

黄淮海地区大豆耐旱根系性状的遗传分析

刘莹¹, 盖钧镒², 吕慧能²

(1. 河北工程大学, 河北 邯郸 056038;

2. 南京农业大学大豆研究所, 国家大豆改良中心, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘要: 从 83 份黄淮海地区代表性材料中按根系类型选取 28 份, 在苗期以株高、叶龄、根干质量和茎叶干质量隶属函数的平均值指标进行 2 年耐旱性重复鉴定, 从中筛选出晋豆 14 强耐旱型材料。比根干质量、比总根长、比根体积与耐旱隶属函数值均呈极显著正相关, 可作为耐旱性的根系性状指标。利用科丰 1 号 × 南农 1138-2 衍生的 RIL 群体为材料, 对耐旱相关根系性状采用主基因+多基因混合遗传模型分离分析法进行遗传分析。结果表明, 该两亲本间比根干质量、比总根长、比根体积的遗传均为两对主基因加多基因模型, 后两者主基因间有连锁(重组率 4.30%, 1.93%); 主基因遗传率为 62.26%~91.81%, 多基因遗传率为 2.99%~24.75%; 耐旱相关根系性状各主要由 1 对主基因控制, 另 1 对效应较小, 三性状的改良均着重在主基因加性效应。

关键词: 大豆; 耐旱性; 根系性状; 遗传; 数量性状分离分析

中图分类号: S565.101 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2007)05-0031-05

Inheritance of Root Traits Related to Drought Tolerance in Soybean (*Glycine max* (L) Merr.) in Huanghuaihai Area

LIU Ying¹, GAI Jun-yi², LU Hui-neng²

(1. Hebei University of Engineering, Handan 056038, China; 2. Soybean Institute of Nanjing Agricultural University, National Center for Soybean Improvement, National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing 210095, China)

Abstract: Twenty eight accessions of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) selected from 83 ones from Huanghuaihai were tested in two years for their tolerance to drought by using the mean membership index value averaged over those of plant height, leaves number, dry root weight and dry stem and leaf weight. One most tolerant accessions (Rank 1) was identified. There existed very significant correlations between drought tolerance and relative values of dry root weight, total root length, and root volume (per plant dry weight basis), respectively, which could be used as root indicators of drought tolerance. The RIL population derived from Kefeng 1 × Nannong 1138-2 was used to analyze the inheritance of the three relative root traits by using the segregation analysis of quantitative trait under the major gene plus polygene mixed inheritance model. The results showed that between the two parents, the relative values of dry root weight, total root length and root volume were respectively controlled by two major genes (linked together for the latter two traits, recombination value being 4.30% and 1.93%, respectively) plus polygenes with their major gene heritability values 62.26%–91.81% and polygene heritability values 2.99%–24.75%, indicating that major gene, especially the one with large effect, accounted for a major part of the genetic variation between the two parents. major gene additive effect could be intensified for improving all of them.

Key words: Soybean (*Glycine max* (L) Merr.); Drought tolerance; Root trait; Inheritance; Segregation analysis of quantitative trait

干旱是世界农业面临的共同问题, 大豆作为营 养丰富、发展潜力巨大的作物, 其耐旱品种的选育和

收稿日期: 2007-07-21

基金项目: 国际原子能机构资助项目(303-D2-CPR-10815); 农业部 948 项目(201013(A)); 国家自然科学基金项目(30490250)

作者简介: 刘莹(1966-), 女, 天津人, 副教授, 博士, 主要从事大豆耐逆性的遗传育种研究。

改良已成当务之急,因而对大豆耐旱性方面的研究倍受重视^[1-9]。作物对土壤干旱首先做出反应的是根系,根系作为研究和改良作物耐旱性的一个重要组成部分,正引起研究者的重视。黄淮海地区是我国重要的农区,而其日益严重的干旱状况迫切需要作物整体耐旱性的提高,本试验将在对黄淮海地区种质资源耐旱性鉴定筛选的基础上,探索与耐旱性相关的根系性状,利用耐旱性有差异的材料杂交衍生的 RIL 群体对与耐旱性相关的根系性状进行遗传分析,为黄淮海地区大豆的耐旱种质的应用和耐旱根系育种提供理论与实践依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料的选择

从黄淮区选取 83 份材料,于根系形态稳定的结荚鼓粒期大田挖根观察根系形态。根据根系形态的不同从中选取代表黄淮海地区的材料 28 份,为用于遗传分析,加入科丰 1 号和南农 1138-2 共 30 份(表 1)。

1.2 耐旱性鉴定试验

分别在 2001 年 6 月、2002 年 7 月于国家大豆改良中心江浦试验基地温室内进行。盆播,盆钵规格为 25 cm×28 cm。采用砂-土(85:15)混合基质,7 kg 基质/盆。裂区设计,主区为水分处理(适宜水分与干旱胁迫),副区为材料,每副区为一盆,每盆留 2 株,3 次重复。种子催芽后,同一材料挑选胚根长度一致的种子种于盆钵。待植株对称叶展开时进行水分处理,水分胁迫加水 30 mL/(盆·d),水分适宜加水 100 mL/(盆·d),共处理 18 d。

水分处理前后测定株高、叶龄各一次,处理 18 d 后收获。以子叶节为界把植株分为地上部分(简称茎)和地下部分(简称根),立即将根浸入 FAA 固定液,茎入烘箱(105℃)杀青 0.5 h,然后 80℃下烘至恒重,冷却后称重。将根浸泡半小时后取出,观察根系形态,测定根系性状,之后处理同茎。

计算株高、叶龄、茎干质量、根干质量各指标胁迫与适宜的比值,其中株高、叶龄分别以每 10 d 平

均生长率参与计算。按下式计算耐旱隶属函数值:

$$F_{ij} = \frac{X_{ij} - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}}$$

F_{ij} 为第 i 个材料第 j 个性状的隶属值, X_{ij} 为第 i 个材料第 j 个性状胁迫对非胁迫的比值, X_{\max} 、 X_{\min} 分别为该性状中最大最小比值。按重复将各性状的隶属值进行平均,最后再按材料将各性状的平均隶属值进行平均,得平均隶属函数值 F 。各供试材料按照下列标准进行耐旱性分级。

1 级:平均隶属函数值 F 在 0.8 以上为强耐旱型;2 级:平均隶属函数值 F 在 0.6~0.8 之间为较强耐旱型;3 级:平均隶属函数值 F 在 0.4~0.6 之间为中间型;4 级:平均隶属函数值 F 在 0.2~0.4 之间为干旱较敏感型;5 级:平均隶属函数值 F 在 0.2 以下为干旱敏感型。

1.3 根系形态指标的观察

总根长和根体积:将固定后的根取出,剪下基根(Basal root)及主根(Tap root),置 Epson 扫描仪上扫描,采用 WinRhizo 根系分析软件计算总根长、根体积。

比根质量、比总根长、比根体积为干旱条件下的根干质量、总根长、根体积与整株干物质量之比。

1.4 耐旱相关根系性状遗传的分离分析

利用科丰 1 号(1 级)和南农 1138-2(5 级)杂交得到并经过调整^[10]的 184 个 RIL 家系。将各家系盆播,盆钵规格和水分胁迫处理同 1.2,随机排列,重复 3 次。出苗后每盆留 1 株,待 V4 期收获。处理结束后扫描根系,计算总根长、根体积并测定根干质量,应用盖钧镒等^[11]的数量性状主基因+多基因混合遗传模型进行遗传分析。

统计过程均在 SAS8.2 下完成。

2 结果与分析

2.1 耐旱性鉴定结果

耐旱性分级见表 1。供试材料中,2 年耐旱(1 级)表现一致的材料为晋豆 14、科丰 1 号;干旱敏感型(5 级)的材料南农 1138-2,2 年耐旱隶属函数值的相关系数为 0.80。

表 1 2 年大豆耐旱性鉴定结果

Tab. 1 Evaluation of drought tolerance of soybeans in two years

代号 Code	材料名称 Material name	原产地或来源 Original	2001		2002		平均 Average	
			F	级别 Rank	F	级别 Rank	F	级别 Rank
1	汉中八月黄	陕西	0.733	2	0.809	1	0.771	2
2	略阳药黑豆	陕西	0.782	1	0.641	2	0.712	2
3	宁强老鼠皮	陕西	0.388	3	0.294	4	0.341	4
4	镇巴小白黄豆	陕西	0.514	2	0.281	4	0.398	4
5	扁黑豆	山西	0.627	2	0.582	3	0.605	2
6	晋大 53	山西	0.562	3	0.624	2	0.543	3

续表								
代号 Code	材料名称 Material name	原产地或来源 Original	2001		2002		平均 Average	
			F	级别 Rank	F	级别 Rank	F	级别 Rank
7	晋豆 14	山西	0. 921	1	0. 801	1	0. 861	1
8	晋豆 16	山西	0. 500	3	0. 398	4	0. 449	3
9	晋豆 19	山西	0. 764	2		—	—	—
10	园黑豆	山西	0. 887	1	0. 787	2	0. 802	1
11	科丰 1 号	北京	0. 811	1	0. 897	1	0. 854	1
12	3-29	河北	0. 442	3	0. 582	3	0. 512	3
13	5-5	河北	0. 319	4	0. 096	5	0. 223	4
14	6-13	河北	0. 457	3	0. 647	2	0. 552	3
15	大乌豆	河北	0. 587	3	0. 402	3	0. 495	3
16	耐阴黑豆	河北	0. 651	2	0. 513	3	0. 582	3
17	易县黑豆	河北	0. 707	2	0. 773	2	0. 740	2
18	苍山小黑豆	山东	0. 687	2	0. 584	3	0. 636	2
19	惠民铁竹杆	山东	0. 410	3	0. 274	4	0. 342	4
20	齐黄 10 号	山东	0. 201	4	0. 371	3	0. 286	4
21	齐黄 1 号	山东	0. 687	2	0. 694	2	0. 691	2
22	汶上滚龙珠	山东	0. 325	4	0. 388	4	0. 357	4
23	长垣范屯小天鹅蛋	河南	0. 682	2	0. 837	1	0. 725	2
24	汝南平顶豆	河南	0. 080	5	0. 284	4	0. 202	4
25	西峡小粒黄	河南	0. 467	3	0. 667	2	0. 567	3
26	夏县太平紫花豆	河南	0. 434	3	0. 502	3	0. 468	3
27	襄县双庙大粒黄	河南	0. 433	3	0. 352	4	0. 393	4
28	舒城去荚黄豆	安徽	0. 423	3	0. 584	3	0. 504	3
29	涡阳黑豆	安徽	0. 487	3	0. 296	4	0. 442	3
30	南农 1138-2	江苏	0. 113	5	0. 071	5	0. 092	5

2. 2 与大豆耐旱相关的根系性状

表 2 列出供试材料的耐旱隶属函数值和根系性状的统计数, 结果表明, 供试材料间的株高、叶龄、根干质量、茎叶干质量的隶属函数值平均数和变异系数较为接近, 可用每个材料各性状隶属函数的平均数对材料的耐旱性进行分级。株高、叶龄、根干质量、茎叶干质量的隶属函数值以及比根干质量、比根总长、比根体积均具有较大的遗传变异, GCV 达 16. 5%~57. 8%。

表 2 供试材料耐旱性和根系性状的表现与遗传变异									
Tab. 2 The performance and genetic variation of drought tolerance and root traits among accessions									
年份 Year	统计数 Statistic	耐旱隶属函数值 Drought tolerance membership index value					根系性状 Root trait		
		株高 Plant height	叶龄 No. leaves	茎叶干质量 Dry stem and leaves weight	根干质量 Dry root weight	平均 Mean	比根干质量 Dry root weight/ Plant weight	比根总长 Total root length/ Plant weight	比根体积 Root volume/ Plant weight
2001	\bar{x}	0. 545	0. 502	0. 492	0. 501	0. 510	0. 268	572. 507	0. 616
	Min.	0. 000	0. 000	0. 000	0. 000	0. 111	0. 203	423. 569	0. 438
	Max.	1. 000	1. 000	1. 000	1. 000	0. 873	0. 330	766. 387	0. 766
	Sg	0. 220	0. 223	0. 207	0. 290	0. 204	0. 041	135. 112	0. 125
	GCV/ %	40. 3	44. 4	42. 1	57. 8	40. 0	15. 4	23. 6	20. 3
2002	\bar{x}	0. 526	0. 518	0. 528	0. 488	0. 515	0. 253	592. 558	0. 623
	Min.	0. 000	0. 000	0. 000	0. 000	0. 132	0. 207	411. 938	0. 445
	Max.	1. 000	1. 000	1. 000	1. 000	0. 921	0. 368	827. 673	0. 774
	Sg	0. 219	0. 219	0. 244	0. 269	0. 210	0. 042	165. 324	0. 128
	GCV/ %	41. 6	42. 3	46. 2	55. 1	40. 7	16. 5	27. 9	20. 5

表 3 结果, 根干质量、总根长、根体积与耐旱性无相关, 而比根质量、比总根长、比根体积与平均耐旱隶属函数值的相关均呈极显著正相关, 可作为鉴定大豆苗期耐旱根系的性状指标。

性状指标(比根干质量、比总根长和比根体积) 在双亲间及 RIL 群体内各家系间均达 0. 01 水平显著差异。该群体耐旱根系性状遗传变异系数在 13% 以上, 遗传率均超过 75%。

2. 3 大豆耐旱相关根系性状的遗传分析

表 4 对 2 个亲本和 RIL 群体根系性状的平均值作方差分析, 结果表明, 干旱胁迫下所测定的 3 个根

对该 RIL 群体进行耐旱根系性状遗传的分离分析。表 5 经 AIC 值和适合性检验的结果表明, 该两亲本间比根干质量、比总根长和比根体积的遗传均

为 2 对主基因加多基因模型, 主基因遗传率分别为 91. 81%, 75. 35%, 62. 26%, 多基因遗传率分别为 2. 99%, 11. 15%, 24. 75%; 耐旱相关根系性状主要由

主基因控制, 后两者 2 对主基因间还存在连锁, 重组率分别为 4. 30% 和 1. 93% (表 5, 6)。

表 3 干旱胁迫下根系性状与耐旱平均隶属函数的相关

Tab. 3 Correlation between drought tolerance and root traits under drought stress						
年份 Year	根干质量 Dry root weight	总根长 Total Root length	根体积 Root volume	比根干质量 Dry root weight/ Plant weight	比根总长 Total root length / Plant weight	比根体积 Root volume/ Plant weight
2001	0. 01	0. 38	0. 24	0. 64**	0. 79**	0. 74**
2002	0. 01	0. 35	0. 36	0. 65**	0. 78**	0. 77**

注: ** 表示达 0. 01 显著水平, 表 4 同
Note: ** represents significant at 0. 01 level, the same as tab. 4

表 4 干旱胁迫下 RIL 群体根系性状的遗传参数估计

Tab. 4 Estimates of genetic parameters of the RIL population under drought stress										
根系性状 Root trait	亲本 Parents			RIL						
	科丰 1 号 Kefeng 1	1138-2	F	平均数 Mean	变幅 Range	遗传方差 Genetic variance	遗传变异 系数 GCV / %	误差变异系数 ECV / %	遗传率 h ²	F
比根干质量 Dry root weight/ Plant Weight	0. 30	0. 24	67. 84**	0. 284	0. 180~ 0. 392	0. 0088	32. 91	4. 9	90. 60	52. 50**
比根总长 Total root length/ Plant weight	875. 32	586. 26	48. 51**	756. 10	407. 75~ 1220. 12	87 973. 8	39. 15	5. 6	79. 11	29. 36**
比根体积 Root volume/ Plant weight	0. 70	0. 55	41. 11**	0. 673	0. 374~ 0. 932	0. 0498	33. 35	5. 3	77. 00	54. 08**

表 5 耐旱相关根系性状的遗传模型

Tab. 5 Genetic models of the root traits related to drought tolerance				
根系性状 Root traits	最佳模型 Optimum model	主基因 Major gene	加性多基因 Additive polygene	重组率 / % Recombination
比根干质量 Dry root weight/ Plant weight	E-1-0	2	+	
比根总长 Total root length/ Plant weight	E-2-5	2 linked	+	4. 30
比根体积 Root volume/ Plant weight	E-2-4	2 linked	+	1. 93

表 6 耐旱相关根系性状主基因+ 多基因模型的遗传参数估计

Tab. 6 Estimates of genetic parameters of root traits related to drought tolerance under major gene plus polygene model				
遗传效应 Genetic effect		比根干质量 Dry root weight/ Plant weight	比根总长 Total root length/ Plant weight	比根体积 Root volume / Plant weight
加性效应 Additive effect	d_a	0. 023	199. 472	0. 029
	d_b	0. 014	114. 950	0. 148
上位性效应 Epistas is effect	i	- 0. 007	-	-
主基因遗传方差 σ_{mg}^2 Genetic variance of major gene		0. 001	25 944. 713	0. 012
主基因遗传率 $h_{mg}^2 / \%$ Heritability of major gene		91. 81	75. 35	62. 26
多基因遗传方差 σ_{pg}^2 Genetic variance of polygene		0. 000	3 840. 163	0. 005
多基因遗传率 $h_{pg}^2 / \%$ Heritability of polygene		2. 99	11. 15	24. 75

3 讨论

3. 1 大豆品种耐旱性鉴定指标

隶属函数值法是目前对耐旱性进行分级鉴定所采用的主要方法之一, 苗期利用株高、叶龄、茎干质量、根干质量平均隶属函数值为指标, 2 年重复鉴定

结果趋势相同($r= 0. 80$), 表明该指标适用, 本试验的耐旱分级结果较为稳定可信。

3. 2 大豆耐旱相关根系的性状指标

本研究表明, 根干质量、根体积、总根长等根系性状的绝对值与耐旱性(以平均耐旱隶属函数值为指标)间未发现有关, 而比根干质量、比根体积、比

总根长等相对值则均呈极显著相关, 这可能是由于大豆品种之间存在生态和发育差异, 根系性状发育程度也会相应不同, 故而采用消除发育程度差异的相对值为标准, 这与 Hudak 等^[8] 利用农艺性状相似的 2 个耐、感品种比较其根系性状所得结论相一致。由此研究认为, 采用根系性状的相对值作为各品种之间相互比较的标准应该更为合理。

3.3 大豆耐旱相关根系性状的遗传分析

本研究采用盖钧镒等^[11] 的数量性状主基因+多基因混合遗传模型分离分析方法对与耐旱相关的根系性状进行遗传分析, 结果表明科丰 1 号与南农 1138-2 两亲本间比根干质量、比总根长和比根体积的遗传均为 2 对主基因加多基因模型。比根体积的 2 对主基因中有 1 对加性效应较强, 另 1 对较弱; 比根干质量和比总根长的 2 对主基因加性效应差异较小, 前者还存在小量加性×加性效应。这三性状的改良均着重在主基因加性效应。

参考文献:

- [1] Sloane R J, Patterson R P, Carter T E. Field drought tolerance of soybean plant introduction [J]. Crop Science, 1990(30): 118– 123.
- [2] Carter T E Jr, Rufty T W, Kuo C G. Soybean plant introductions exhibiting drought and aluminum tolerance [C] // Adaptation of food crops to temperature and water stress: proceedings of an international symposium, Taiwan, 13– 18, August, 1992: 335– 346.
- [3] Garcia A, Gonzalez M C. Morphological markers for the early selection of drought-tolerant rice varieties [J]. Cultivate Tropical, 1997, 18(2): 47– 50.
- [4] Hudak C M, Patterson R P. Vegetative Growth Analysis of a Drought-Resistant Soybean Plant Introduction [J]. Crop Sci, 1995, 35: 464– 471.
- [5] Liu F L, Andersen M N, Jensen C R. Root signal controls pod growth in drought-stressed soybean during the critical, abortion-sensitive phase of pod development [J]. Field Crops Research, 2004, 85: 159– 166.
- [6] Liu F L, Andersen M N, Jacobsen S E, et al. Stomatal control and water use efficiency of soybean(*Glycine max* L. Merr.) during progressive soil drying [J]. Environmental and Experimental Botany, 2004: 1– 8.
- [7] Hudak C M, Patterson R P. Root distribution and soil moisture depletion pattern of a drought-resistant soybean plant introduction [J]. Agron J, 1996, (88): 478– 486.
- [8] Hoogenboom G M, Huck C M, Peterson R P. Root growth rate of soybean as affected by drought stress [J]. Agron J, 1987, 79: 607– 614.
- [9] Garay A F, Wilhelm W W. Root system characteristics of two soybean isolines undergoing water stress conditions [J]. Agron J, 1983, 75(6): 973– 977.
- [10] 王永军, 吴晓雷, 喻德跃, 等. 重组自交系群体的检测调正方法及其在大豆 NJRIKY 群体的应用 [J]. 作物学报, 2004, 30(5): 413– 418.
- [11] 盖钧镒, 章元明, 王建康. 植物数量性状遗传体系 [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [12] Wang S, Basten C J, Zeng Z B. Windows QTL Cartographer 2. 0 [M]. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC, 2001– 2004.