

杏光合性状的遗传变异分析及主效基因挖掘

姜凤超, 杨丽, 张俊环, 张美玲, 于文剑, 孙浩元*

(北京市农林科学院林业果树研究所·农业农村部华北地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室·农业农村部北京市农业重点实验室·北京市落叶果树工程技术研究中心·国家林业与草原杏工程技术研究中心, 北京 100093)

摘要:【目的】光合作用是果树产量和品质形成的关键生理过程,在果树遗传改良中具有重要意义,通过分析杏光合性状的遗传变异规律,为科学选配亲本及高光效杂交后代的筛选提供理论依据。【方法】以串枝红(高光合速率)为母本和骆驼黄(低光合速率)为父本进行杂交构建F₁群体,采用Li-6400XT测定亲本及杂交后代的光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度与蒸腾速率。【结果】光合速率和气孔导度在F₁群体中存在极端超亲单株。光合特性相关性呈正态分布规律,具有典型的数量遗传特征。光合速率、蒸腾速率和胞间CO₂浓度主要受遗传效应影响。构建了包含1356个indel标记的杏高密度遗传图谱,标记平均间距为0.44 cM,利用该图谱共检测到7个与光合性状相关的QTLs,其中,光合速率、蒸腾速率和胞间CO₂浓度均定位在1号染色体的25.4~26.2 cM附近,并结合富集分析结果发现PA01G03444可能是调控光合作用的1个主效基因。【结论】获得了7个与光合作用相关的QTLs,发现一个调控光合作用的主效基因PA01G03444,这为进一步探索杏树光合作用的分子机制提供了基因资源。

关键词: 杏; F₁群体; 光合性状; 遗传变异; QTL定位

中图分类号: S662.2

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2024)06-1044-10

Genetic variation analysis and discovery of major effect genes for photosynthetic traits in apricot

JIANG Fengchao, YANG Li, ZHANG Junhuan, ZHANG Meiling, YU Wenjian, SUN Haoyuan*

(Institute of Forestry and Pomology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops (North China), Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Key Laboratory of Urban Agriculture (North China), Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Beijing Engineering Research Center for Deciduous Fruit Trees/Apricot Engineering and Technology Research Center of the National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100093, China)

Abstract: 【Objective】Photosynthesis is a crucial physiological process for plant growth and yield formation, and also is an important trait to improve in fruit trees. Elucidating the genetic variation patterns of photosynthetic traits in the F₁ generation of apricot populations can provide a theoretical basis for genetic improvement of fruit trees. 【Methods】The F₁ population of apricot was constructed by a crossing between Chuanshizhong with high photosynthetic rate, and Luotuhuang with low photosynthetic rate. The measurements of photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, and transpiration rate were conducted on the two parents and the individuals of the F₁ population using Li-6400XT. 【Results】The photosynthetic rate exhibited a range of variation from 67.60 to 109.10 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in 2015 and 19.50 to 92.60 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in 2016. The directional trends in photosynthetic rates of the hybrid progeny differed between the two years. In 2016, a trend toward higher photosynthetic rates was observed, while in 2017, the trend shifted toward lower photosynthetic rate regions. The photosynthetic-related traits exhibited a normal distribution, indicating that it would be a typical quantitative genetic characteristic. The broad-sense heritability (H^2) of the photosynthetic rate, transpiration rate, and inter-

收稿日期: 2024-02-29 接受日期: 2024-04-19

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32272653); 北京市农林科学院创新能力建设专项(KJXC20230416, KJXC20230118); 北京市农林科学院科研创新平台建设项目(PT2024-09)

作者简介: 姜凤超, 副研究员, 博士, 研究方向为基因组学辅助杏、李遗传育种。E-mail: jiangfc2018@163.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail: sunhyhnus@126.com

cellular CO₂ concentration in the apricot hybrid population were all approximately 0.80, suggesting that the variation in these traits is predominantly attributed to genetic effects, with minimal influence from the environment, indicating substantial genetic potential. The progeny mean values of the photosynthetic traits exceeded the parental mid-values, demonstrating a pattern of overdominant inheritance. Notably, extreme overdominance was observed in hybrid individuals for the photosynthetic rate and stomatal conductance. This implied the possibility of selecting varieties with high photosynthetic rates and stomatal conductance in the offspring. The broad-sense heritability analysis suggested that the photosynthetic rate, transpiration rate, and intercellular CO₂ concentration were mainly influenced by genetic effects. A high-density indel genetic map for apricot was constructed, with a total of 1356 co-located markers and an average marker interval of 0.44 cM. The high-density indel genetic map for apricot revealed seven quantitative trait loci (QTLs) related to photosynthetic traits, distributed on linkage groups 1, 4, and 6. Notably, both QTL sites controlling photosynthetic rate were situated on linkage group 1, with positioning intervals consistent in different years (2016: 62.25–69.00 cM, LOD values ranging from 2.54 to 2.79; 2017: 63.28–69.00 cM, LOD values ranging from 3.96 to 4.14). In 2016, two QTL sites associated with stomatal conductance were detected (61.00–62.25 cM, LOD values 1.68–1.83; 104.42–106.45 cM, LOD values ranging from 1.54 to 1.89), both were located on linkage group 1. In 2017, one QTL site controlling intercellular CO₂ concentration was identified (65.40–68.68 cM, LOD values ranging from 3.03 to 3.25). Additionally, one QTL site governing transpiration rate was detected in 2016 and 2017, with positions at 13.50–14.85 cM and 52.60–53.95 cM, and LOD values ranging from 2.01 to 2.17 and 2.20 to 2.21, respectively. Using the Bulk Segregant Analysis (BSA) method, one QTL related to photosynthetic rate was located on Chr7. Gene extraction from QTL intervals using apricot genome and annotation information identified 217, 186, 111, and 114 genes related to photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, and transpiration rate, respectively. The enrichment analysis revealed an association between the photosynthetic rate and the carbon fixation pathway, with the involvement of gene *PA01G03444* observed in QTLs for transpiration rate and stomatal conductance. Therefore, the *PA01G03444* gene would emerge as a potential key regulator of photosynthesis. These findings present valuable gene resources for further investigations on the molecular mechanisms underlying photosynthesis in apricot trees. 【Conclusion】 The gene *PA01G03444* might be the major regulatory gene for photosynthesis, laying the groundwork for screening candidate genes controlling photosynthesis.

Key words: Apricot; F₁ population; Photosynthetic traits; Genetic variation; QTL mapping

光合作用是影响产量和品质形成的重要生理过程,光合作用相关性状基因的定位对提高杏优质高产分子育种效率具有重要的理论意义和应用价值。果实中90%以上的干物质来自叶片的光合同化产物,因此,要提高果树产量与品质首要的问题就是增强叶片的光合作用^[1-3]。杏树大多数品种自交不亲和,导致其遗传背景复杂并且杂合度高,致使光合作用相关性状遗传规律的研究相对滞后^[4-5]。大量研究表明,植物的光合作用是一个复杂的数量性状,传统果树育种方法在增强光合作用方面具有一定的盲目性,并且选育周期较长,一般在10~15 a(年)^[6-7]。另

外,杏树为多年生木本植物,杂交群体构建难度比农作物大,也制约了基因QTL定位研究工作的开展^[8]。近年来,随着测序技术与现代分子生物技术的发展,数量性状基因座(QTL)定位分析可以把数量性状变异与基因组上单个座位联系起来,在新基因发掘以及育种实践等方面具有重要的利用价值^[9-11]。目前,已在农作物上开展了光合相关性状的QTL定位研究的工作,并定位到一些主效的QTLs位点^[12-16],但是,在果树上的研究相对较少。目前,在其他作物上已经定位和克隆的光合作用相关基因并不能完全解释杏树光合作用的遗传及变异规律,其

分子机制有待深入研究。笔者在本项目中以杏树为试验材料进行光合作用QTLs定位的研究,利用光合速率存在显著差异的串枝红(母本)和骆驼黄(父本)的F₁群体为作图群体构建遗传连锁图谱,并结合分离群体分组分析(BSA),进一步挖掘控制杏光合作用相关的主效QTLs位点,旨在为杏高光效育种中亲本科学选配及高光效杂交后代筛选提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

以高光合速率品种串枝红为母本,以低光合速率品种骆驼黄为父本,在2007年春进行套袋杂交,获得的种子经层积处理萌发后移至温室栽培。2008年春将150株杂交苗定植在北京平谷马坊杏育种基地,杂交后代株行距1.0 m×2.0 m,树形为开心形。为尽量保证取样的一致性,该工作由同一人完成。样品采集工作于09:00—11:00进行,每株树从东、南、西、北四个方向选取新梢的嫩芽,将混合后的叶片组织放入液氮中速冻后带回实验室保存,用于后续的DNA提取和建库测序工作。

1.2 杏树遗传群体光合相关性状的测定

杏光合性状的测定参照姜凤超等^[7]的方法,并进行了部分改进。于杏树开花后60 d开始测定净光合速率,使用Li-6400XT便携式光合测定仪于北京时间08:30—11:00测定树冠中部外侧向阳1年生枝条功能叶的净光合速率(P_n , photosynthesis rate, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),蒸腾速率(T_r , transpiration rate, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , stomatal conductance, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、胞间CO₂浓度(C_i , internal CO₂ concentration, $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)。为保证杏杂交后代光合性状测定的一致性与稳定性,所有操作由同一人完成,并且严格控制测定条件,设定光照度1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (红蓝光源)、叶室温度为25 °C、气体流速为500 $\text{mmol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。根据测定结果的稳定性确定测定的叶片数,一般情况下每株杏树测定3~5枚叶片,每枚叶片均在中部测量1次光合数据。

1.3 光合相关性状的遗传变异分析

数据均采用Excel 2013进行整理,使用R语言对群体的表型数据进行统计分析。广义遗传力(H^2)及变异系数(CV)的计算参照姜凤超等^[7]的方法。

1.4 杏遗传连锁图谱构建与QTLs定位

分别提取亲本和F₁杂交群体的DNA构建300 bp

插入片段文库进行二代测序,测序数据经fastp进行质控后,利用bwa比对至串枝红参考基因组v2.0 (https://www.rosaceae.org/species/prunus_armeniaca/genome_v1.0),使用GATK进行Indel变异的分析。使用“QD<2.0 || FS>200.0 || SOR>10.0 || MQRankSum<-12.5 || ReadPosRankSum<-8.0”作为过滤条件对获得的变异进行质控。在遗传图谱的构建过程中多个标记对应1个图距按1个标记计算,然后利用Lep-MAP3构建遗传连锁图谱。结合R包(qtl2)进行净光合相关性状的QTL定位,根据定位结果选取适当的LOD值提取主效QTLs位点。

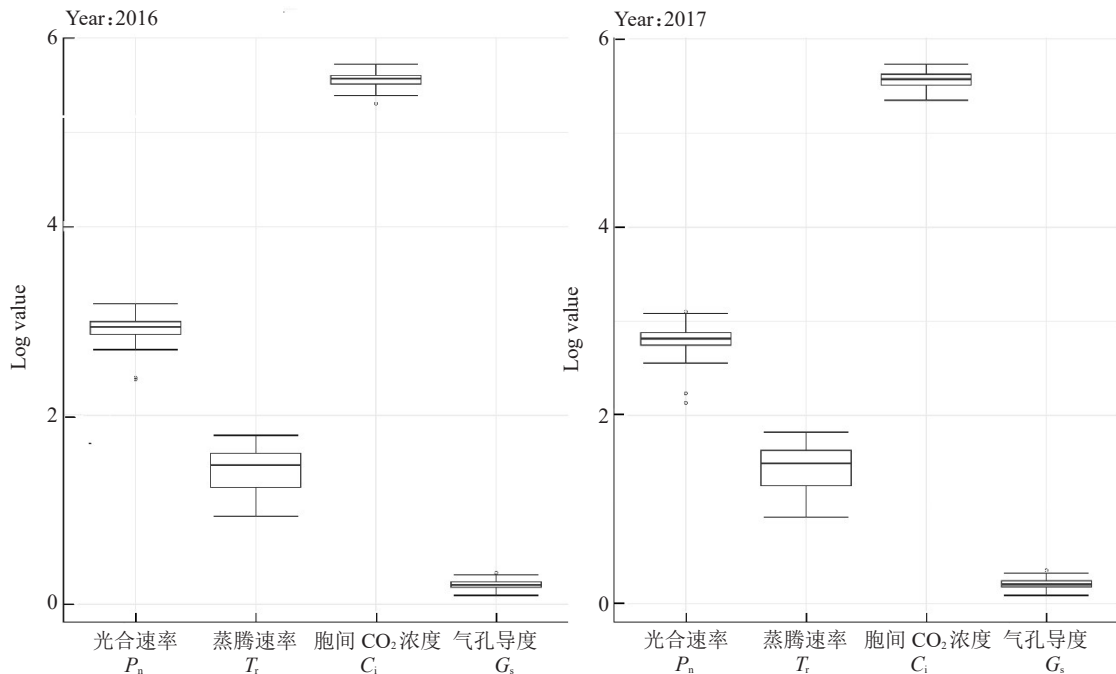
1.5 采用混合分离分析法鉴定杏光合特性的主效位点

杂交后代群体根据测定的光合速率分为高光合/低光合2组,分别从2组中随机抽取30株,构建高光合、低光合2个混池。将每组中30份DNA样品等量混合后进行二代测序。以亲本的SNP作为参考,筛选纯合且不一致、测序深度均>20的位点;2个混池过滤SNP index<0.3、SNP index>0.7且SNP深度>10的位点。利用滑窗分析法计算子代样本中SNP的频率分布,并统计各个窗口内SNP数量,剔除SNP数量<10的窗口以减少其对后续分析的干扰,以400 kb作为窗口统计SNP密度。以窗口大小400 kb,步长20 kb计算子代样本中SNP-index,使用曼哈顿图对结果进行展示,并绘制拟合曲线,定位光合作用在染色体上的位置区间。

2 结果与分析

2.1 光合作用相关性状的表型统计分析

杏F₁群体的光合速率、蒸腾速率、胞间CO₂浓度和气孔导度的变化规律和分布范围如图1所示,2016与2017年具有相似的变化趋势。光合速率变化范围在2016、2017年分别为67.60~109.10 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、19.50~92.60 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,并且不同年份间杂交后代光合速率的趋向性不同,2016年趋向高光合速率区域,而2017年则趋向低光合速率区域。2016年杂交后代蒸腾速率的变化幅度低于2017年,不同年份间的蒸腾速率均趋向于高蒸腾的区域。2017年杂交后代胞间CO₂浓度的变化幅度高于2017年,且不同年份间均趋向于高CO₂浓度的区域。F₁群体气孔导度的变化规律与胞间CO₂浓度类似。光合作用相关的4个性状中,只有光合速率和气孔导度有超出本体值的



箱体高度等于四分位间距,代表数据的集中分布范围,包含样本 50%的测定数据,中间横线表示数据的中心位置,上下截止线之间包含了样本 99%的测定数据,上下截止线外的横线(°)或星号(*)表示超出本体值外的极值。下同。

The horizontal lines inside each box represent the median values. The height within a box corresponds to the interquartile range, illustrating the distribution of 50% of the data. Approximately 99% of the data is encompassed within the whiskers, which are represented by dotted lines extending from the top and bottom of the box. Data outside these whiskers are denoted by horizontal lines or asterisks. The same below.

图1 杏 F_1 群体光合相关性状分布规律

Fig. 1 Distribution patterns of photosynthetic traits in the apricot F_1 population

极值存在,表明杂交后代中有极端超亲单株出现,为选育高光合速率与高气孔导度的品种提供了资源。

2.2 光合作用相关性状的频次分析

杏 F_1 群体光合作用相关性状的频次分布见图2,不同年份间的光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率均为正态分布,并且不同年份的变化规律相似,表明杏光合作用相关性状是多基因控制的数量性状。2016年光合相关性状的频次最大值一般高于2017年,其中,光合速率和胞间 CO_2 浓度的正态分布趋势优于气孔导度和蒸腾速率,更适合于进行QTLs定位研究。

2.3 光合作用相关性状的遗传变异分析

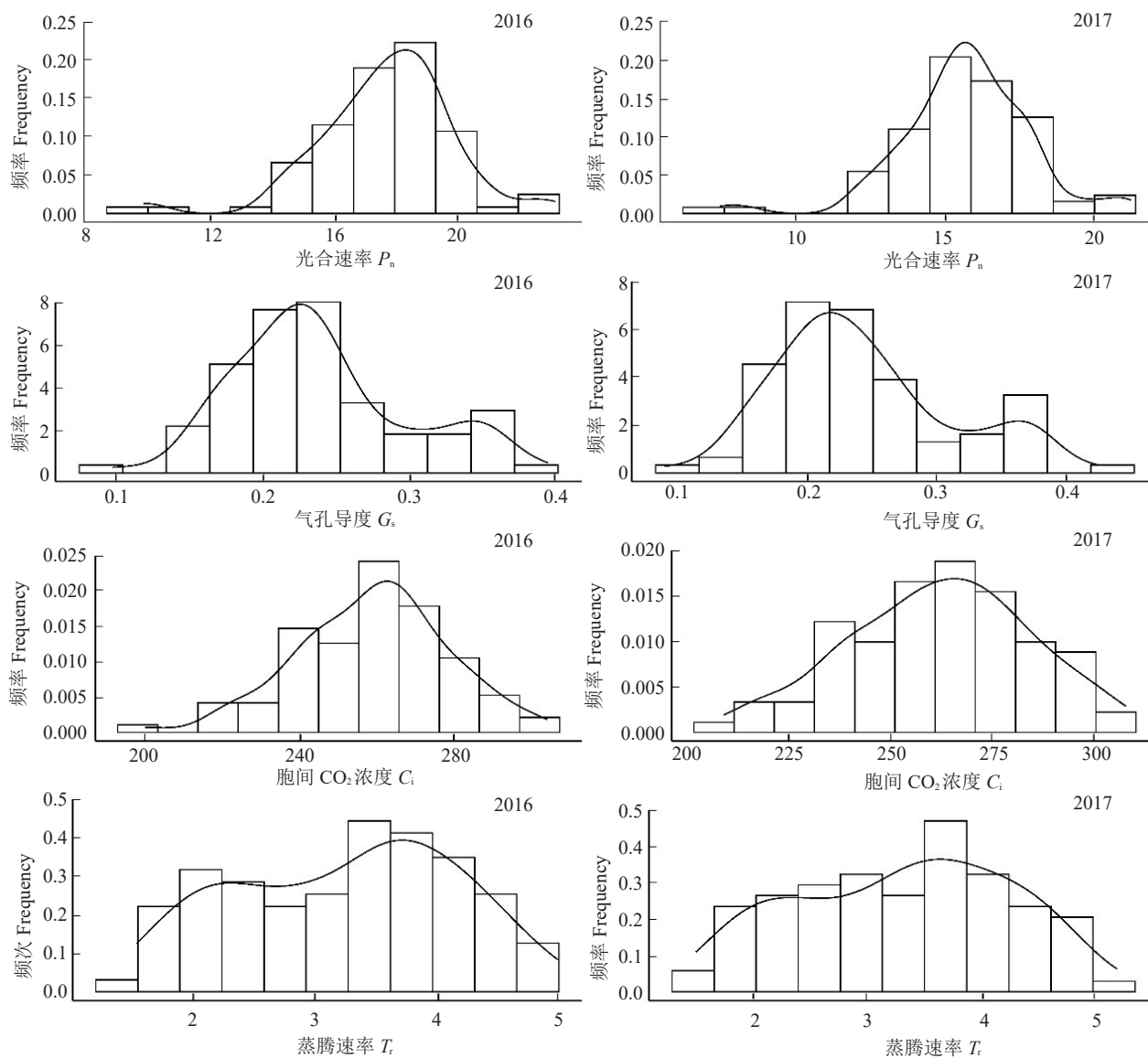
不同年份间(2016与2017年)群体的光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率的平均值均高于亲中值,表现为超显性遗传(表1)。不同年份间(2016与2017年)气孔导度和蒸腾速率在 F_1 群体中均出现广泛分离,它们的变异系数均在20%以上,并且这二者的差异显著高于光合速率和胞间 CO_2 浓度,表明气孔导度和蒸腾速率的遗传选择潜力更

大。不同年份间气孔导度和蒸腾速率的广义遗传力(H^2)高于光合速率和胞间 CO_2 浓度,均在0.9以上,光合速率的广义遗传力在2017年超过0.8,表明这些性状(光合速率、蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度)的变异主要受遗传效应的影响,并不易受环境因素影响。

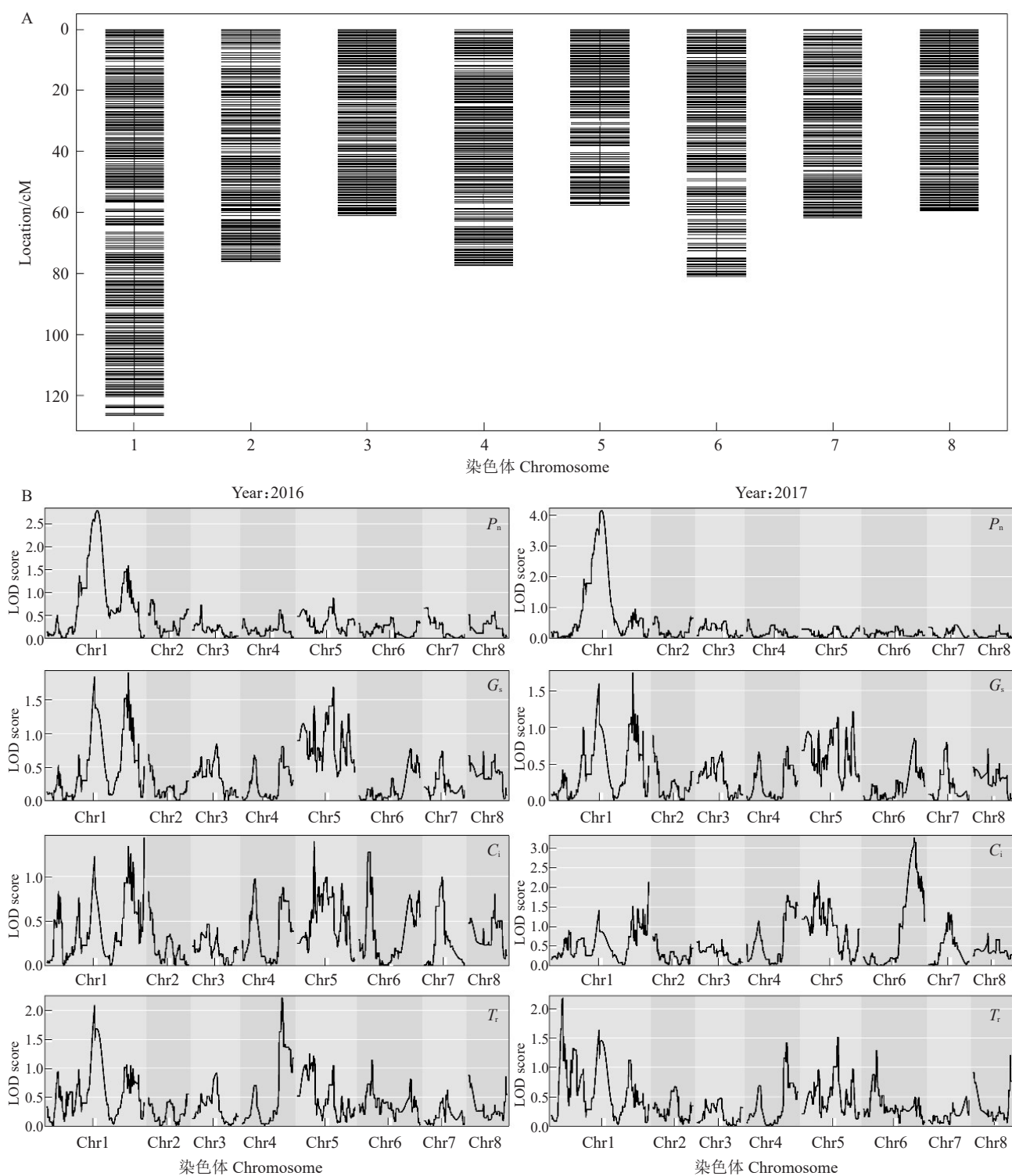
2.4 遗传图谱构建与光合作用相关性状的QTLs定位

以串枝红杏基因组为参考,对串枝红×骆驼黄 F_1 群体重测序数据进行indel变异分析,将获得的indel标记经分型与质控后构建高密度遗传图谱,共定位标记1356个(多个标记对应1个图距按1个标记计算),标记平均间距为0.44 cM(图3-A)。基于该图谱对控制光合作用相关性状的基因进行QTLs定位分析。

采用qt12对光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度等性状进行定位分析,共检测到7个QTLs,分布在1、4、6连锁群上(图3-B,表2),其中,控制光合速率的2个QTL位点均位于连锁群1上,不同年份间定位区间基本一致(2016年62.25~69.00 cM, LOD值

图2 杏 F_1 群体光合相关性状的频次分布图Fig. 2 Frequency distribution of photosynthetic traits in the apricot F_1 population表1 杏 F_1 群体光合作用的遗传变异Table 1 The genetic variation in photosynthesis of apricot F_1 population

年份 Year	性状 Trait	母本 Female	父本 Male	亲中值 Mid-parent	子代平均值 Average	变异系数 $CV/\%$	广义遗传传递力 $H^2/\%$
2016	P_n	19.30±0.38	10.05±0.70	14.67	17.68±0.90	12.43	61.94
	G_s	0.34±0.02	0.10±0.01	0.22	0.24±0.02	25.27	91.75
	C_i	259.90±8.08	200.10±6.38	229.97	259.10±8.93	7.55	60.44
	T_r	2.52±0.09	1.83±0.11	2.18	3.25±0.35	28.08	96.24
2017	P_n	17.56±1.55	9.35±1.25	13.45	17.73±0.43	14.88	82.69
	G_s	0.31±0.05	0.09±0.01	0.20	0.24±0.01	25.94	85.95
	C_i	257.20±9.97	220.10±9.58	238.68	256.90±8.98	8.97	57.16
	T_r	2.32±0.29	1.81±0.03	2.07	3.25±0.26	21.30	97.18



A. 标记在连锁群上的分布; B. 光合相关性状的 QTLs 定位。

A. Distribution of markers on linkage groups; B. Localization of QTLs related to photosynthetic traits.

图3 标记在连锁群上的分布及光合相关性状的 QTLs 定位

Fig. 3 Distribution of markers on linkage groups and mapping of QTLs for photosynthesis-related traits

在 2.54~2.79 之间; 2017 年 63.28~69.00 cM, LOD 值在 3.96~4.14 之间); 仅在 2016 年检测到 2 个与气孔导度相关的 QTLs 位点 (61.00~62.25 cM, LOD 值 1.68~1.83; 104.42~106.45 cM, LOD 值在 1.54~1.89 之间),

均位于 1 号连锁群上; 仅在 2017 年检测到 1 个控制胞间 CO_2 浓度的 QTLs 位点 (65.40~68.68 cM, LOD 值在 3.03~3.25 之间)。分别在 2016 与 2017 年检测到 1 个控制蒸腾速率的 QTLs 位点, 分别为 13.50~14.85 cM

表2 杏光合作用相关性状的 QTL 分布
Table 2 The distribution of QTLs related to photosynthetic traits in apricot

年份 Year	性状 Traits	连锁群 Group	QTL 位置 Position/cM	LOD 值
2016	P_n	Chr1	62.27~69.00	2.54~2.79
2017		Chr1	63.28~69.00	3.96~4.14
2016	T_i	Chr1	13.50~14.85	2.01~2.17
2017		Chr4	52.60~53.95	2.20~2.21
2016	G_s	Chr1	61.00~62.27	1.68~1.83
2016		Chr1	104.42~106.45	1.54~1.89
2017	C_i	Chr6	65.40~68.68	3.03~3.25

和52.60~53.95 cM, LOD 值分别为2.01~2.17与2.20~2.21。光合速率、蒸腾速率和气孔导度在1号连锁群中均定位在62.27~69.00间获得1个显著的QTLs,表明光合作用主效基因可能位于该连锁群上。

2.5 光合速率BSA定位分析

基于BSA对控制光合速率的基因进行定位分析,根据SNP密度以窗口大小为400 kb、滑动步长为20 kb,计算子代样本中SNP的频率分布,分别计算每个窗口SNP标记位点的SNP index的均值,并绘制拟合曲线图(图4),其中,计算过程进行1000次置换

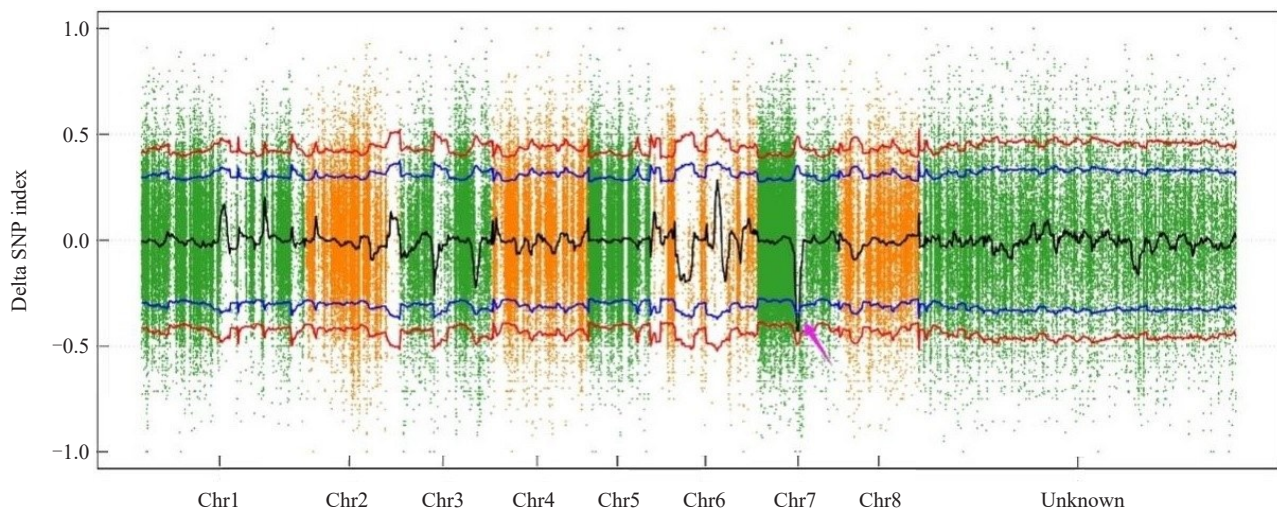


图4 基于BSA的光合速率定位结果

Fig. 4 Localization results of photosynthetic rate based on BSA

检验,获得各个位点以及窗口的 Δ (SNP index)95%置信区间(蓝色阈值线,即相当于 P -value=5%),以及99%置信区间(红色阈值线,即相当于 P -value=1%)。Chr7染色体负阈值区域:9 800 001~10 600 001 bp,(负阈值为 Δ SNP-index<0,箭头所指处)存在最为显著的候选区域。

2.6 光合作用主效基因的筛选

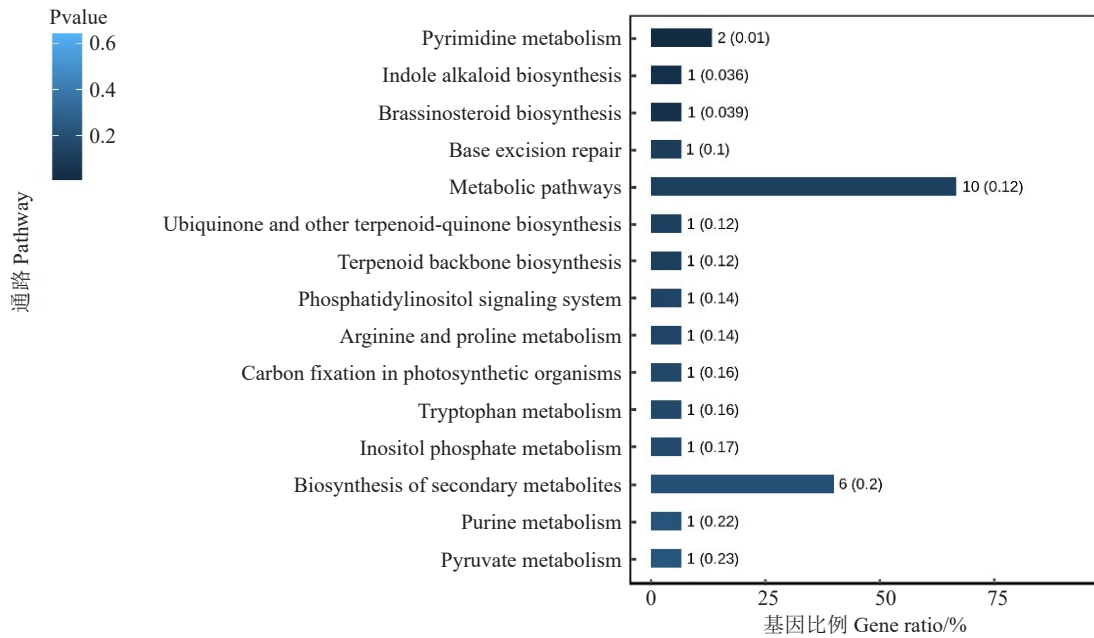
将遗传图谱中的定位信息转换为对应基因组中的物理位置信息,利用基因组的注释文件提取QTLs区间中的基因信息,QTLs区间与物理位置的对应关系及基因数量见表3。光合速率的QTLs区间内共获得217个候选基因,蒸腾速率共获得186个候选基因,气孔导度共获得111个候选基因,胞间 CO_2 浓度共得114个候选基因。光合速率的候选基因富集分析结果表明,候选基因在光合生物的固碳作用(carbon fixation in photosynthetic organisms)通路富集

(图5),它与光合速率的关系密切,其中涉及的基因为PA01G03444(phosphoenolpyruvate carboxylase),并且该基因也定位在蒸腾速率和气孔导度的QTLs中,因此,推测该基因可能是控制光合作用的1个主

表3 杏光合作用性状QTLs区间的基因信息统计

Table 3 The statistics of gene information in QTL regions for apricot photosynthetic traits

性状 Traits	染色体 Chromosome	QTL 区间 QTL position/cM	物理位置 Physical location/Mb	基因数目 Gene number
P_n	Chr1	62.27~69.00	25.4~26.2	129
	Chr1	63.28~69.00	25.5~26.2	112
	Chr7	—	9.8~10.6	88
G_s	Chr1	13.50~14.85	38.0~38.8	119
	Chr4	52.60~53.95	25.8~26.2	67
C_i	Chr1	61.00~62.27	25.9~26.2	47
	Chr1	104.42~106.45	7.4~8.1	64
T_i	Chr6	65.40~68.68	23.8~24.5	114



图上的数字表示基因数目,括号中的数字表明基因占通路背景基因的比例。

The numbers on the diagram represent the count of genes, and the numbers in parentheses indicate the proportion of genes relative to the background genes in the pathway.

图5 杏光合速率 QTLs 区间基因富集分析

Fig. 5 Enrichment analysis of genes within QTL intervals of photosynthesis rate for apricot

效基因。

3 讨论

光合作用是果树产量和品质形成的基础,是评价品种优劣的一个重要指标,传统果树育种在增强果树光合作用方面具有一定的盲目性,并且选育周期较长,在针对一些复杂性状改良及多性状联合改良的育种过程中更是显得无能为力,因此,急需借助现代分子技术推动育种进程^[18-20]。笔者在本研究中,利用 QTL 定位将光合性状的变异与基因组上单个座位联系起来,在新基因发掘以及育种实践等方面具有重要的应用价值。基于杏 F₁ 群体重测序数据获得了高密度的 indel 遗传图谱,共定位到 7 个与光合性状相关的 QTLs,这为进一步筛选控制光合作用的候选基因奠定了基础。

关于光合作用的遗传变异规律的研究有利于在育种过程中科学选配亲本。笔者在本研究中,发现光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率均呈正态分布,在杂交后代中呈连续变异,具有典型的数量性状遗传特征,这与对其他物种研究的报道一致^[14,21-22]。在本研究中,杏杂交群体中蒸腾速率和胞间 CO₂ 浓度的广义遗传力 (H^2) 均在 0.80 左右,说明这些性状的变异主要来自遗传效应,受环境影响较

小,遗传潜能较大。光合 H^2 在不同年份间存在差异,可能是环境条件(温度、降水、土壤肥力)等对杏的光合作用产生了显著影响,而对其他性状影响较小,从而导致遗传传递力的变化^[23-26]。光合相关性状的子代平均值均高于亲中值,呈现超显性遗传,这与相关的报道结果不完全一致,这种现象的原因可能与物种有关。杂交后代中光合速率和气孔导度存在极端超亲单株,这为杏杂交育种提供了亲本资源,使在后代中选育高光合速率和气孔导度的品种成为可能。

遗传图谱是定位目标性状基因并进行分子标记辅助选择的有效工具,在基因定位方面具有显著优势。遗传图谱中标记间的平均距离与密度是衡量遗传图谱质量高低的重要指标,与传统低密度的遗传图谱相比,基于高通量测序技术构建的杏 indel 遗传图谱,精度达到 0.44 cM,表明遗传图谱的质量较高,显著提高了定位的精度。张俊环等^[27]采用 SALF 标记构建了杏遗传连锁图谱,分别得到母本、父本和中性 3 个遗传连锁图谱,最终绘制到遗传图谱上的标记数量 2003 个,中性连锁图的图距为 1 296.885 cM,平均每 cM 相当于 200 kb 的物理距离。Zhang 等^[28]利用对双亲和 169 个 F₁ 子代进行了 SLAF 简化基因组测序,共获得 6006 个高质量的 SNP 标记,并进一步构建了包含 8 条染色体的高密度遗传连锁图谱,父

本和母本连锁群长度分别为809.6 cM和1 076.4 cM, 平均遗传距离分别为0.62 cM和0.95 cM。笔者在本研究中利用全基因组测序技术构建了包含1356个indel共定位标记的高密度遗传连锁图谱,且标记顺序与基因组保持一致,表明该遗传图谱共线性较好,为下一步挖掘控制光合速率的基因奠定了基础。今后,通过分析不同个体的标记的排列顺序,并结合杏基因组和注释信息探索杏杂交育种中重组的热点区域,将为指导杏树育种提供理论指导。

光合作用相关性状的QTLs为进一步筛选调控光合作用的关键基因奠定了基础。通过对QTLs区间的基因进行富集分析,结果表明,光合速率与碳固定通路有关,光合速率、蒸腾速率和气孔导度共同涉及的基因为*PA01G03444*,表明它可能是调控光合作用的主效基因,研究结果为进一步探索杏树光合作用的分子机制提供了基因资源。

4 结 论

基于杏F₁群体重测序数据构建了高密度的indel遗传连锁图谱,共包含1356个标记,平均间距为0.44 cM。利用复合区间作图法检测到7个控制杏树光合性状的QTLs,这些位点大部分位于1号连锁群。分别获得与光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度和蒸腾速率相关基因217、186、111和114个。经分析发现*PA01G03444*是1个调控光合作用的主效基因,这为筛选控制光合作用的候选基因奠定了基础。

参考文献 References:

- [1] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002.
XU Daquan. The efficiency of photosynthesis[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers,2002.
- [2] BLANKE M M, LENZ F. Fruit photosynthesis[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1989, 12(1):31-46.
- [3] SALEM A, KHANDAKER M M, MAHMUD K, ALSUFYANI S J, MAJRASHI A A, RASHID Z M, ALENAZI M M, OSMAN N, BADALUDDIN N A. Enhancing photosynthesis and root development for better fruit quality, aroma, and lessening of radioactive materials in key lime (*Citrus aurantifolia*) using *Trichoderma harzianum* and *Bacillus thuringiensis*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 206:108295.
- [4] 王玉柱. 几个优良杏品种授粉组合亲和性试验[J]. *中国果树*, 1989(2):33-35.
WANG Yuzhu. Compatibility testing of several excellent apricot varieties for pollination combination[J]. *China Fruits*, 1989(2):33-35.
- [5] 孙浩元,张俊环,杨丽,姜凤超,张美玲,王玉柱. 新中国果树科学研究70年:杏[J]. *果树学报*, 2019, 36(10):1302-1319.
SUN Haoyuan, ZHANG Junhuan, YANG Li, JIANG Fengchao, ZHANG Meiling, WANG Yuzhu. Fruit scientific research in New China in the past 70 years: Apricot[J]. *Journal of Fruit Science*, 2019, 36(10):1302-1319.
- [6] FLORE J A, LAKSO A N, JANICK J. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops[M]//JANICK J. *Horticultural Reviews*. Timber Press, 1989:111-157.
- [7] GARRIDO A, CONDE A, SERÔDIO J, DE VOS R C H, CUNHA A N. Fruit photosynthesis: More to know about where, how and why[J]. *Plants*, 2023, 12(13):2393.
- [8] 孙猛,吕德国,刘威生. 杏属植物光合作用研究进展[J]. *果树学报*, 2009, 26(6):878-885.
SUN Meng, LÜ Deguo, LIU Weisheng. Advances in research on photosynthesis of apricot[J]. *Journal of Fruit Science*, 2009, 26(6):878-885.
- [9] TEVFIK H, KARCI H, WAI J, KAFKAS S. Construction of high density linkage maps in almond and synteny analysis with peach, Japanese apricot and sweet cherry genomes[J]. *Euphytica*, 2023, 219(8):82.
- [10] SONG B, NING W D, WEI D, JIANG M Y, ZHU K, WANG X W, EDWARDS D, ODENY D A, CHENG S F. Plant genome resequencing and population genomics: Current status and future prospects[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(8):1252-1268.
- [11] LALLI D A, ABBOTT A G, ZHEBENTYAYEVA T N, BADENES M L, DAMSTEEGT V, POLÁK J, KRŠKA B, SALAVA J. A genetic linkage map for an apricot (*Prunus armeniaca* L.) BC1 population mapping plum pox virus resistance[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2008, 4(3):481-493.
- [12] WANG L, YANG Y M, YANG Z Y, LI W L, HU D Z, YU H L, LI X, CHENG H, KAN G Z, CHE Z J, ZHANG D, ZHANG H Y, WANG H, HUANG F, YU D Y. GmFtsH25 overexpression increases soybean seed yield by enhancing photosynthesis and photosynthates[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(4):1026-1040.
- [13] YI Q, LÓPEZ-MALVAR A, ÁLVAREZ-IGLESIAS L, ROMAY M C, REVILLA P. Genome-wide association analysis identified newly natural variation for photosynthesis-related traits in a large maize panel[J]. *Agronomy*, 2023, 13(3):801.
- [14] HONDA S, IMAMURA A, SEKI Y, CHIGIRA K, IWASA M, HAYAMI K, NOMURA T, OHKUBO S, OOKAWA T, NAGANO A J, MATSUOKA M, TANAKA Y, ADACHI S. Genome-wide association study of leaf photosynthesis using a high-throughput gas exchange system in rice[J]. *Photosynthesis Research*, 2024, 159(1):17-28.
- [15] THEEUWEN T P J M, LOGIE L L, HARBINSON J, AARTS M G M. Genetics as a key to improving crop photosynthesis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(10):3122-3137.
- [16] SUNDARAM R M, BADRI J, ABDUL FIYAZ R, SENGUTTU-

- VEL P, MANGRAUTHIA S K, CHAITHANYA U, NEERAJA C N, SUBBA RAO L V, HARIPRASAD A S. Conventional and new breeding approaches to enhance grain yield in rice[J]. *Oryza-an International Journal on Rice*, 2023, 60: 1-20.
- [17] 姜凤超,孙浩元,杨丽,张俊环,王玉柱. 不同生态群杏种质资源的光合特性研究[J]. *果树学报*, 2018, 35(10):1216-1224.
- JIANG Fengchao, SUN Haoyuan, YANG Li, ZHANG Junhuan, WANG Yuzhu. Study on the photosynthetic characteristics of apricots in different ecological groups[J]. *Journal of Fruit Science*, 2018, 35(10):1216-1224.
- [18] EVANS J R. Improving photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4):1780-1793.
- [19] SUN C W, HU H T, CHENG Y Z, YANG X, QIAO Q, WANG C G, ZHANG L L, CHEN D Y, ZHAO S M, DONG Z D, CHEN F. Genomics- assisted breeding: The next- generation wheat breeding era[J]. *Plant Breeding*, 2023, 142(3):259-268.
- [20] VARGHESE R, CHERUKURI A K, DODDRELL N H, DOSS C G P, SIMKIN A J, RAMAMOORTHY S. Machine learning in photosynthesis: Prospects on sustainable crop development[J]. *Plant Science*, 2023, 335:111795.
- [21] TAKAI T, OHSUMI A, ARAI Y, IWASAWA N, YANO M, YAMAMOTO T, YOSHINAGA S, KONDO M. QTL analysis of leaf photosynthesis in rice[J]. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 2013, 47(3):227-235.
- [22] YIN X Y, GU J F, DINGKUHN M, STRUIK P C. A model-guided holistic review of exploiting natural variation of photosynthesis traits in crop improvement[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(10):3173-3188.
- [23] KADIUM V R, SVYANTEK A. Broad-sense heritability for horticultural production traits in eggplant[J]. *Crop Breeding, Genetics and Genomics*, 2023, 5(2):e230003.
- [24] ARDIE S W. Gene action and heritability estimates in F₂ populations of foxtail millet (*Setaria italica* L.)[J]. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, 2024, 56(1):65-75.
- [25] FARID N, RIYANTO A, WAHYUDININGSIH T S, RAHMIYAH M, HABIBULLAH M, ULINNUHA Z. Performance, genetic variability and heritability of M1 generation mandarin citrus (*Citrus reticulata*) mutants[J]. 2023, 30(3):169-176.
- [26] TITIRICĂ I, ROMAN I A, NICOLA C, STURZEANU M, IUREA E, BOTU M H, SESTRAS R E, POP R, MILITARU M, ERCISLI S, SESTRAS A F. The main morphological characteristics and chemical components of fruits and the possibilities of their improvement in raspberry breeding[J]. *Horticulturae*, 2023, 9(1):50.
- [27] ZHANG J H, SUN H Y, YANG L, JIANG F C, ZHANG M L, WANG Y Z. Construction of a high-density linkage map and QTL analysis for pistil abortion in apricot (*Prunus armeniaca* L.)[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2019, 99(5):599-610.
- [28] ZHANG Q P, LIU J C, LIU W S, LIU N, ZHANG Y P, XU M, LIU S, MA X X, ZHANG Y J. Construction of a high-density genetic map and identification of quantitative trait loci linked to fruit quality traits in apricots using specific-locus amplified fragment sequencing[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 798700.