i>qFlw7a</i>	7	RM248 - RM1357	2.44	0.05	9.39
	<i>qFlw7b</i>	7	RM180 - RM125	7.05	0.08	29.38
	<i>qFlw9</i>	9	RM242 - RM410	2.63	0.06	14.07
	<i>qFlw10</i>	10	RM258 - RM147	2.40	0.03	5.72
剑叶含水量 FLWC	<i>qFlw3</i>	3	RM3784 - RM1164	2.49	-1.67	10.14
叶绿素 a 含量 CAC	<i>qCac3</i>	3	RM6301 - RM81B	2.77	0.34	9.86
	<i>qCac9b</i>	9	RM566 - RM460	4.14	-1.30	18.70
	<i>qCac9c</i>	9	RM321 - RM6444	4.09	-1.21	29.51
叶绿素 b 含量 CBC	<i>qCbc3</i>	3	RM6518 - RM3784	2.65	-0.08	5.67
	<i>qCbc4</i>	4	RM6454 - RM252	2.71	-0.12	14.56
	<i>qCbc10a</i>	10	RM239 - RM311	2.41	-0.14	13.50
叶绿素含量 CC	<i>qCc3</i>	3	RM6518 - RM3784	2.69	-0.27	4.77
	<i>qCc4</i>	4	RM6454 - RM252	2.43	-0.45	12.60

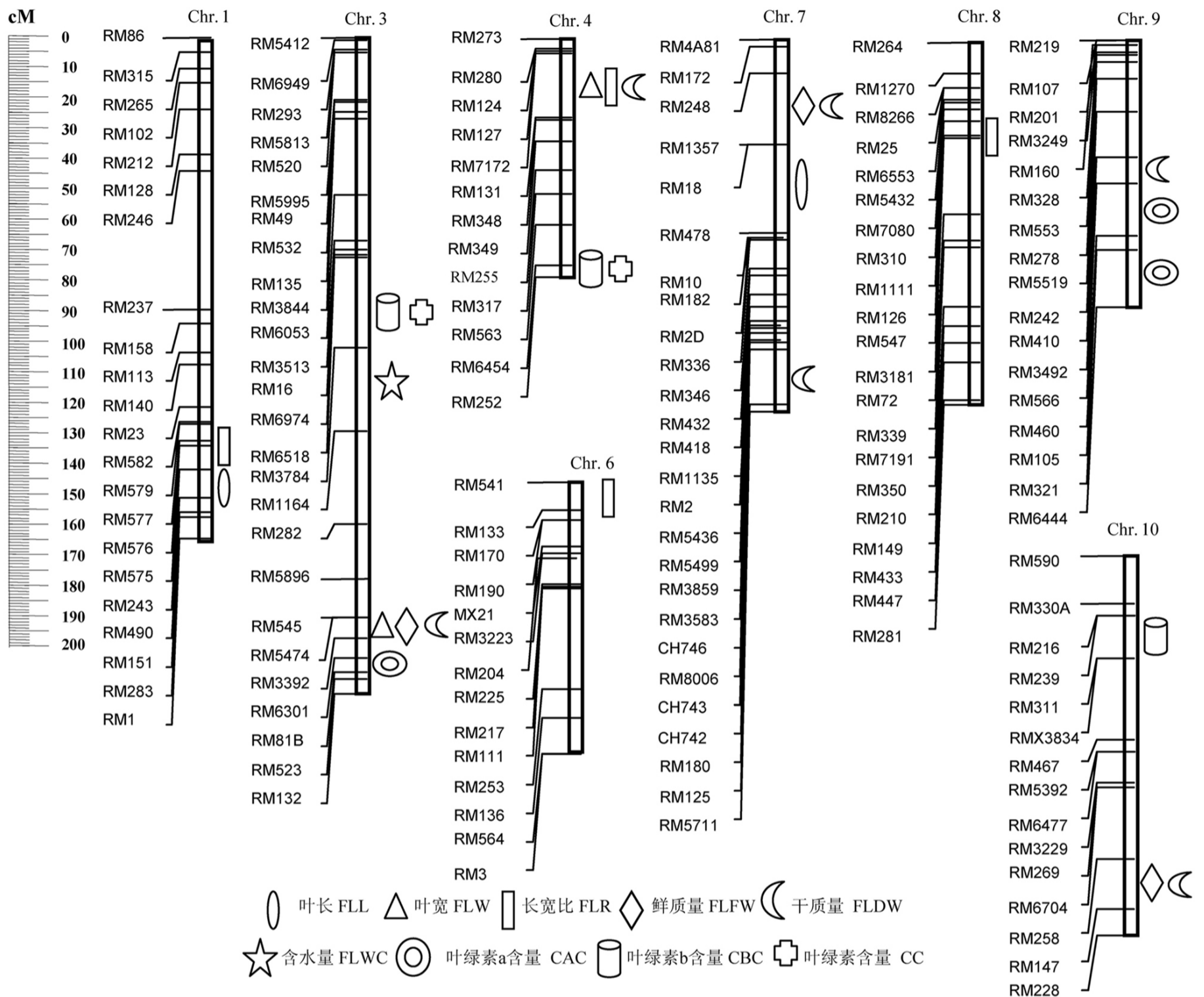


图 1 QTL 在遗传图谱上的位置

Fig. 1. Location of QTL in the genetic map.

为 0.45 mg/g, 可以解释 12.60% 的表型变异。

3 讨论

目前, 分子标记已广泛应用于定位水稻重要农艺性状, 关于剑叶的研究成果也多有报道^[1, 9, 14-15]。本研究应用一套水稻籼粳交 RIL 群体, 检测到涉及水稻后期剑叶形态(剑叶长、剑叶宽、剑叶长宽比、剑叶鲜质量、剑叶干质量和剑叶含水量)6 个相关性状的 QTL, 分布于 8 条染色体的 18 个区间。在第 7 染色体的 RM248 - RM1357 区间, 同时检测到控制剑叶鲜质量和剑叶干质量的 QTL (*qFlfw7*、*qFldw7a*), 其中 *qFlfw7* 的单独贡献率高达 31.67%, 可使单个剑叶的鲜质量增加 0.23 g。在该区域附近同时检测到控制剑叶长的 QTL (*qFl17*), Yu 等^[16] 在该区域附近也检测到控制剑叶长的

QTL。Jiang 等^[17]、Mu 等^[18] 在该区域附近同时检测到控制叶片衰老和茎秆长度的 QTL, 而已有的多数研究表明该区域存在与控制产量构成(稻谷产量、单株产量、分蘖数)密切相关的基因^[19-21]。

在影响剑叶宽的主效 QTL (*qFlw3*) 的位点附近, 同时还检测到控制剑叶鲜质量和剑叶干质量的 QTL, 单个 QTL 的贡献率介于 11.04% ~ 21.27%。Yu 等^[16] 在该区域附近检测到控制剑叶长和叶面积的 QTL。在我们的研究中, 在该区间还定位到控制叶绿素 a 含量的 QTL, 推测该区间可能与水稻后期叶片代谢及衰老关系密切, 这与 Jiang 等^[17] 的结果一致。位于第 4 染色体上的 RM7172 - RM131 区间, 同时控制剑叶宽、剑叶长宽比和剑叶干质量 3 个性状, 单个 QTL 的贡献率范围为 9.01% ~ 27.56%。Mei 等^[22] 也在该区域附近检测到控制剑

叶长和剑叶宽的 QTL, Yu 等^[16] 在两年同时在该区域附近检测到控制剑叶长、剑叶宽和叶面积的 QTL, 表明该区域存在控制剑叶形态的相关基因, 该基因在不同环境条件下都能稳定表达, 有待深入研究。

第 10 染色体上的 RM258 - RM147 区间同时检测到控制剑叶鲜质量和干质量的 QTL (qF1fw10、qF1dw10)。有报道在该区域存在控制穗长、小穗育性、结实率的 QTL^[23 24], 同时该位点发现有与剑叶衰老^[17] 和剑叶代谢、叶面积等^[16] 密切相关的 QTL 存在。

高等植物叶片中叶绿素 a 和 b 是叶绿素的主要光合色素, 在一定范围内, 叶片的叶绿素含量与光合速率呈正相关^[25]。Nakazawa 等^[25] 认为叶绿素含量与光合速率有着密切的相关关系, 水稻剑叶总叶绿素含量、叶绿素 a 含量与净光合速率呈显著正相关, 叶绿素 b 含量与净光合速率的正相关关系接近显著水平。水稻生育后期保持剑叶较高的叶绿素含量为具有超高产潜力的水稻品种叶片吸收更多光能提供了良好的生理条件。

前人分别报道了不同环境条件和不同生育期下水稻叶绿素含量、剑叶含氮量、叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a/b 等的 QTL 定位结果^[16 27 28]。本研究检测到的控制水稻生育后期剑叶叶绿素 a、b 和总叶绿素含量的 QTL 分别为 3 个、3 个和 2 个。其中在第 3 染色体的 RM6518 - RM3784 区间同时检测到控制剑叶叶绿素 b 和总叶绿素含量的 QTL (qCbc3、qCc3)。而在该染色体上检测到控制叶绿素 a 含量的 QTL (qCa3), 与剑叶代谢产物密切相关^[10, 16]。在 Ishimaru 等^[29] 构建的含有主要农艺性状和生理性状 QTL 的功能图谱中, 有 6 个影响叶绿素含量的 QTL, 其中第 3 染色体上 2 个, 贡献率为 7.8% ~ 10.8%, 表明第 3 染色体上相关的 QTL 对叶绿素含量起重要的遗传作用。在第 9 染色体上检测到控制叶绿素 a 含量的主效 QTL 共 2 个, 单个贡献率在 20% 左右, 加性效应的等位基因均来自 HR5。其中位于第 9 染色体上的 RM321 - RM6444 区间的 *qCa9c*, 单个贡献率达 29.51%, 是一个控制叶绿素 a 含量的主效 QTL。进一步对该区域作生物信息学分析 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), 在该区域发现至少存在 3 个与光合代谢和叶绿素合成相关的基因, 其编号分别是 P9441A12.36、B1168F12.6 和 OJ1001-G09.2。其中 P9441A12.36 属细胞色素 P450 基因家族, 该基

因具有血红素结合区和氧结合区等许多保守的结构和区域, 作为一种膜结合蛋白主要分布于内质网和线粒体内膜上, 通过从 NAD(P)H 获得电子后, 催化单加氧反应, 在碳同化、光反应、激素合成和外源物质降解等方面有着重要作用。B1168F12.6 为细胞色素 C 氧化酶最佳活性所必需, 通过将细胞色素 C 接受的电子传给氧, 参与光捕获反应中心复合物的形成。OJ1001-G09.2 属一个 CRS1 因子, 为叶绿体中 II 型内含子剪接所必需, 直接参与叶绿素合成与蛋白质翻译过程。通过遗传图谱的比对 (<http://www.gramene.org>), 在该区域没有定位到叶绿素含量基因的报道, 但是该区域存在大量控制水稻分蘖数、根系活力和剑叶衰老的 QTL^[17], 表明这些 QTL 可能紧密连锁或是一因多效, 进一步探讨这些区间存在紧密连锁或一因多效的可能性, 将有助于揭示农艺性状与生理性状的遗传关系。

控制叶绿素 b 和总叶绿素含量的 QTL (qCbc4、*qCc4*) 同时定位在第 4 染色体的 RM6454 - RM252 之间, 单独贡献率分别为 12.60% 和 14.56%。Adbelkhalik 等^[15] 利用来自粳后代 BC₁F₂ 群体 (IR36/ NK2//NK2), 在该位点附近也检测到控制叶绿素含量的 QTL。吴平等^[27]、胡茂龙等^[28] 都在第 4 染色体上相关区域检测到控制叶绿素含量相关的 QTL。Price 等^[30] 在该位点附近检测到控制剑叶干质量、生物学产量、结实率的相关 QTL。Teng 等^[31] 在该区域附近检测到控制水稻叶片净光合速率的 QTL, 因而推测该位点是后期剑叶代谢较为活跃的区域, 可能是通过调节后期剑叶代谢活力而与产量密切相关。

在本研究中, 控制剑叶形态的第 4 染色体的 RM272 - RM131 区间, 控制剑叶代谢产物的第 3 和第 7 染色体的 RM5474 - RM3392 和 RM248 - RM1357 区间, 第 4 染色体上与剑叶叶绿素含量相关的区域 RM6454 - RM252, 这些区域可以作为高光效育种利用的分子标记。相关分析表明, 在所研究的后期剑叶形态及生理特性的 9 个性状间, 存在密切的相关关系。其中剑叶长宽比与除剑叶含水量外的其他 7 个性状间都存在显著或极显著的正相关, 能够较好地反映剑叶后期的功能强弱, 因而在后期功能型超级稻育种中可以作为一个有效指标加以利用。

谢辞: 感谢中国水稻研究所孙宗修研究员、颜红岚副研究员、上海市农业生物基因中心刘鸿艳博士、

冯芳君女士在实验数据测量和分析过程中提供的帮助。

参考文献：

- [1] 李仕贵, 何平, 王玉平, 等. 水稻剑叶性状的遗传分析和基因定位. 作物学报, 2000, 26(3): 261-265.
- [2] 夏仲炎. 粳稻叶型的遗传与选择的研究. 作物学报, 1983, 9(4): 275-280.
- [3] 马达鹏, 陶大云. 贵州高原粳稻剑叶长度、宽度、面积及比叶重的遗传研究. 贵州农业科学, 1989(5): 1-7.
- [4] 晏月明, 王绪信. 籼粳稻杂交的剑叶形态的遗传研究. 遗传, 1990, 2(1): 1-4.
- [5] 曹树青, 翟虎渠, 钮中一, 等. 不同产量潜力水稻品种的剑叶光合特性研究. 南京农业大学学报, 2000, 23(3): 1-4.
- [6] 欧志英, 彭长连, 阳成伟, 等. 超高产水稻剑叶的高效光合特性. 热带亚热带植物学报, 2003, 11(1): 1-6.
- [7] 程式华, 曹立勇, 陈深广, 等. 后期功能型超级杂交稻的概念及生物学意义. 中国水稻科学, 2005, 19(3): 280-284.
- [8] Zhang Y S, Luo L J, Xu C G, et al. Quantitative trait loci for panicle size, heading date and plant height co-segregating in trait performance derived near-isogenic lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 361-368.
- [9] 王一平, 曾建平, 郭龙彪, 等. 水稻顶部三叶与穗重的关系及其 QTL 定位. 中国水稻科学, 2005, 19(1): 13-20.
- [10] Tong H H, Mei H W, Yu X Q, et al. 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.
- [11] 沈伟其. 测定水稻叶片叶绿素含量的混合液提取法. 植物生理学通讯, 1988(3): 62-64.
- [12] Basten C J, Weir B S, Zeng Z B. QTL Cartographer: A Reference Manual and Tutorial for QTL Mapping. Raleigh, NC: Department of Statistics, North Carolina State University, 1996.
- [13] McCouch S R, Cho Y G, Yano M, et al. Report on QTL nomenclature. *Rice Genet NewsL*, 1997, 14: 11-13.
- [14] Kang H J, Cho Y G, Lee Y T. Mapping QTLs for flag leaf length and width, panicle exertion length, and awn length using recombinant inbred population of rice (*Oryza sativa* L.)//Plant & Animal Genome VII Abstracts. San Diego: Town & Country Hotel, 1999: 309. [2007-03-15]. <http://www.intl.pag.org/7/>.
- [15] Adbelkhalik A F, Shishido R, Nomura K, et al. QTL-based analysis of leaf senescence in an indica/japonica hybrid in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 1226-1235.
- [16] Yu B, Xue W Y, Luo L J, et al. QTL analysis for flag leaf characteristics and their relationship with yield and yield traits in rice. *Acta Genet Sin*, 2006, 33(9): 824-832.
- [17] Jiang G H, He Y Q, Xu C G, et al. The genetic basis of stay green in rice analyzed in a population of doubled haploid derived from an indica by japonica cross. *Theor Appl Genet*, 2004, 108: 688-698.
- [18] 穆平, 李自超, 李春平, 等. 水、旱条件下水稻茎秆主要抗倒伏性状的 QTL 分析. 遗传学报, 2004, 31: 717-723.
- [19] Zhuang J Y, Fan Y Y, Rao Z M, et al. Analysis on additive effects and additive by additive epistatic effects of QTLs for yield traits in a recombinant inbred line population of rice. *Theor Appl Genet*, 2002, 105: 1137-1145.
- [20] Cho Y C, Suh J P, Choi I S, et al. QTLs analysis of yield and its related traits in wild rice relative *Oryza rufipogon*. *Treat Crop Res Korea*, 2003, 4: 19-29.
- [21] Li X H, Xu C G, Gao Y J, et al. Analysis QTL for yield using a vegetatively parents of an elite rice hybrid. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 248-254.
- [22] Mei H W, Li Z K, Shu Q Y, et al. Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two backcross populations. *Theor Appl Genet*, 2005, 110: 649-659.
- [23] Thomson M J, Tai T H, McClung A M, et al. Mapping quantitative trait loci for yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 479-493.
- [24] Moncada P, Martínez C P, Borrero J, et al. Quantitative trait loci for yield components in an *Oryza sativa* × *Oryza rufipogon* BC₂F₂ population evaluated in an upland environment. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 41-42.
- [25] Nakazawa F, Tunoda K, Torikura H. On the photosynthetic characteristics of high yielding rice varieties: Leaf photosynthetic rate. *Jpn Crop Sci*, 1990, 59(1): 72-79.
- [26] Mae T. Physiological nitrogen efficiency in rice: nitrogen utilization, photosynthesis and yield potential. *Plant & Soil*, 1997, 196: 201-210.
- [27] 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.
- [28] 胡茂龙, 张迎信, 孔令娜, 等. 利用回交重组自交系群体检测 3 个水稻光合功能相关性状 QTL. 作物学报, 2006, 32(11): 1630-1635.
- [29] Ishimaru K, Yano M, Aoki N, et al. Toward the mapping of physiological and agronomic characters on a rice function map: QTL analysis and comparison between QTLs and expressed sequence tags. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 793-800.
- [30] Price A H, Townend J, Jones M P, et al. Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice grown in the Philippines and West Africa. *Plant Mol Biol*, 2002, 48: 683-695.
- [31] Teng S, Qian Q, Zeng D L, et al. QTL analysis of leaf photosynthetic rate and related physiological traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, 2004, 135: 1-7.