

# ‘中山杉 302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的 QTL 定位

郭金博<sup>1,2</sup>, 华建峰<sup>1</sup>, 殷云龙<sup>1</sup>, 杨颖<sup>1,①</sup>

[1. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园) 江苏省落羽杉属树木种质创新与繁育工程研究中心, 江苏 南京 210014;  
2. 南京林业大学生物与环境学院, 江苏 南京 210037]

**摘要:** 对‘中山杉 302’(*Taxodium ‘Zhongshanshan 302’*)×墨西哥落羽杉(*T. mucronatum* Tenore)回交子代叶片的光合性状(包括净光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和蒸腾速率)及叶绿素含量(包括叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量)进行统计分析,并对这些性状进行 QTL 定位。结果表明:这 7 个性状的频率呈正态分布。净光合速率均值为 3.91 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,气孔导度均值为 0.23 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,胞间 CO<sub>2</sub> 浓度均值为 190.94 μmol·mol<sup>-1</sup>,蒸腾速率均值为 5.17 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量均值分别为 0.48、0.16 和 0.64 mg·g<sup>-1</sup>;胞间 CO<sub>2</sub> 浓度变异系数最小(7.39%),其余 6 个性状变异系数较大,均在 25.00% 及以上,以气孔导度变异系数最大(43.48%)。QTL 定位结果表明:除蒸腾速率和叶绿素 b 含量外,其余 5 个性状共定位到 8 个主效 QTLs,包含 98 个 SLAF 标记,且这些主效 QTLs 的置信区间不同。净光合速率、气孔导度和叶绿素 a 含量各定位到 1 个主效 QTL,分别位于 1 号连锁群(*q1-1*)和 11 号连锁群(*q11-1* 和 *q11-2*),各包含 25、3 和 13 个 SLAF 标记,解释表型贡献率分别为 5.68%、7.85% 和 10.95%;胞间 CO<sub>2</sub> 浓度定位到 2 个主效 QTLs,均位于 6 号连锁群(*q6-1* 和 *q6-2*),各含 3 和 1 个 SLAF 标记,解释表型贡献率分别为 9.76%~10.70% 和 0.62%;总叶绿素含量定位到 3 个主效 QTLs,分别位于 1 号连锁群(*q1-2*)和 11 号连锁群(*q11-3* 和 *q11-4*),各包含 26、26 和 1 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 6.51%~6.64%、9.66% 和 6.60%。并且,*q6-2* 的加性效应值为正值,其余 QTLs 的加性效应值均为负值。研究结果显示:这 8 个主效 QTLs 的置信区间不同,不存在“一因多效”现象,且这些 QTL 区间基因主要参与光合性状和叶绿素含量的负调控。

**关键词:** 落羽杉属; ‘中山杉’; 光合性状; 叶绿素; QTL 定位; SLAF 标记

中图分类号: Q943.2; S791 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2021)03-0001-07

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2021.03.01

**QTL mapping of photosynthetic traits and chlorophyll content in leaf of backcross progenies of *Taxodium ‘Zhongshanshan 302’* × *T. mucronatum*** GUO Jinbo<sup>1,2</sup>, HUA Jianfeng<sup>1</sup>, YIN Yunlong<sup>1</sup>, YANG Ying<sup>1,①</sup> (1. Jiangsu Engineering Research Center for *Taxodium* Rich. Germplasm Innovation and Propagation, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China; 2. College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2021, 30(3): 1-7

**Abstract:** Statistical analysis was conducted for photosynthetic traits (including net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, and transpiration rate) and chlorophyll content (including chlorophyll a, chlorophyll b, and total chlorophyll contents) in leaf of backcross progenies of *Taxodium ‘Zhongshanshan 302’* × *T. mucronatum* Tenore, and QTL mapping was performed for these

收稿日期: 2020-12-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31700588); 江苏省政策引导类计划(引进外国人才专项)资金项目(BX2020010); 中央财政林业科技推广示范资金项目(苏[2020]TG04)

作者简介: 郭金博(1989—),女,河南商水人,博士研究生,主要研究方向为植物资源与生态环境。

①通信作者 E-mail: yo.ri@163.com

引用格式: 郭金博, 华建峰, 殷云龙, 等. ‘中山杉 302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的 QTL 定位[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(3): 1-7.

traits. The results show that the frequency of these 7 traits shows a normal distribution. The mean of net photosynthetic rate is  $3.91 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , that of stomatal conductance is  $0.23 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , that of intercellular  $\text{CO}_2$  concentration is  $190.94 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , that of transpiration rate is  $5.17 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , and those of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and total chlorophyll contents are 0.48, 0.16, and  $0.64 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ , respectively; the coefficient of variation of intercellular  $\text{CO}_2$  concentration is the smallest (7.39%), while those of other 6 traits are relatively large, all of them are 25.00% and above, and the coefficient of variation of stomatal conductance is the largest (43.48%). The QTL mapping result shows that except for transpiration rate and chlorophyll *b* content, other 5 traits are mapped to 8 major QTLs, which contain 98 SLAF markers, and the confidence intervals of these major QTLs are different. Net photosynthetic rate, stomatal conductance, and chlorophyll *a* content are each mapped to 1 major QTL, which locate at No. 1 linkage group (*q1-1*) and No. 11 linkage group (*q11-1* and *q11-2*), each contains 25, 3, and 13 SLAF markers, respectively, and their rates of explaining phenotypic variation are 5.68%, 7.85%, and 10.95%, respectively; intercellular  $\text{CO}_2$  concentration is mapped to 2 major QTLs, which locate at No. 6 linkage group (*q6-1* and *q6-2*), each contains 3 and 1 SLAF markers, respectively, and their rates of explaining phenotypic variation are 9.76%–10.70% and 0.62%, respectively; total chlorophyll content is mapped to 3 major QTLs, which locate at No. 1 linkage group (*q1-2*) and No. 11 linkage group (*q11-3* and *q11-4*), each contains 26, 26, and 1 SLAF markers, respectively, and their rates of explaining phenotypic variation are 6.51%–6.64%, 9.66%, and 6.60%, respectively. In addition, the additive effect value of *q6-2* is positive, while that of the other QTLs are negative. It is suggested that the confidence intervals of these 8 major QTLs are different, and there is no “one cause-multiple effects” phenomenon, and these QTL interval genes are mainly involved in negative regulation of photosynthetic traits and chlorophyll contents.

**Key words:** *Taxodium* Rich.; *T.* ‘Zhongshanshan’; photosynthetic trait; chlorophyll; QTL mapping; SLAF marker

杉科(Taxodiaceae)落羽杉属(*Taxodium* Rich.)植物为落叶或半常绿乔木,原产于北美及墨西哥。落羽杉属共3种,分别为池杉(*T. ascendens* Brongn.)、落羽杉[*T. distichum* (Linn.) Rich.]和墨西哥落羽杉(*T. mucronatum* Tenore),均为二倍体植物,单倍体细胞染色体数为11( $2n=22$ )<sup>[1]</sup>。江苏省中国科学院植物研究所从1973年起开展落羽杉属种间杂交试验,已选育出10多个优良无性系,定名为‘中山杉’(*T.* ‘Zhongshanshan’)<sup>[2-7]</sup>。提高‘中山杉’的生长量是其育种工作的主要目标之一<sup>[8-9]</sup>,其生物量与叶片积累的光合作用产物密切相关,因此,提高叶片光合效率可获得高光效速生‘中山杉’<sup>[10]</sup>。

植物叶片的叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度和蒸腾速率均属于微效多基因控制的数量性状,遗传规律复杂<sup>[11]</sup>。分子标记技术可快速、准确地改良植物的这些数量性状,目前已应用于水稻(*Oryza sativa* Linn.)<sup>[12]</sup>、大豆[*Glycine max* (Linn.) Merr.]<sup>[13]</sup>和玉米(*Zea mays* Linn.)<sup>[14]</sup>等农作物的高光效育种研究,但在林木高光效育种研究中却应用较少<sup>[15]</sup>。迄今为止,‘中山杉’育种仍以传统杂交方式为主,育种周期较长,获得的具优良性状的杂交后代

较少,因此,将分子标记技术应用于‘中山杉’育种工作十分必要。

SNP标记为第3代分子标记,具有分布丰度高、稳定性高、全自动化操作等优势,为高密度遗传图谱构建的理想工具<sup>[16]</sup>。然而,SNP标记的传统开发过程耗时费钱,获得的标记数量偏少<sup>[17]</sup>。虽然二代测序技术的发展使得在全基因组范围内查找SNP分子标记成为可能<sup>[18]</sup>,但多数林木的全基因组测序成本较高,为此,人们开发了简化基因组测序技术(SLAF)。该方法先用限制性内切酶降低基因组复杂程度,再用二代测序技术对酶切位点附近片段进行测序,大大地降低了SNP标记开发和基因分型的成本。

Yang等<sup>[19]</sup>利用SLAF测序技术在落羽杉属植物指纹图谱的基础上构建了一张更高密度的遗传图谱,该图谱平均图距0.18 cM,包含11条连锁群10710个SNP标记,是目前落羽杉属植物密度最高的遗传图谱。本研究以‘中山杉302’(*T.* ‘Zhongshanshan 302’)×墨西哥落羽杉回交子代 $\text{BC}_1$ 群体为研究对象,对现存的111株植株叶片的光合性状(包括净光合速率、气孔导度、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度和蒸腾速率)和叶绿素含量(包括叶绿素*a*、叶绿素*b*和总叶绿素含量)进

行统计和相关性分析,并利用本课题组前期构建的落羽杉属高密度遗传图谱<sup>[19]</sup>对这7个目标性状进行QTL定位,以期找到调控落羽杉属植物相关光合性状和叶绿素含量的主效基因,阐明这些性状的分子遗传机制,为开展高光效落羽杉属植物分子辅助育种研究奠定基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

以栽种在江苏省镇江市丹阳市233国道与312国道交叉口(地理坐标为东经119°34′、北纬31°55′)的‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代BC<sub>1</sub>群体<sup>[19]</sup>为研究对象,现存植株共111株。‘中山杉302’为1988年江苏省中国科学院植物研究所在落羽杉(母本)和墨西哥落羽杉(父本)的种间杂交子代(F<sub>1</sub>)中筛选出的优良无性系。

### 1.2 方法

**1.2.1 光合性状测定** 于2017年7月26日(天气晴朗)的8:00—11:00及13:00—16:00,以及7月27日(天气晴朗)的8:00—11:00及13:00—14:40,使用LI-6400便携式光合测定仪(美国LI-COR公司)测定所有植株距地面约1.5 m处的健康叶片的光合性状,测定指标包括净光合速率、气孔导度、胞间CO<sub>2</sub>浓度和蒸腾速率。每株选取3枚不同方向的叶片,每枚叶片重复检测3次,结果取平均值。测定时,以红蓝光为光源,光照强度为1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,叶室CO<sub>2</sub>浓度为380 μmol·mol<sup>-1</sup>。

**1.2.2 叶面积测定** 由于叶室内的叶片不能占满整个叶室,因此,待光合性状测定完毕后,需要准确测量被测叶片的面积,再根据被测叶片面积与叶室面积的比值以及各光合性状指标的测定值计算各指标的实际值。测定时,将小叶摘下,重新摆放,使叶片完全展开且互不遮挡,用Epson Perfection V700扫描仪(日本Epson公司)扫描,并用WinRHIZO软件计算被测叶片面积。

**1.2.3 叶绿素含量测定** 将扫描后叶片清洗干净、晾干并剪碎;称取3份碎叶,每份0.2 g;加入体积分数95%乙醇25 mL,避光浸提24 h。以体积分数95%乙醇为空白对照,在波长665、649和470 nm下分别测定提取液的吸光度。根据测定结果计算叶绿素a、叶绿素b及总叶绿素含量<sup>[20]</sup>。

### 1.3 数据处理

采用R/QTL V3.1.1软件的复合区间作图法对各性状进行QTL分析,通过PT检验1 000次设定阈值,首先考虑0.99置信度对应的似然函数比值对数值(logarithm of odds, LOD)阈值,若没有定位区间则考虑0.95和0.90置信度对应的LOD阈值。参照杨柳等<sup>[21]</sup>的标准,将LOD值大于2.0作为判定主效QTL存在的阈值,并将同一连锁群上重叠的或遗传距离小于5 cM的QTL归为一个基因座。同时,统计各主效QTL的加性效应值(additive effect value, ADD)和解释表型变异率(rate of explaining phenotypic variation, EXP)。

利用EXCEL 2007软件记录各指标的原始数据并计算各指标的最大值、最小值、平均值、标准差和变异系数;利用SPSS 19.0软件对各指标数据进行正态分布分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 ‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量统计分析

从供试‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的频率分布图(图1)看,供试7个性状的频率均呈现明显的正态分布。

供试植株叶片光合性状和叶绿素含量的统计结果(表1)表明:供试植株的净光合速率、气孔导度、胞间CO<sub>2</sub>浓度和蒸腾速率的变幅分别为0.50~7.98 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、0.06~0.52 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、150.60~216.01 μmol·mol<sup>-1</sup>和1.62~10.92 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,均值分别为3.91 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、0.23 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、190.94 μmol·mol<sup>-1</sup>和5.17 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。4个光合性状中,胞间CO<sub>2</sub>浓度的变异系数最小,为7.39%,而净光合速率、气孔导度和蒸腾速率的变异系数则较大,均高于30%。其中,气孔导度的变异系数为43.48%,净光合速率的变异系数为40.15%,蒸腾速率的变异系数为33.27%。

由表1还可见:叶绿素a含量、叶绿素b含量和总叶绿素含量的变幅分别为0.16~0.83、0.03~0.29和0.19~1.12 mg·g<sup>-1</sup>,均值分别为0.48、0.16和0.64 mg·g<sup>-1</sup>。3个指标中,叶绿素b含量的变异系数最大(37.50%),叶绿素a含量和总叶绿素含量的变异系数也较大,分别为25.00%和26.56%。

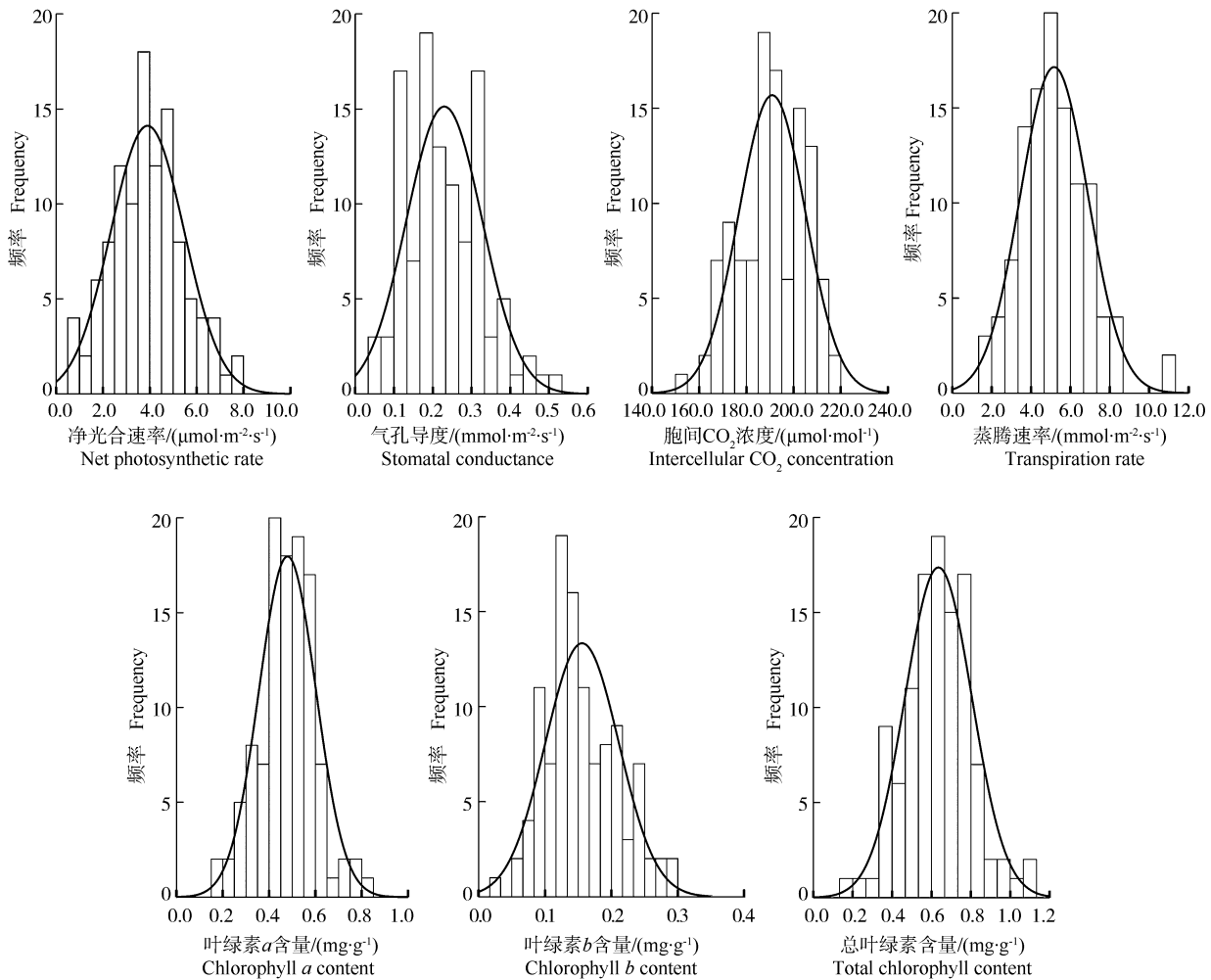


图1 ‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的频率分布  
 Fig. 1 Frequency distribution of photosynthetic traits and chlorophyll content in leaf of backcross progenies of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 302’×*T. mucronatum* Tenore

表1 ‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的统计

Table 1 Statistics on photosynthetic traits and chlorophyll content in leaf of backcross progenies of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 302’×*T. mucronatum* Tenore

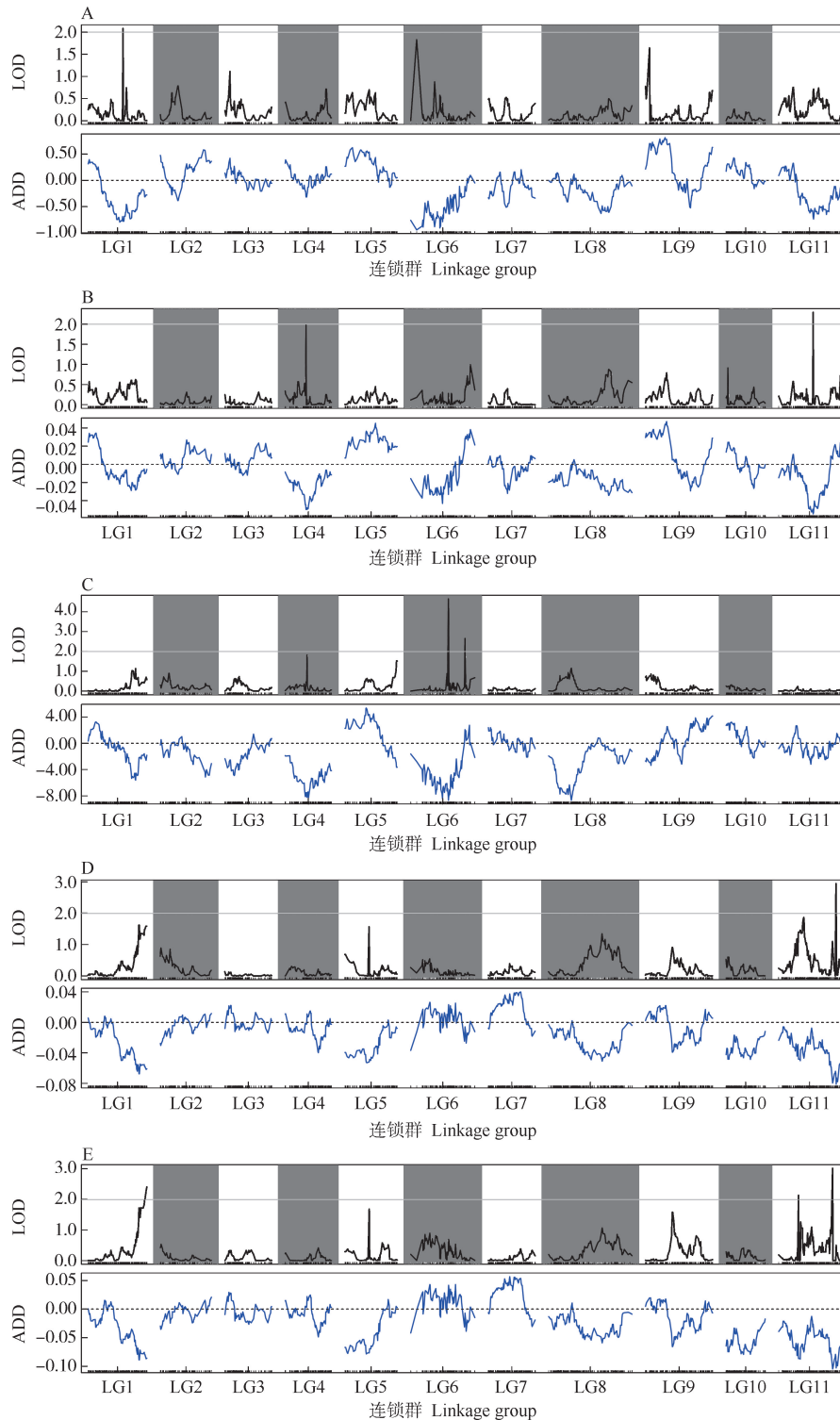
统计量 <sup>1)</sup> Statistic <sup>1)</sup>	净光合	气孔	胞间 CO <sub>2</sub>	蒸腾	含量/(mg·g <sup>-1</sup> ) Content		
	速率/( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Net photosynthetic rate	导度/( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Stomatal conductance	浓度/( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ) Intercellular CO <sub>2</sub> concentration	速率/( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) Transpiration rate	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	总叶绿素 Total chlorophyll
Min.	0.50	0.06	150.60	1.62	0.16	0.03	0.19
Max.	7.98	0.52	216.01	10.92	0.83	0.29	1.12
M	3.91	0.23	190.94	5.17	0.48	0.16	0.64
SD	1.57	0.10	14.11	1.72	0.12	0.06	0.17
CV/%	40.15	43.48	7.39	33.27	25.00	37.50	26.56

<sup>1)</sup> Min.: 最小值 Minimum; Max.: 最大值 Maximum; M: 均值 Mean; SD: 标准差 Standard deviation; CV: 变异系数 Coefficient of variation.

## 2.2 ‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的 QTL 定位分析

QTL 定位结果表明: ‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片的蒸腾速率和叶绿素 b 含量未定位

到 QTL, 而净光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、叶绿素 a 含量和总叶绿素含量均定位到主效 QTL, 且叶绿素 a 含量和总叶绿素含量的似然函数比值对数值 (LOD) 和加性效应值 (ADD) 轮廓图相似 (图 2)。



LOD: 似然函数比值对数值 Logarithm of odds; ADD: 加性效应值 Additive effect value.

A: 净光合速率的 QTL 定位结果 QTL mapping result of net photosynthetic rate; B: 气孔导度的 QTL 定位结果 QTL mapping result of stomatal conductance; C: 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的 QTL 定位结果 QTL mapping result of intercellular CO<sub>2</sub> concentration; D: 叶绿素 a 含量的 QTL 定位结果 QTL mapping result of chlorophyll a content; E: 总叶绿素含量的 QTL 定位结果 QTL mapping result of total chlorophyll content.

图2 ‘中山杉302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的QTL定位结果  
Fig. 2 QTL mapping result of photosynthetic traits and chlorophyll content in leaf of backcross progenies of *Taxodium* ‘Zhongshanshan 302’×*T. mucronatum* Tenore

LOD 值大于 2.0 的主效 QTLs 共 8 个,详细特征见表 2。由表 2 可见:这 8 个主效 QTLs 分别位于 1 号连锁群 (LG1)、6 号连锁群 (LG6) 和 11 号连锁群 (LG11),其中,LG1 和 LG6 各有 2 个主效 QTLs,LG11 有 4 个主效 QTLs,共包含 98 个 SLAF 标记。并且,这些主效 QTLs 的置信区间不同。

由表 2 还可见:净光合速率仅定位到 1 个主效 QTL(*q1-1*),位于 LG1,*q1-1* 包含 25 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 5.68%,LOD 值为 2.08,ADD 值为 -0.78,说明该 QTL 区间基因参与净光合速率负调控。气孔导度也只定位到 1 个主效 QTL(*q11-1*),位于 LG11,*q11-1* 包含 3 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 7.85%,LOD 值为 2.29,ADD 值为 -0.05,说明该 QTL 区间基因参与气孔导度负调控。胞间 CO<sub>2</sub> 浓度定位到 2 个主效 QTLs,均位于 LG6,分别为 *q6-1* 和 *q6-2*。其中,*q6-1* 包含 3 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 9.76%~10.70%,LOD 值为 3.83~4.65,ADD 值为 -8.67~-8.19,说明该 QTL 区间基因参与胞间

CO<sub>2</sub> 浓度负调控;*q6-2* 只包含 1 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 0.62%,LOD 值为 2.65,ADD 值为 2.08,说明该 QTL 区间基因参与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度正调控。

由表 2 还可见:叶绿素 *a* 含量仅定位到 1 个主效 QTL(*q11-2*),位于 LG1,*q11-2* 包含 13 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 10.95%,LOD 值为 2.94,ADD 值为 -0.08,说明该 QTL 区间基因参与叶绿素 *a* 含量负调控。总叶绿素含量在 LG1 上定位到 1 个主效 QTL(*q1-2*),在 LG11 上定位到 2 个主效 QTLs,分别为 *q11-3* 和 *q11-4*。其中,*q1-2* 包含 26 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 6.51%~6.64%,LOD 值为 2.27~2.40,ADD 值为 -0.09,说明该 QTL 区间基因参与总叶绿素含量负调控;*q11-3* 包含 26 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 9.66%,LOD 值为 3.01,ADD 值为 -0.10,说明该 QTL 区间基因参与总叶绿素含量负调控;*q11-4* 仅包含 1 个 SLAF 标记,解释表型变异率为 6.60%,LOD 值为 2.13,ADD 值为 -0.09,说明该 QTL 区间基因参与总叶绿素含量负调控。

表 2 ‘中山杉 302’×墨西哥落羽杉回交子代叶片光合性状和叶绿素含量的主效 QTLs 特征

Table 2 Characteristics of major QTLs of photosynthetic traits and chlorophyll content in leaf of backcross progenies of *Taxodium 'Zhongshanshan 302' × T. mucronatum Tenore*

QTL 名称 QTL name	连锁群 Linkage group	标记区间 Marker interval	SLAF 标记数 SLAF marker number	物理图距 间隔/cM Physical distance interval	物理图距/cM Physical distance	性状 <sup>1)</sup> Trait <sup>1)</sup>	解释表型 变异率/% Rate of explaining phenotypic variation (EXP)	似然函数比值 对数值 Logarithm of odds (LOD)	加性效应值 Additive effect value (ADD)
<i>q1-1</i>	LG1	4 997-111 865	25	64.253-64.253	0.000	Pn	5.68	2.08	-0.78
<i>q1-2</i>	LG1	4 626-90 473	26	106.852-108.203	1.351	Chl	6.51-6.64	2.27-2.40	-0.09
<i>q6-1</i>	LG6	19 955-31 001	3	69.322-69.855	0.533	Ci	9.76-10.70	3.83-4.65	-8.67--8.19
<i>q6-2</i>	LG6	16 230-16 230	1	100.106-100.106	0.000	Ci	0.62	2.65	2.08
<i>q11-1</i>	LG11	25 340-69 015	3	63.504-63.504	0.000	Gs	7.85	2.29	-0.05
<i>q11-2</i>	LG11	3 256-77 731	13	105.995-105.995	0.000	Chla	10.95	2.94	-0.08
<i>q11-3</i>	LG11	7 685-104 488	26	99.435-99.435	0.000	Chl	9.66	3.01	-0.10
<i>q11-4</i>	LG11	37 004-37 004	1	36.491-36.491	0.000	Chl	6.60	2.13	-0.09

<sup>1)</sup> Pn: 净光合速率 Net photosynthetic rate; Chl: 总叶绿素含量 Total chlorophyll content; Ci: 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO<sub>2</sub> concentration; Gs: 气孔导度 Stomatal conductance; Chla: 叶绿素 *a* 含量 Chlorophyll *a* content.

### 3 讨 论

相关研究结果表明:从基因组差异较大的亲本杂交后代中能获得更多的多态性标记<sup>[22]</sup>。但是,当双亲基因组差异较大时,其染色体的非同源区段也可能增多,致使连锁分析难度增大<sup>[23]</sup>;同时,双亲基因组差异较大还会造成染色体结构不稳定,致使同源染色体在配对时更易发生交叉互换<sup>[24]</sup>,严重破坏标记和

性状间的稳定性。本研究从‘中山杉 302’×墨西哥落羽杉回交子代中共定位到 8 个主效 QTLs,LOD 值为 2.08~4.65,解释表型变异率为 0.62%~10.95%,上述原因可能是导致获得的主效 QTLs 较少、LOD 值偏低及解释表型贡献率较低的主要原因。

本研究定位到的 8 个主效 QTLs 分别位于 LG1、LG6 和 LG11 连锁群上,其中,LG1 和 LG6 各有 2 个主效 QTLs,LG11 有 4 个主效 QTLs,且各主效 QTLs 的置信区间不同,说明这 8 个主效 QTLs 不存在“一

因多效”现象。值得注意的是,仅  $q6-2$  位点基因参与胞间  $CO_2$  浓度正调控,其余 7 个主效 QTLs 区间基因均参与相应性状的负调控。植物光合作用是一系列复杂的代谢反应的总和,极易受环境因子的影响<sup>[25-26]</sup>。本研究实验期间正处于当地最热阶段,供试植株在高温条件下会闭合气孔以减少水分蒸发,必然导致光合作用下降,这可能是本研究定位到的主效 QTL 区间基因主要参与光合性状负调控的重要原因。另外,供试植株在 7 月份已度过快速生长期,此时参与光合性状负调控的基因可能较参与光合性状正调控的基因更多、更活跃。

本研究获得的 8 个主效 QTLs 主要参与光合性状和叶绿素含量负调控,结合相关研究结果<sup>[19]</sup>,认为这些主效 QTLs 与‘中山杉 302’×墨西哥落羽杉回交子代的相关生长性状呈不同程度负相关,在速生和高光效‘中山杉’育种工作中,可选择沉默或敲除这些主效 QTL 区间基因的方式达到育种目标。此外,调控‘中山杉 302’×墨西哥落羽杉回交子代生根性状的  $q11-1$ (标记区间为 7 574~55 445)<sup>[27]</sup> 与本研究获得的调控总叶绿素含量的  $q11-3$ (标记区间为 7 685~104 488)部分重合,且完全位于本研究获得的调控叶绿素  $a$  含量的  $q11-2$ (标记区间为 3 256~77 731)内,说明‘中山杉 302’×墨西哥落羽杉回交子代的光合、生长和生根性状间存在密切关系。

#### 参考文献:

- [1] COKER W C. On the gametophytes and embryo of *Taxodium* [J]. Botanical Gazette, 1903, 36(1): 1-27.
- [2] 陈永辉,王金名,伍寿彭. 落羽杉属的引种和选育[J]. 江苏林业科技, 1988, 15(2): 43-47, 49.
- [3] 柳学军,曹福亮,汪贵斌,等. 落羽杉优良种源选择[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2006, 30(2): 47-50.
- [4] 於朝广,殷云龙. 落羽杉属树木种间杂交选育研究进展[J]. 江苏林业科技学报, 2008, 35(2): 39-46.
- [5] 郑纪伟,施士争,黄瑞芳,等. 落羽杉良种选育研究进展[J]. 江苏林业科技, 2019, 46(5): 54-57.
- [6] 於朝广,殷云龙,徐建华. 落羽杉属 4 个新品种[J]. 林业科学, 2011, 47(5): 181-182.
- [7] HUA J F, HAN L W, WANG Z Q, et al. Morpho-anatomical and photosynthetic responses of *Taxodium* hybrid ‘Zhongshanshan’ 406 to prolonged flooding[J]. Flora, 2017, 231: 29-37.
- [8] 於朝广,殷云龙. 落羽杉属杂交良种落羽杉‘中山 302’和‘中山杉 118’[J]. 林业科学, 2010, 46(5): 181-182.
- [9] 王丹碧,余 华,凌子然,等. 落羽杉与墨西哥落羽杉 3 个杂交后代品系的生长和杂种优势分析[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(1): 55-62.
- [10] 徐建华,殷云龙,华建峰,等. 3 个优良杂交墨西哥落羽杉实生品系生长特性分析[J]. 现代农业科技, 2015(24): 144-146, 150.
- [11] 卢华雨,李延玲,罗 峰,等. 粒用高粱 4 个主要光合性状数量遗传分析[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(17): 68-72.
- [12] 胡茂龙,张迎信,孔令娜,等. 水稻光合作用及相关生理性状的 QTL 分析[J]. 作物学报, 2007, 33(2): 183-188.
- [13] 李 伟,潘校成,于洪潇,等. 大豆叶绿素含量 QTL 定位及候选基因预测[J]. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(7): 1793-1799.
- [14] 王 辉. 玉米光合及产量相关性状的 QTL 分析[D]. 重庆: 西南大学农学与生物科技学院, 2012: 1-48.
- [15] 邵妍丽. 分子标记技术在林木遗传育种中的应用进展[J]. 农技服务, 2015, 32(9): 122-123.
- [16] 孙丹丹. 梅花遗传连锁图谱构建和表型性状 QTLs 分析[D]. 北京: 北京林业大学园林学院, 2013: 71-93.
- [17] 王 莹. 利用 RAD-seq 测序构建美洲黑杨×小叶杨高密度遗传连锁图谱[D]. 南京: 南京林业大学林学院, 2014: 14-63.
- [18] HUANG X H, FENG Q, QIAN Q, et al. High-throughput genotyping by whole-genome resequencing[J]. Genome Research, 2009, 19(6): 1068-1076.
- [19] YANG Y, XUAN L, YU C G, et al. High-density genetic map construction and quantitative trait loci identification for growth traits in (*Taxodium distichum* var. *distichum* × *T. mucronatum*) × *T. mucronatum* [J]. BMC Plant Biology, 2018, 18: 263.
- [20] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134-137.
- [21] 杨 柳,师 臣,田中艳,等. 大豆胞囊线虫病 3 号生理小种抗性 QTL 定位的研究[J]. 大豆科学, 2010, 29(2): 215-217.
- [22] 徐剑文,孔 杰,赵 君,等. 盐胁迫下棉花萌发、成苗和产量相关性状的 QTL 定位[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(5): 972-977.
- [23] 桂毅杰. 水稻杂交及比较基因组学研究[D]. 杭州: 浙江大学农业与生物技术学院, 2011: 33-75.
- [24] KLEIN S J, O’ NEILL R J. Transposable elements; genome innovation, chromosome diversity, and centromere conflict [J]. Chromosome Research, 2018, 26(1): 1-19.
- [25] 张 建,刘大军,林 刚,等. 陆地棉叶绿素质量分数 QTL 定位[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2011, 33(4): 1-4.
- [26] 秦鸿德,张天真. 棉花叶绿素含量和光合速率的 QTL 定位[J]. 棉花学报, 2008, 20(5): 394-398.
- [27] 杨 颖,段 豪,郭金博,等. [落羽杉×墨西哥落羽杉(墨杉)]×墨杉回交子代扦插生根性状的遗传变异及 QTL 定位[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020, 44(3): 49-57.

(责任编辑:佟金凤)