

大豆开花盛期快速叶绿素荧光参数的 QTL 分析

印志同^{1,2}, 孟凡凡¹, 宋海娜¹, 晁毛妮¹, 许晓明³, 邓德祥², 喻德跃¹

(¹南京农业大学国家大豆改良中心/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095; ²扬州大学农学院/作物遗传生理江苏省重点实验室/植物功能基因组学教育部重点实验室, 江苏扬州 225009; ³南京农业大学生命科学学院, 南京 210095)

摘要:【目的】定位大豆 R2 时期 (开花盛期) 快速叶绿素荧光参数 (JIP 参数) QTL, 分析不同参数间的遗传关系, 比较参数在 R2 和 R6 时期 (鼓粒盛期) 遗传基础的异同。【方法】以大豆品种科丰 1 号和南农 1138-2 及其杂交衍生的 184 份重组自交系为材料, 在盆栽条件下测定 R2 时期 JIP 参数, 检测其 QTL。【结果】检测到 16 个 JIP 参数 QTL, 分布在连锁群 A1、C2、D2、I、M、N 和 O 上, 单个 QTL 的 LOD 值为 2.40—5.65, 贡献率为 4.40%—20.06%; 检测到 3 个同时控制多个参数的染色体区间, 分别是连锁群 C2 上标记区间 Satt286—Satt316、连锁群 I 上标记区间 Sat_418—Satt650 和连锁群 O 上标记区间 Sat_231—Sat_196。【结论】不同 JIP 参数间既有共同的控制基因 (QTL), 也有各自独特的控制基因; JIP 参数多数 QTL 不能在 R2 和 R6 时期重复检测到, 控制其表达的遗传机制较为复杂; 连锁群 O 上标记区间 Sat_231—Sat_196 在大豆 R2 和 R6 时期均检测到, 该区间可能存在稳定表达的控制光合器官内禀结构和功能的基因, 具有一定的育种价值。

关键词: 大豆; 快速叶绿素荧光参数 (JIP 参数); 重组自交系; QTL 定位

QTL Mapping for Fast Chlorophyll Fluorescence Parameters in Soybean

YIN Zhi-tong^{1,2}, MENG Fan-fan¹, SONG Hai-na¹, CHAO Mao-ni¹, XU Xiao-ming³,
DENG De-xiang², YU De-yue¹

(¹National Center for Soybean Improvement, Nanjing Agricultural University/National Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095; ²College of Agronomy, Yangzhou University / Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province / Key Laboratory of Plant Functional Genomics, Ministry of Education, Yangzhou 225009, Jiangsu; ³College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095)

Abstract: 【Objective】 The present study is aimed to identify QTL associated with fast chlorophyll fluorescence parameters (JIP parameters), examine the genetic relationships among different parameters, and compare the genetic base underlying the parameters between the two growth stages of R2 and R6 in soybean. 【Method】 A pot experiment was carried out to evaluate five JIP parameters at R2 growth stage using 184 recombinant inbred lines (RILs) derived from a cross between two varieties of Kefeng 1 and Nannong 1138-2, and then the QTL of above parameters were detected and mapped. 【Result】 A total of 16 QTL, located on linkage groups (LGs) A1, C2, D2, I, M, N and O, respectively, were identified, and explained phenotypic variation ranging from 4.40% to 20.06% with the LOD score from 2.40 to 5.65. Three major genomic regions were detected to be associated with several parameters simultaneously, which were between markers Satt286 and Satt316 on LG C2, marker Sat_418 and Satt650 on LG I, and marker Sat_231 and sat_196 on LG O, respectively. 【Conclusion】 Different JIP parameters might be controlled by the same or different genes. Most of the QTL associated with JIP parameters were not detected consistently at R2 and R6 growth stage, indicating that the genetic mechanism underlying the JIP parameters is relatively complicated. The marker interval between Sat_231 and

收稿日期: 2011-06-22; 接受日期: 2011-10-17

基金项目: 国家“973”项目 (2010CB125906, 2009CB118400)、江苏高校优势学科建设工程资助项目

联系方式: 印志同, Tel: 0514-87972178; E-mail: ztyin@yzu.edu.cn. 通信作者喻德跃, Tel/Fax: 025-84396410; E-mail: dyyu@njau.edu.cn

Sat_196 on LG O was detected at both R2 and R6 growth stage, and this genomic region may contain stably expressing genes underlying the intrinsic features of the photosynthetic apparatus and be useful in the breeding practice of soybean.

Key words: soybean; fast chlorophyll fluorescence parameters (JIP parameters); recombinant inbred line (RIL); QTL mapping

0 引言

【研究意义】光合作用是光合器官将光能转化为化学能的过程。光合器官天线色素分子吸收的光能主要用于反应中心的光化学反应, 剩余的能量则以叶绿素荧光、热耗散等方式耗散掉, 三者之间存在此消彼长的相互竞争关系。因此, 叶绿素荧光的变化可以反映出光合作用的变化^[1]。植物发出的荧光强度随时间变化而变化, 从暗适应到暴露在光下, 荧光强度先快速上升, 然后渐渐下降^[2]。荧光随时间变化的曲线称为叶绿素荧光诱导动力学曲线。在曲线上升阶段, 荧光由最小荧光 F_0 , 相继经过两个拐点 F_j 和 F_I , 最后达到最高峰 F_p 。该阶段称作 OJIP 曲线, 主要反映光系统 II (PSII) 原初光化学反应及光合器官结构和状态的变化。在曲线下降阶段, 荧光由最高峰 F_p , 相继经过 F_s' 和 F_m' , 最终达到稳态荧光 F_T' 。该阶段称作 PSMT 曲线, 主要反映光合碳代谢的变化, 荧光强度随着光合碳代谢速率的上升而逐渐下降^[3]。根据曲线上若干特征信号点, 可以构造出多种叶绿素荧光参数。定位与荧光参数相关的 QTL, 对于揭示控制光合作用的遗传机理、基因克隆和分子标记辅助选择具有重要意义。【前人研究进展】通过分析叶绿素荧光诱导动力学曲线, 研究者已构造出许多经验参数, 用来指示植物光合作用效率的大小, 如最常用的 PSII 最大光化学产量 F_v/F_m 和实际光化学产量 Φ_{PSII} 等^[4-5]。经验参数虽然被广泛应用, 但是与光合器官内的具体生理生化反应过程间尚无明确对应关系^[2]。Strasser 等^[6]系统研究了荧光和光合器官内各生理生化反应过程间的关系, 提出天线色素分子吸收的能量 (ABS) 除以热能和荧光形式耗散掉外, 其余则被反应中心 (RC) 捕获 (TR), 在反应中心激发能转化为还原能, 将初级醌受体 Q_A 还原为 Q_A^- , 后者可以被重新氧化, 产生电子传递 (ET), 使传递的电子还原 (RE) 光系统 I (PSI) 电子受体, 在此基础上建立了分析 OJIP 曲线的 JIP 测定方法。由 JIP 测定推导出的参数称为快速叶绿素荧光参数 (JIP 参数)。JIP 参数反映光合器官内各生理生化反应步骤上的能量传递情况, 如单位反应中心吸收的光能 ABS/RC 、反应中心捕获的量子产额 TR_0/ABS (Φ_{P_0})、捕获能量中用于电子传递的量子产

额 ET_0/TR_0 (Ψ_{E_0})、电子传递中用来还原 PSI 受体的量子产额 RE_0/ET_0 (δ_{R_0}) 和以吸收光能为基础的性能指数 PI_{ABS} 等。随着现代 DNA 分子标记技术的发展, QTL 定位分析可以把植物目标性状的变异与基因组上单个座位联系起来^[7-9]。关于经验荧光参数 QTL 定位的研究现已有少量报道^[10-11]。如 Jompuk 等^[10]利用 233 份玉米重组自交系检测到与经验参数 Φ_{PSII} 和 F_v/F_m 相关的 QTL。Guo 等^[11]利用 194 份大麦重组自交系检测到与经验参数 F_v/F_m 相关的 QTL。笔者首先开展了 JIP 参数 QTL 定位研究, 利用 184 份大豆重组自交系, 在 R6 时期 (鼓粒盛期) 检测到与 5 个 JIP 参数 (ABS/RC 、 TR_0/ABS 、 ET_0/TR_0 、 RE_0/ET_0 和 PI_{ABS}) 相关的多个 QTL, 并发现这些参数与光合速率、经验荧光参数间存在显著相关^[12-13]。【本研究切入点】大豆 R2 时期 (开花盛期) 是决定荚数的关键时期, 提高该时期植株光能利用率将有助于促进大豆开花结荚, 目前有关大豆 R2 时期 JIP 参数 QTL 定位尚未见报道。【拟解决的关键问题】本研究利用上述 184 份大豆重组自交系, 于 R2 时期检测 JIP 参数 QTL, 并与 R6 时期研究结果进行比较, 以明确大豆不同生育时期控制 JIP 参数遗传基础的异同, 为该类参数相关基因的和分子标记辅助选择提供有价值的标记信息。

1 材料与方法

1.1 试验材料与遗传连锁图

选用大豆品种科丰 1 号和南农 1138-2 及其杂交衍生的重组自交系群体 NJRIKY (F7:11), 包含 184 个家系。该群体的 SSR 图谱由 Fu 等^[14]构建, 含 221 个 SSR 标记、3 个 EST-SSR 标记和 1 个抗大豆花叶病毒 (SMV) 基因, 分布在 24 个连锁群, 总长 2 625.9 cM, 标记间平均距离 11.7 cM。大多数连锁群图谱与 Cregan 等^[15]的一致。

1.2 试验设计

2008 年在南京农业大学江浦试验站进行盆栽。每塑料盆装土 3.0 L。采用完全随机化设计, 每家系种植 6 盆。为了控制环境对表型性状测定的影响, 根据前 3 年记载的各份材料的熟期, 将试验材料分为 3 组。分期播种以保证所有材料在采集表型数据时处于类似的

生育阶段。播种日期分别为5月12日、19日和26日。每盆种9粒，出苗后7d，定苗至1株。在试验材料的生长过程中，保证充足的营养和水分供应。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 JIP 参数的测定 JIP 参数采用植物效率分析仪 (Handy PEA, Hansatech Instruments, UK) 测定。在 R2 时期，每份材料随机选取 4 株典型植株测定，每株测定 2—3 次。测定的叶片为植株倒三复叶的中间叶，测定方法参照文献[6]，在室温 25℃ 下进行，在早晨太阳升起前从植株上取下叶片，用湿纱布包裹置于黑暗中 30 min 以上，使其充分暗适应，测定时用作用光 ($3\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 照射经暗适应的叶片 1 s，记录下 OJIP 曲线。参照文献[6]，选取 OJIP 曲线上 5 个特征信号点计算出 JIP 参数 TR_0/ABS 、 ABS/RC 、 ET_0/TR_0 、 RE_0/ET_0 和 PI_{ABS} 。

1.3.2 QTL 定位方法 采用 Windows QTL Cartographer 2.5 的 CIM 方法定位 QTL^[16]，选择模型 6，向前回归方法，在被检区间选择每侧 10 cM 控制窗口。进行 1 000 次重排获得 QTL 显著的 LOD 阈值 ($P <$

0.05)^[17]。为了能够较多地检测到可能存在的 QTL，并且更加全面地考察各性状间的遗传关系，在结合重排试验的基础上，人为地将 LOD 阈值设定为 2.0^[18-19]。同一性状在同一连锁群上的 LOD 峰值相距在 10 cM 左右，且置信区间重叠者，被认为是相同的 QTL^[16]。

1.4 数据统计与分析

用 SPSS 17.0 的相应程序完成性状的方差分析、相关分析和描述统计。

2 结果

2.1 JIP 参数的表型变异

TR_0/ABS 、 ET_0/TR_0 、 RE_0/ET_0 、 ABS/RC 和 PI_{ABS} 等 5 个 JIP 参数表现见表 1 和图 1。所有参数在重组自交系间均存在极显著差异。它们的分布均近似正态分布，变异幅度大，存在明显的超亲分离现象。除 ABS/RC 外，其它参数在亲本间均存在显著或极显著差异。科丰 1 号的 TR_0/ABS 、 ET_0/TR_0 、 RE_0/ET_0 和 PI_{ABS} 均大于南农 1138-2 的，表明在光合作用原初反应阶段科丰 1 号的光合器官在光能吸收、传递和 (或) 电子

表 1 大豆重组自交系群体及其亲本的 JIP 参数统计分析

Table 1 General statistics for JIP parameters of RILs and their parents in soybean

性状 Traits	重组自交系群体 RIL population				亲本 Parents(Mean±SD)		F 测验 F-test	
	平均数	范围	峰度	偏度	南农 1138-2	科丰 1 号	家系间	亲本间
	Mean±SD	Range	Kurtosis	Skewness	Nannong 1138-2	Kefeng 1	Among RILs	Between parents
TR_0/ABS	0.843±0.0100	0.807-0.864	0.089	-0.475	0.834±0.0034	0.852±0.0067	15.88**	28.87**
ET_0/TR_0	0.552±0.0469	0.410-0.647	-0.376	-0.004	0.530±0.0133	0.598±0.0254	20.01**	41.32**
RE_0/ET_0	0.497±0.0473	0.388-0.657	0.204	-0.027	0.448±0.0435	0.477±0.0192	12.25**	3.58*
ABS/RC	2.015±0.0139	1.695-2.673	2.482	0.909	2.005±0.0729	1.930±0.1805	10.10**	0.634
PI_{ABS}	3.521±1.0216	1.503-6.866	-0.159	0.373	2.834±0.2626	4.558±1.0759	13.35**	15.80**

SD 为标准差，**表示在 0.01 水平上显著，*表示在 0.05 水平上显著。 TR_0/ABS : 反应中心捕获的量子产额； ET_0/TR_0 : 用于电子传递的量子产额； RE_0/ET_0 : 电子传递中用来还原 PSI 受体的量子产额； ABS/RC : 单位反应中心吸收的光能； PI_{ABS} : 以吸收光能为基础的性能指数。下同

SD, standard deviation; **, Significant at the 0.01 probability level; *, Significant at the 0.05 probability level. TR_0/ABS , maximum quantum yield of primary photochemistry; ET_0/TR_0 , probability that a trapped exciton moves an electron into the electron transport chain beyond Q_A^- ; RE_0/ET_0 , probability that an electron beyond Q_A^- to reduce end acceptors at PSI electron acceptor side; ABS/RC , energy absorbed by RC of photosynthetic apparatus; PI_{ABS} , performance index. The same as below

传递能力上高于南农 1138-2。

2.2 JIP 参数间的相关

相关分析 (表 2) 表明，5 个 JIP 参数间存在极显著相关。除 ABS/RC 与其它参数间的相关系数均表现为负值外，其它参数两两间均表现为正值。 PI_{ABS} 、 TR_0/ABS 和 ET_0/TR_0 间存在较大正相关，与 ABS/RC 间存在较大负相关，与 RE_0/ET_0 间相关系数相对较小。笔者在该群体 R6 时期也发现了相类似现象^[12]。

表 2 大豆 JIP 参数间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients among JIP parameters in soybean RIL population

性状 Trait	TR_0/ABS	ET_0/TR_0	RE_0/ET_0	ABS/RC
ET_0/TR_0	0.824**			
RE_0/ET_0	0.269**	0.479**		
ABS/RC	-0.745**	-0.732**	-0.422**	
PI_{ABS}	0.869**	0.947**	0.470**	-0.805**

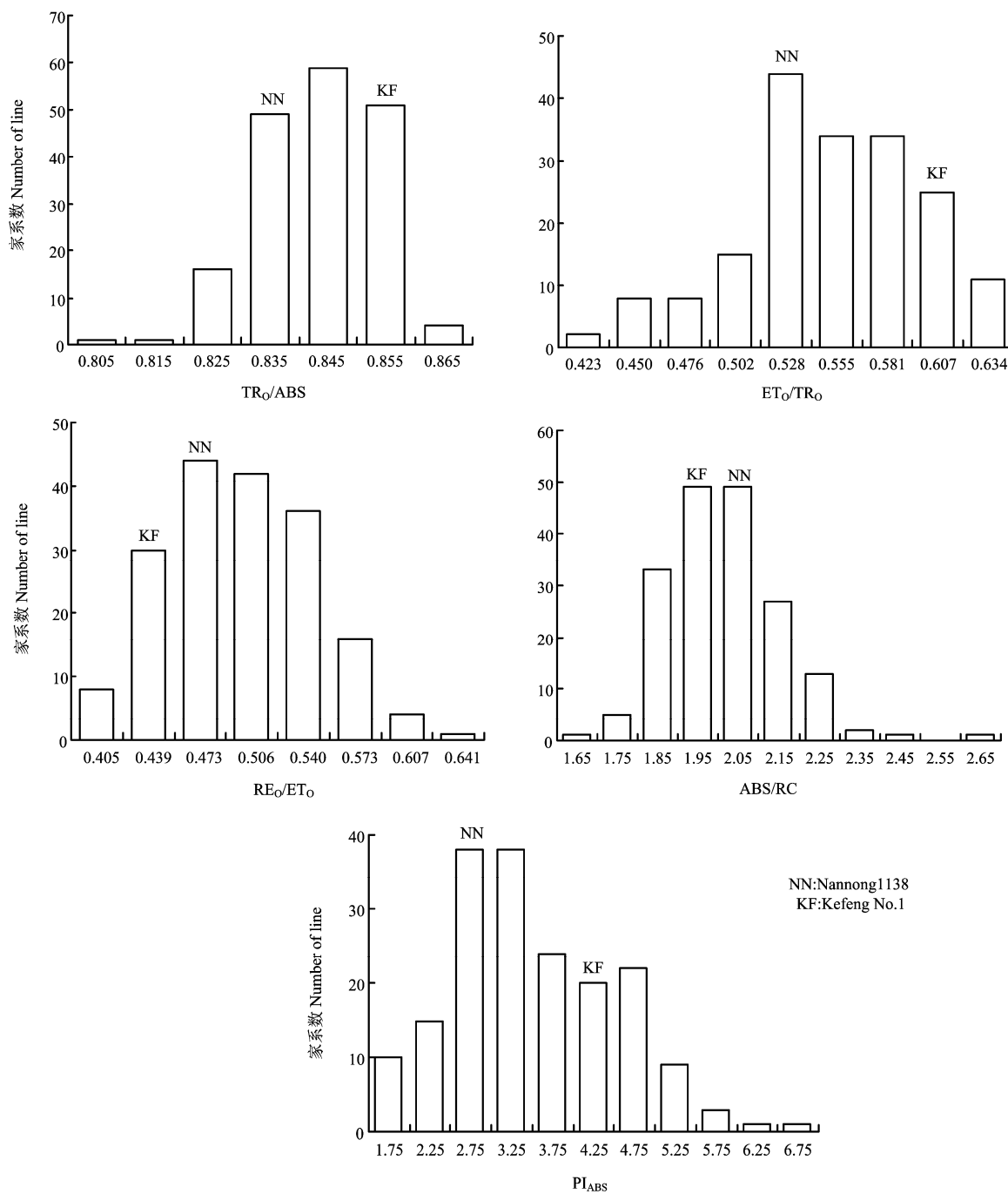


图 1 大豆重组自交系群体 TR₀/ABS、ET₀/TR₀、RE₀/ET₀、ABS/RC 和 PI_{ABS} 的频率分布

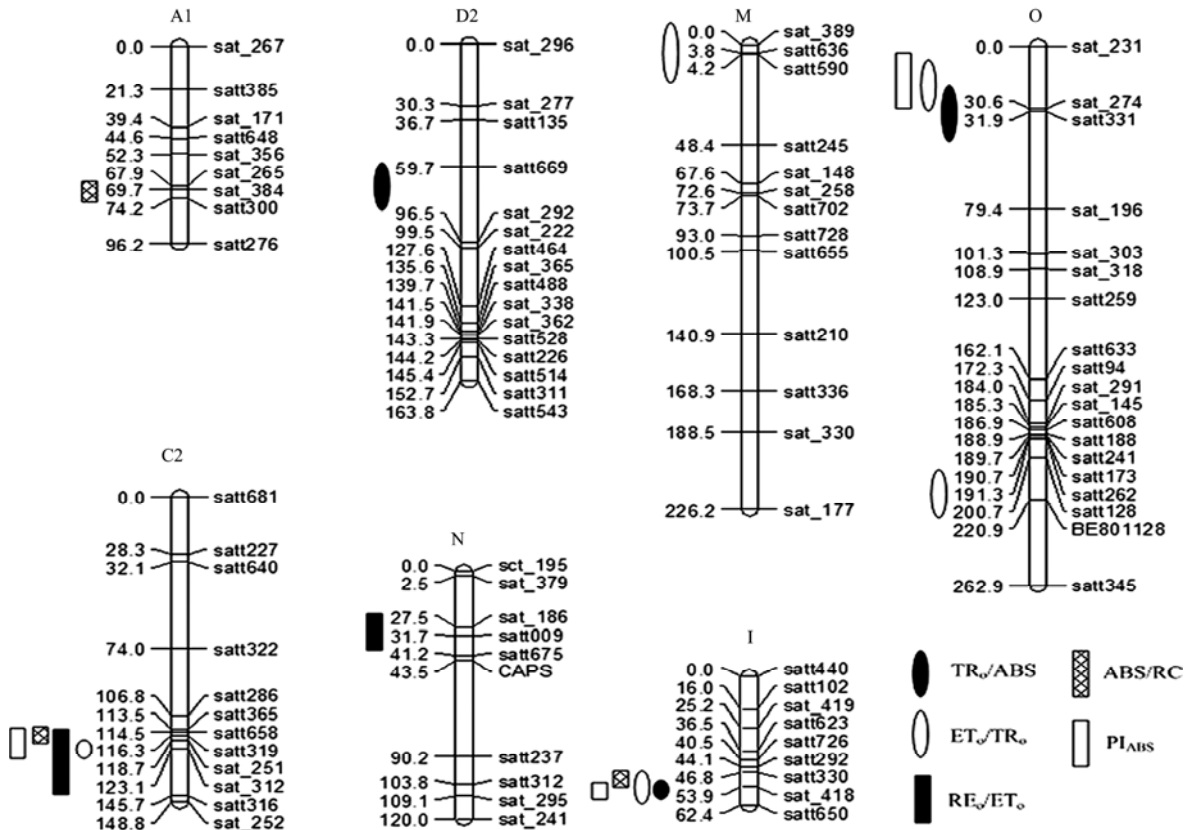
Fig. 1 Frequency distribution of TR₀/ABS, ET₀/TR₀, RE₀/ET₀, ABS/RC and PI_{ABS} in soybean RIL population

2.3 JIP 参数的 QTL 检测

5 个 JIP 参数共检测到 16 个 QTL (表 3, 图 2)。这些 QTL 分布在连锁群 A1、C2、D2、I、M、N 和 O 上, LOD 值为 2.40—5.65, 贡献率为 4.40%—20.06%。控制单个参数的 QTL 数目为 2—5 个。5 个 JIP 参数均检测到增效基因分别来自两个亲本的 QTL; 加性效应

为正值表示增效基因来自科丰 1 号, 负值则表示增效基因来自南农 1138-2。

检测到 3 个效应较大的染色体区间同时控制多个参数的遗传变异 (表 3, 图 2)。(1) 连锁群 C2 上标记区间 Satt286—Satt316 同时控制 ET₀/TR₀、RE₀/ET₀、ABS/RC 和 PI_{ABS}, 该区间内除控制 ABS/RC



每个连锁群右侧是 SSR 标记，左侧是标记距顶端的遗传距离，QTL 用柱状或椭圆状图形标注在连锁群左侧相应的 SSR 标记附近。图形长度与表 3 中 QTL 置信区间大小成正比
 Markers are shown to the right of the linkage groups and cumulative distances in centimorgans on the left. QTL, represented by bars or ovals, are shown to the left of the linkage groups, close to their corresponding markers. The lengths of the bars (ovals) are proportional to the confidence interval of corresponding QTL as shown in Tables 3

图 2 与大豆 R2 时期 JIP 参数有关的 QTL 在大豆连锁群中的位置

Fig. 2 Locations of QTL for JIP parameters at R2 growth stage in soybean linkage group

的增效基因来自科丰 1 号外，其它参数增效基因均来自南农 1138-2。(2) 连锁群 I 上标记区间 Sat_418—Satt650 同时控制 TR_o/ABS、ET_o/TR_o、ABS/RC 和 PI_{ABS}，该区间内除控制 ABS/RC 的增效基因来自科丰 1 号外，其它参数增效基因均来自南农 1138-2。(3) 连锁群 O 上标记区间 Sat_231—Sat_196 同时控制 TR_o/ABS、ET_o/TR_o 和 PI_{ABS}，该区间控制参数的增效基因均来自科丰 1 号。除上述 3 个主要染色体区间外，还检测到连锁群 D2 上控制 TR_o/ABS、连锁群 M 和 O 上控制 ET_o/TR_o、连锁群 N 上控制 RE_o/ET_o 和连锁群 A1 上控制 ABS/RC 的 QTL。

3 讨论

本研究在一套大豆重组自交系群体中，于 R2 时期检测到 16 个控制 JIP 参数的 QTL，分别位于 7 个连

锁群上(表 3，图 2)。对照笔者之前在该群体 R6 时期 JIP 参数 QTL 定位结果^[12-13]，除位于连锁群 O 上标记区间 Sat_231—Sat_196 重复检测到外，其它区间均未能再次检测到。JIP 参数多数 QTL 未能重复检测到，表明控制其表达的遗传机制较为复杂。相同现象也出现在大豆光合气体交换参数上^[20]。JIP 参数易受环境影响，在不同环境中或不同生育阶段基因表达方式可能不同。前人多项研究也表明，不同环境条件会引起控制光合相关性状 QTL 的差异表达^[21-22]。

PI_{ABS} 是一个综合参数，由 ABS/RC、TR_o/ABS (Φ_{Po}) 和 ET_o/TR_o (Ψ_{Eo}) 推导而来：PI_{ABS}=(RC/ABS) [Φ_{Po}/(1-Φ_{Po})] [Ψ_{Eo}/(1-Ψ_{Eo})]^[6]，该参数反映光合器官的整体性能。本研究中，PI_{ABS} 在 3 个标记区间和 ABS/RC、TR_o/ABS (Φ_{Po}) 或 ET_o/TR_o (Ψ_{Eo}) 共位(表 3，图 2)。相类似情况也曾出现在大豆 R6 时期^[12]。这些结果表

表 3 大豆 JIP 参数 QTL 的主要特征

Table 3 Main characteristics of QTL for JIP parameters in soybean

性状 Trait	QTL	连锁群 Linkage group	标记区间 Marker interval	位置 Position (cM)	置信区间 Confidence interval	LOD 值 LOD peak	贡献率 R^2 (%)	加性效应 Additive effect
TR _o /ABS	<i>qtrD2.1</i>	D2	Satt669-Sat_292	69.71	52.4-93.8	2.40	7.89	0.003
	<i>qtrI.1</i>	I	Sat_418-Satt650	53.91	50.7-57.3	4.05	7.69	-0.003
	<i>qtrO.1</i>	O	Satt331-Sat_196	41.91	8.3-55.7	4.05	16.83	0.0044
ET _o /TR _o	<i>qetC2.1</i>	C2	Sat_251-Sat_312	118.71	116.0-122.4	3.45	6.26	-0.0124
	<i>qetI.1</i>	I	Sat_418-Satt650	53.91	46.4-59.9	2.44	4.40	-0.0099
	<i>qetM.1</i>	M	Satt590-Satt245	6.21	0.0-25.6	2.90	6.17	-0.0117
	<i>qetO.1</i>	O	Sat_231-Sat_274	12.01	0.0-21.2	5.20	20.06	0.0214
	<i>qetO.2</i>	O	Satt262-Satt128	193.31	200-221.0	2.68	5.53	0.0112
RE _o /ET _o	<i>qreC2.1</i>	C2	Sat_312-Satt316	131.11	109.8-137.9	5.10	17.67	-0.0203
	<i>qreN.1</i>	N	Sat_186-Satt009	29.51	16.2-31.7	3.66	8.05	0.0171
ABS/RC	<i>qabA1.1</i>	A1	Sat_384-Satt300	69.71	60.8-88.1	2.46	4.76	-0.0305
	<i>qabC2.1</i>	C2	Satt286-Satt365	112.81	106.4-114.7	2.93	6.01	0.0357
	<i>qabI.1</i>	I	Sat_418-Satt650	53.91	49.5-59.9	2.59	5.03	0.0316
PI _{ABS}	<i>qpiC2.1</i>	C2	Sat_251-Sat_312	120.71	106.2-131.0	3.35	6.97	-0.2775
	<i>qpiI.1</i>	I	Sat_418-Satt650	55.91	47.7-59.9	2.59	5.57	-0.2419
	<i>qpiO.1</i>	O	Sat_231-Sat_274	20.01	8.6-57.1	5.65	20.06	0.4616

加性效应为正值表示增效基因来自科丰 1 号；加性效应为负值表示增效基因来自南农 1138-2

Positive additive effects mean that high values of the trait were inherited from Kefeng 1; Negative additive effects mean that high values of the trait were inherited from Nannong 1138-2

明，在连锁群 C2 上的共区间内，通过提高 ET_o/TR_o；在连锁群 I 上的共区间内，通过提高 TR_o/ABS 或 ET_o/TR_o、或降低 ABS/RC；在连锁群 O 上的共区间内，通过提高 TR_o/ABS 或 ET_o/TR_o 均可提高 PI_{ABS}。

一因多效现象在生物性状的遗传控制中广泛存在。参数 TR_o/ABS、ET_o/TR_o、ABS/RC 和 RE_o/ET_o 分别代表光合器官内 4 个相互独立的能量传递过程^[6]。本研究在连锁群 C2、I 和 O 上检测到这些参数间的共区间（表 3，图 2），表明控制它们的基因可能存在一因多效现象。共区间内可能含有控制光合器官内禀结构与功能的基因，该基因的表达可同时影响多个 JIP 参数。本研究还检测到一些标记区间仅与单一参数有关，如连锁群 D1 上控制 TR_o/ABS、连锁群 M 和 O 上控制 ET_o/TR_o、连锁群 N 上控制 RE_o/ET_o、连锁群 A1 上控制 ABS/RC 等标记区间，表明 4 个参数除了共同控制基因外，还各自存在特定的控制基因。

连锁群 O 上的标记区间 Sat_231—Sat_196 在大豆

R2 和 R6 时期均检测到 JIP 参数 QTL（表 3，图 2）。在与本研究相同的群体中，该标记区间还检测到与产量相关的 QTL^[9,23]，并且加性效应方向与 JIP 参数 QTL 一致。因此，该标记区间在育种中可能具有较大利用价值。叶绿素荧光参数影响植物光合能力^[1,6]，作物光合能力又与产量紧密相关^[24-25]。育种上可通过分子标记手段对该区间进行选择，聚合有利基因实现作物光合能力和产量的同步提高。本研究仅是 JIP 参数 QTL 的初步定位，离育种应用尚有一段距离，考虑到只有那些在多数遗传材料和环境稳定表达的 QTL 才更具育种价值，今后有必要在不同大豆群体和不同环境条件下开展 JIP 参数 QTL 定位研究。

Stirbet 和 Govindjee^[2]最近较为详细地讨论了推导 JIP 参数的前提假设，主要包括：叶绿素荧光淬灭主要由 Q_A 完成；PSII 单位表现为同质、有活性且相互独立；反应中心关闭时荧光值最大，开放时荧光值最小；PSII 天线色素含量与样品吸收的光子成正比；荧光由

O 点上升到 P 点过程中, 样品生理状态无明显变化, 传递到 Q_A 的电子数与反应中心捕获的激发子相等, 耗散的能量与荧光值成正比; 荧光由 O 点上升到 J 点过程中, Q_A 仅被氧化还原一次; 荧光由 J 点上升到 I 点过程中, 质体醌 (PQ) 库开始被逐渐还原。研究者目前对上述假设还存在一些争议, 如 Lazar 指出荧光由 O 点上升到 J 点的过程中, 少量 Q_A 会被二次氧化还原^[26]。连锁群 O 上标记区间 Sat_231—Sat_196 在大豆 R2 和 R6 时期均检测到与 JIP 参数的遗传变异有关, 该区间内可能存在稳定表达的控制光合器官内禀结构与功能的基因。未来对此基因的精细定位、克隆和功能研究将有助于解析植物调控 JIP 参数的分子机制。

4 结 论

检测到 16 个大豆 R2 时期 JIP 参数 QTL, 多数 QTL 不能在 R2 和 R6 时期重复检测到, 控制其表达的遗传机制较为复杂; 既检测到同时控制多个参数的染色体区间, 也检测到仅与单一参数有关的区间, 表明不同参数间既有共同的控制基因, 也有各自独特的控制基因; 连锁群 O 上标记区间 Sat_231—Sat_196 在大豆 R2 和 R6 时期均被检测到, 该区间可能存在稳定表达的控制光合器官内禀结构和功能的基因, 具有一定的育种应用和 JIP 参数分子机制研究价值。

References

- [1] Krause G, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Biology*, 1991, 42: 313-349.
- [2] Stirbet A, Govindjee Z. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*, 2011, 236-257.
- [3] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(6): 559-566.
Li P M, Gao H Y, Strasser R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, 31(6): 559-566. (in Chinese)
- [4] Bilger W, Schreiber U. Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. *Photosynthesis Research*, 1986, 10: 303-308.
- [5] Genty B, Briantais J M, Baker N. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, 900: 87-92.
- [6] Strasser R J, Srivastava A, Tsimilli-Michael M. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient/Papageorgiou G C, Govindjee. Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis (Advances in photosynthesis and respiration). The Netherlands: Springer, 2004: 321-362.
- [7] 梁慧珍, 王树峰, 余永亮, 练云, 王庭峰, 位艳丽, 巩鹏涛, 刘学义, 方宣钧. 大豆异黄酮与脂肪、蛋白质含量基因定位分析. *中国农业科学*, 2009, 42(8): 2652-2660.
Liang H Z, Wang S F, Yu Y L, Lian Y, Wang T F, Wei Y L, Gong P T, Liu X Y, Fang X J. QTL mapping of isoflavone, oil and protein content in soybean. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(8): 2652-2660. (in Chinese)
- [8] 丁安明, 崔法, 李君, 赵春华, 王秀芹, 王洪刚. 小麦单株产量与株高的 QTL 分析. *中国农业科学*, 2011, 44(14): 2857-2867.
Ding A M, Cui F, Li J, Zhao C H, Wang X Q, Wang H G. QTL analysis on grain yield per plant and plant height in wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(14): 2857-2867. (in Chinese)
- [9] Yin Z T, Meng F F, Song H N, Wang X L, Xu X M, Yu D Y. Expression quantitative trait loci analysis of two genes encoding rubisco activase in soybean. *Plant Physiology*, 2010, 152: 1625-1637.
- [10] Jompuk C, Fracheboud Y, Stamp P, Leipner J. Mapping of quantitative trait loci associated with chilling tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under field conditions. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56: 1153-1163.
- [11] Guo P, Baum M, Varshney R K, Graner A, Grando S, Ceccarelli S. QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought. *Euphytica*, 2008, 163:203-214.
- [12] Yin Z T, Meng F F, Song H N, He X H, Xu X M, Yu D Y. Mapping quantitative trait loci associated with chlorophyll a fluorescence parameters in soybean (*glycine max* (L.) merr.). *Planta*, 2010, 231: 875-885.
- [13] Yin Z T, Meng F F, Song H N, Wang X L, Chao M N, Zhang G Z, Xu X M, Deng D X, Yu D Y. The expression of the *GmFtsH9* gene correlates with in vivo photosystem II function, probed by chlorophyll a transient and eQTL mapping in a soybean population of recombinant inbred lines. *Planta*, 2011, 234: 815-827.
- [14] Fu S X, Zhan Y, Zhi H J, Gai J Y, Yu D Y. Mapping of SMV resistance gene *Rsc-7* by SSR markers in soybean. *Genetica*, 2006, 128: 63-69.
- [15] Cregan P B, Jarvik T, Bush A L, Shoemaker R C, Lark K G, Kahler A L, Kaya N, VanToai T T, Lohnes D G, Chung J, Specht J E. An

- integrated genetic linkage map of the soybean genome. *Crop Science*, 1999, 39: 1464-1490.
- [16] Wang S C, Basten C J, Zeng Z B. *Windows QTL Cartographer v2.5*. Raleigh, NC: North Carolina State University, 2011.
- [17] Churchill G A, Doerge R W. Empirical threshold values for quantitative trait mapping. *Genetics*, 1994, 138: 963-971.
- [18] Lee S Y, Ahn J H, Cha Y S, Yun D W, Lee M C, Ko J C, Lee K S, Eun M Y. Mapping QTLs related to salinity tolerance of rice at the young seedling stage. *Plant Breeding*, 2007, 126: 43-46.
- [19] Landjeva S, Neumann K, Lohwasser U, Börner A. Molecular mapping of genomic regions associated with wheat seedling growth under osmotic stress. *Biologia Plantarum*, 2008, 52: 259-266.
- [20] 印志同, 宋海娜, 孟凡凡, 许晓明, 喻德跃. 大豆光合气体交换参数的 QTL 分析. *作物学报*, 2010, 36(1): 92-100.
- Yin Z T, Song H N, Meng F F, Xu X M, Yu D Y. QTL mapping for photosynthetic gas-exchange parameters in soybean. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(1): 92-100. (in Chinese)
- [21] Fracheboud Y, Jompuk C, Ribaut J M, Stamp P, Leipner J. Genetic analysis of cold-tolerance of photosynthesis in maize. *Plant Molecular Biology*, 2004, 56: 241-253.
- [22] Fracheboud Y, Ribaut J M, Vargas M, Messmer R, Stamp P. Identification of quantitative trait loci for cold-tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 1967-1977.
- [23] Cui S Y, He X H, Fu S X, Meng Q C, Gai J Y, Yu D Y. Genetic dissection of the relationship of apparent biological yield and apparent harvest index with seed yield and yield related traits in soybean. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2008, 59: 86-93.
- [24] Padraic J F, Jeremy H, Mark G M A. Natural genetic variation in plant photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 2011, 16: 327-335.
- [25] Sinclair T R, Purcell L C, Sneller C H. Crop transformation and the challenge to increase yield potential. *Trends in Plant Science*, 2004, 9: 70-75.
- [26] Lazar D. Modeling of light-induced chlorophyll a fluorescence rise (O-J-I-P transient) and changes in 820 nm-transmittance signal. *Photosynthetica*, 2009, 47: 483-498.

(责任编辑 郭银巧)