

大豆地方品种叶片叶柄茸毛性状的形态变异及其与豆卷叶螟抗性的相关分析

邢光南, 谭连美, 刘泽稀楠, 岳 汉, 张寒竹, 史鸿飞, 赵团结, 盖钧镒

(南京农业大学 大豆研究所/国家大豆改良中心/农业部大豆生物学与遗传育种重点实验室/作物遗传与种质创新国家重点实验室, 江苏 南京 210095)

摘 要:大豆茎、叶、荚普遍着生茸毛,表现有末端形态、密度、长度和角度(着生状态)的差异。本文利用地方品种群体研究了大豆叶片和叶柄茸毛性状的变异、区域差异、相互关系及其与大豆对豆卷叶螟抗性的关系。大豆叶片茸毛密度、长度、角度和叶柄茸毛角度在全国 393 份代表性大豆地方品种间存在大幅度变异,变幅分别为 4.8 ~ 105.9 根·10 mm⁻² (无茸毛品种除外), 0.22 ~ 0.94 mm, 0° ~ 88° 和 5° ~ 90°。叶片茸毛密度、长度和角度大的品种较少,而叶柄茸毛角度小的品种较少。393 份大豆地方品种中尖型茸毛末端品种 127 份。叶片茸毛长度、角度、末端形态及叶柄茸毛角度与地理生态区有关,生态区 I 的叶片茸毛较长,生态区 I 和 II 的叶片茸毛角度较大,生态区 I、II 和 III 的钝型茸毛末端比率较高,生态区 I、II 和 V 的叶柄茸毛角度较大,而叶片茸毛密度与生态区无关。叶柄、叶片茸毛角度及叶片茸毛长度间相互呈极显著正相关,叶片茸毛密度与长度间呈极显著负相关。叶片茸毛密度和长度在茸毛末端形态间也有显著差异,尖型茸毛末端的品种茸毛密度较大,长度较短。豆卷叶螟引起的虫包数和卷叶率与叶片、叶柄茸毛角度及叶片茸毛长度极显著正相关,而与叶片茸毛密度显著负相关,与茸毛末端形态无关。叶片茸毛角度与抗虫性指标相关性最强,角度越小越抗虫,是大豆抗豆卷叶螟的重要因子。

关键词:大豆;茸毛;豆卷叶螟;抗虫性;区域差异

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2012)05-0691-06

Morphological Variation of Pubescence on Leaf Blade and Petiole and Their Correlation with Resistance to Bean Pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius) in Soybean Landraces

XING Guang-nan, TAN Lian-mei, LIU Ze-xi-nan, YUE Han, ZHANG Han-zhu, SHI Hong-fei, ZHAO Tuan-jie, GAI Jun-yi

(Soybean Research Institute/National Center for Soybean Improvement/MOA Key Laboratory for Biology and Genetic Improvement of Soybean (General)/National Key Laboratory for Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China)

Abstract: The tip shape, density, length and angle (status) of pubescence on stem, leaf and pod in soybean vary essentially among varieties and materials. This paper aims to reveal the variation of pubescence traits on leaf blade and petiole, their regional characteristics, their mutual correlations and their correlation with resistance to bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius) in Chinese soybean landraces. Significant differences were found in soybean pubescence density, length, angle on leaf blade and angle on petiole, with the range of 4.8-105.9 hairs·10 mm⁻² (except for hairless landrace), 0.22-0.94 mm, 0°-88° and 5°-90°, respectively. The numbers of landraces with long pubescence, high pubescence density, big pubescence angle on leaf blade, small pubescence angle on petiole were small relative to their counterparts. Among 393 landraces, 127 were of sharp pubescence tip. The pubescence length, angle, tip shape on blade and angle on petiole were relatively differentiated among geographic regions. The pubescence length of landraces from varietal eco-region I is longer, the pubescence angle on leaf blade from varietal eco-region I and II were bigger, the blunt tip shape in varietal eco-region I, II and III were more and the pubescence angle on petiole from varietal eco-region I, II and V were bigger than those in their counterpart varietal eco-regions, while the pubescence density did not show relationship with their geographic sources. Significantly positive correlations were observed among pubescence angle on leaf petiole, pubescence angle and length on leaf blade, while significant negative correlation was detected between pubescence density and length on leaf blade. The pubescence density and length were significantly different between sharp and blunt pubescence tip, those with sharp pubescence tip had more and shorter pubescence. Two indicators of resistance to bean pyralid, rolled leaflet number (RLN) and rolled leaflet percentage (RLP), were significantly positively corre-

收稿日期:2012-06-09

基金项目:国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB1184, 2010CB1259, 2011CB1093);国家自然科学基金资助项目(30900902, 31071442);高等学校博士学科点专项科研基金资助课题(200900097120017);国家大学生创新性实验计划项目(111030713);南京农业大学 SRT 项目(1111A03)。

第一作者简介:邢光南(1980-),男,讲师,博士,研究方向为大豆种质资源与抗虫育种。E-mail: xinggn@njau.edu.cn。

通讯作者:盖钧镒(1936-),男,教授,博士生导师,中国工程院院士,从事大豆种质资源、遗传育种及数量遗传研究。E-mail: sri@njau.edu.cn。

lated with pubescence angle, length on leaf blade, angle on petiole and significantly negatively correlated with pubescence density on leaf blade, but no correlation with pubescence tip shape was observed. Among which, the correlation between pubescence angle on leaf blade and resistance to bean pyralid was the highest, thus small pubescence angle on leaf blade was the most important resistance characteristic.

Key words: Soybean; Pubescence; Bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius); Resistance to insect; Regional difference

茸毛因长在表皮上, 又称“表皮毛”。茸毛是叶片表面影响昆虫取食为害的重要因子, 与植物的抗虫性关系密切。林凤敏等^[1]发现棉花叶片茸毛密度与棉花对绿盲蝽的抗性呈显著负相关, 无毛或少毛棉花品种(系)对绿盲蝽有一定抗性。大豆茎、叶、荚普遍着生茸毛, 表现有末端形态、密度、长度和角度(着生状态)的差异。大豆茸毛与大豆抗虫性的关系已有较多报道, 但对不同害虫茸毛性状的关键抗性因子不同^[2-8]。大豆茸毛密度和末端形态与抗杂食性的鳞翅目害虫有关, 高密度^[2,4]和尖型末端^[4-5]是抗虫性状。但是, 刘学义和李淑香^[6]发现大豆茸毛密度小可以抗红蜘蛛。大豆茸毛着生状态与抗微小昆虫或专食性的鳞翅目害虫有关, 但对不同害虫的抗虫性状不同, 对马铃薯叶蝉直立型叶片茸毛是抗虫性状^[7], 而对烟粉虱^[8]和豆卷叶螟^[9]紧贴型叶片茸毛是抗虫性状。

国内外对大豆的茸毛形态及其遗传曾有一些研究。Bernard^[10]认为大豆叶片茸毛着生状态是质量性状, 紧贴型大豆茸毛受双基因控制。Lee 等^[11]同时把大豆叶片茸毛着生状态看成质量性状和数量性状, 分别进行了基因定位和 QTL 定位。Ren 等^[12]测量 Clark 的茸毛密度近等基因系, 发现茸毛密度的变幅为 0 ~ 300.4 根·10 mm⁻², 长度变幅为 0.24 ~ 1.0 mm。Komatsu 等^[13]在 D1a 和 H 连锁群鉴定出控制茸毛密度的 QTL。这些研究或基于少量的种质资源或只研究了茸毛的个别性状。

豆卷叶螟 *Lamprosema indicata* (Fabricius) 属鳞翅目螟蛾科, 是我国南方大豆的主要食叶性害虫之一^[14-18]。培育抗虫品种是减轻害虫危害最经济有效的措施, 而理解抗虫机制对培育抗虫品种是至关重要的。崔章林等^[14]和孙祖东等^[15]筛选出丰平黑豆、监利牛毛黄、枞阳猴子毛、东兴青皮豆、牛黄豆和 PI 227687 等高抗豆卷叶螟的大豆种质, 同时筛选出山东大豆、大黑豆、临沂糙绿豆、皖 82-178、金龙黑豆和 Mosoy 等高感种质。龙丽萍等^[16]发现大豆品系赶泰-2-2 对豆卷叶螟同时存在抗选性和抗生性。邢光南等^[17-18]对大豆抗豆卷叶螟进行了遗传分析发现存在主基因, 进一步通过 4 个重组自交系群体发掘出 2 个稳定的抗性主效 QTL, 分别位于 1 号和 12 号染色体(D1a 和 H 连锁群)。但迄今对大豆抗豆卷叶螟的机理研究较少。

本文在前期研究我国大豆地方品种群体叶片、叶柄茸毛着生状态(角度)及其对大豆抗豆卷叶螟影响的基础上, 试图通过大量的观察建立大豆茸毛密度、长度和末端形态的简易观察方法, 并用于分

析大豆地方品种群体茸毛性状的变异; 研究各地理生态区茸毛性状的特征、茸毛性状间的相互关系及茸毛各性状与大豆抗豆卷叶螟的关系, 找出最关键的抗性因子, 为进一步研究茸毛的遗传、QTL 及在大豆抗虫育种中的利用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2008 年供试品种 392 份与参考文献[9]一致。2011 年供试品种为代表性地方品种 393 份, 来自全国 24 个省、市、自治区, 分布在北纬 52°30' 与 21°30' 之间, 其中有 285 份与 2008 年供试品种相同。栽培大豆生态区的划分参考盖钧镒等^[19]的方法, 2011 年品种划分为: 北方一熟制春作大豆品种生态区(I, 54 份), 黄淮海二熟制春夏作大豆品种生态区(II, 93 份), 长江中下游二熟制春夏作大豆品种生态区(III, 78 份), 中南多熟制春夏秋作大豆品种生态区(IV, 92 份), 西南高原二熟制春夏作大豆品种生态区(V, 36 份), 华南热带多熟制四季大豆品种生态区(VI, 40 份)六大区。

1.2 试验设计

试验在南京农业大学江浦试验站进行, 2008 年夏播, 随机区组设计, 穴播, 穴距 0.7 m × 0.8 m, 3 次重复, 每穴留苗 8 株, 试验地四周种一行保护行。大豆生长期不施用任何杀虫剂, 在田间自然危害条件下对豆卷叶螟进行抗性鉴定。2011 年夏播, 随机区组设计, 穴播, 穴距 0.7 m × 0.8 m, 2 次重复, 每穴留苗 8 株, 试验地四周种一行保护行。2011 年在田间调查叶片茸毛角度和叶柄茸毛角度, 在室内借助解剖镜调查叶片茸毛密度、长度和末端形态。

1.3 茸毛性状与抗虫性指标的观察测量方法

1.3.1 茸毛角度的田间调查 叶片、叶柄茸毛角度的调查方法与参考文献[9]相同, 于大豆始花期, 以整个小区为观察对象用肉眼估计植株倒二叶叶柄茸毛与叶柄的夹角和叶片茸毛与叶片的夹角。叶片茸毛与叶片的夹角较难观察, 可把叶片适当弯曲, 对着阳光观察, 让阳光与茸毛呈直角时较易观察, 采用手摸也能初步判断, 夹角大有毛茸感觉。2011 年调查叶片茸毛角度和叶柄茸毛角度各一次。

1.3.2 茸毛性状的实验室测量 因大豆茸毛微小, 大豆叶片茸毛末端形态、长度和密度在田间难以调查, 需取样后在实验室调查。叶片茸毛密度和长度的测量参考 Oki 等^[3]的方法, 略加修改。具体为: 2011 年每份材料于 V6 期随机从田间的 3 个植株上进行取样, 每株带叶柄取第 4 片复叶(倒 3

叶),将3个复叶放于塑料封口袋中,放入冰盒中带回实验室。从每个复叶的中间小叶主叶脉与侧叶脉中间靠近基部的位置,用直径7 mm的打孔器取叶圆片,要求叶圆片平整、新鲜,避开叶脉,用解剖镜放大50倍后对叶圆片正面进行拍照。从取样到拍照的整个过程中,用镊子夹取叶圆片,用载玻片移动叶圆片,拍照时将茸毛压平。解剖镜为OLYMPUS SZX12,摄像头为Pixera penguin 150CL。

叶片茸毛末端形态分为尖和钝两类。叶片茸毛密度为计数单张照片上的茸毛根数,再转化为每 10 mm^2 的根数,照片对应的叶面积为 5.23 mm^2 。叶片茸毛长度,通过大量观察发现大豆叶片同一部位的茸毛不管稀疏,几乎都存在明显的长度差异(图1),长茸毛较少,这使研究茸毛长度较为困难。为了准确地测量,先把同一照片上的茸毛粗略分为长短两类,分别计数根数,然后每类用软件Motic Images Plus 2.0 ML各测量3根代表性的茸毛长度(取众数),再用加权法算出该品种的茸毛长。

1.3.3 抗虫性指标的观察记载方法 抗虫性指标与调查方法参考文献[9,17-18],2008年豆卷叶螟在南京地区中度发生,豆卷叶螟有卷叶危害的特点,于豆卷叶螟危害最严重的9月7日调查虫包数和卷叶率各一次。调查虫包数时逐株进行,单个叶片卷成的筒状和叶边由低龄幼虫形成的卷包都算一个“虫包”,邻近“N”片叶连叠起来的算作“N-1”个“虫包”。调查卷叶率时,以整穴为单位把整个冠层看成一个空间,而豆卷叶螟卷叶危害部分占该空间的百分率即为卷叶率。

1.4 统计分析方法

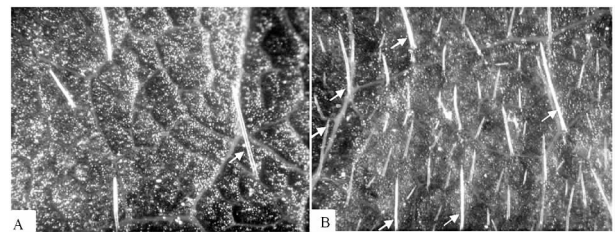
用 $\bar{y} = (\bar{y}_1 \times n_1 + \bar{y}_2 \times n_2) / (n_1 + n_2)$ 计算茸毛长度,其中 \bar{y} 为茸毛的平均长度, \bar{y}_1 为长茸毛的平均长度, n_1 为长茸毛的根数, \bar{y}_2 为短茸毛的平均长度, n_2 为短茸毛的根数。采用SAS(V8.01)统计软件进行描述统计、方差分析、相关分析和卡平方测验。方差分析叶片茸毛密度、长度、角度和叶柄茸

毛角度在叶片茸毛末端形态间及生态区间的差异时,把叶片茸毛密度、长度、角度和叶柄茸毛角度作为变量,而把叶片茸毛末端形态和生态区作为因素,用Duncan氏法进行多重比较。分析所用的茸毛性状数据都来自2011年,而虫包数和卷叶率数据来自2008年。

2 结果与分析

2.1 大豆地方品种茸毛性状的变异

大豆叶片茸毛密度、长度、角度和叶柄茸毛角度4个茸毛性状在大豆地方品种群体中都有极显著的差异(表1)。大豆地方品种群体叶片茸毛密度、长度和角度的变幅分别为 $4.8 \sim 105.9\text{ 根} \cdot 10\text{ mm}^{-2}$ (无茸毛品种除外)、 $0.22 \sim 0.94\text{ mm}$ 和 $0^\circ \sim 88^\circ$ 。图1中A所对应品种的茸毛密度、长度、末端形态分别为 $7.7\text{ 根} \cdot 10\text{ mm}^{-2}$ 、 0.56 mm 、钝型,而B所对应品种的茸毛密度、长度、末端形态分别为 $105.9\text{ 根} \cdot 10\text{ mm}^{-2}$ 、 0.29 mm 、尖型。大豆地方品种群体叶柄茸毛角度的变幅为 $5^\circ \sim 90^\circ$ 。从分布看大豆叶片茸毛密度、长度、角度和叶柄茸毛角度都呈偏态分布(表1)。即叶片茸毛密度、长度和角度大的品种少,而叶柄茸毛角度小的品种少。393份大豆地方品种中尖型茸毛末端的品种有127份,约占总份数的三分之一。



箭头表示同一叶片中的长茸毛。

The arrows indicate long pubescence in same leaflet.

图1 50倍镜下的大豆叶片茸毛

Fig. 1 Photos of pubescence of soybean were taken at $50 \times$ magnification

表1 大豆叶茸毛性状的次数分布和描述统计

Table 1 Frequency distribution and descriptive statistics of pubescence traits in soybean

性状 Traits	组中值(次数) Class midpoint(frequency)										平均数 Mean	变幅 Range	F
DPLB	0(1)	10(37)	20(110)	30(113)	40(76)	50(32)	60(9)	70(6)	80(5)	90(1)	100(2)	110(1)	31.7 4.8-105.9 5.1**
LPLB	0.2(3)	0.3(47)	0.4(159)	0.5(109)	0.6(45)	0.7(17)	0.8(10)	0.9(3)					0.46 0.22-0.94 4.8**
PALB	0(218)	10(29)	20(30)	30(19)	40(19)	50(36)	60(14)	70(14)	80(13)	90(1)			17 0-88 8.5**
PAP	10(1)	20(12)	30(6)	40(13)	50(14)	60(53)	70(46)	80(160)	90(88)				72 5-90 4.7**

“组中值(次数)”栏中括号前数字为每组的组中值,而括号中数字为该组含有的品种数。DPLB = 叶片茸毛密度($\text{根数} \cdot 10\text{ mm}^{-2}$),LPLB = 叶片茸毛长度(mm),PALB = 叶片茸毛角度($^\circ$),PAP = 叶柄茸毛角度($^\circ$)。下同。

The numbers before parentheses in the columns of “Class midpoint(frequency)” are class midpoint,while those in parentheses are the numbers of landraces in the class. DPLB = Density of pubescence on leaf blade($\text{hairs} \cdot 10\text{ mm}^{-2}$),LPLB = Length of pubescence on leaf blade(mm),PALB = Pubescence angle on leaf blade($^\circ$),PAP = Pubescence angle on petiole($^\circ$). The same below.

2.2 茸毛性状的区域差异

茸毛性状是大豆长期演化形成的,是大豆生态类型的特征之一。以生态区作为因素的方差分析显示叶片茸毛密度在生态区间无显著差异,而叶片茸毛长度、角度和叶柄茸毛角度在生态区间有显著差异(表2)。生态区 II 的叶片茸毛密度变幅最大,而生态区 V 最小。生态区 I 的茸毛显著长于其它 5 个区,生态区 V 和 VI 的变幅较小。生态区 I 与 II 间叶片茸毛角度差异不显著,但显著大于生态区 III、IV、V 和 VI,叶片茸毛角度在生态区 III、IV、V 和

VI 间差异不显著,即随着纬度的增大叶片茸毛角度有增大的趋势,但 6 个生态区的变幅接近。生态区 II 的叶柄茸毛角度与生态区 V 和 I 的差异不显著,但显著大于其它 3 个生态区,同时生态区 VI 的叶柄茸毛角度显著小于 I、II、IV 和 V 区,也有随着纬度的增加而增大的趋势。值得注意的是生态区 V 的叶片、叶柄茸毛角度在南方 4 个生态区中都是最高的,可能是由于其来自于西南高原,海拔高,气候与高纬度相近。

表 2 叶片茸毛密度、长度、角度和叶柄茸毛角度在品种生态区间的差异

Table 2 The differences of DPLB,LPLB,PALB and PAP among varietal eco-regions

品种生态区 Varietal eco-region	品种数 Number of landraces	叶片茸毛密度 DPLB/hairs·mm ⁻²		叶片茸毛长度 LPLB/mm		叶片茸毛角度 PALB/°		叶柄茸毛角度 PAP/°	
		平均数 Mean	变幅 Range	平均数 Mean	变幅 Range	平均数 Mean	变幅 Range	平均数 Mean	变幅 Range
I	54	30.5a	11.5-75.3	0.52a	0.32-0.94	28a	0-80	73abc	15-90
II	93	33.7a	4.8-105.9	0.47b	0.22-0.84	27a	0-88	79a	28-90
III	78	31.6a	7.7-95.7	0.46b	0.29-0.94	7b	0-75	68cd	18-90
IV	92	30.6a	9.6-73.3	0.45b	0.25-0.75	12b	0-78	70bc	5-90
V	36	29.6a	10.2-51.0	0.44b	0.32-0.69	15b	0-80	75ab	45-90
VI	40	32.9a	10.8-79.1	0.44b	0.28-0.63	11b	0-78	62d	23-88
总和 Sum	393	31.7	4.8-105.9	0.46	0.22-0.94	17	0-88	72	5-90

同一列数字后的不同小写字母说明不同生态区在 $p=0.05$ 水平的差异显著性。

Values within a column followed by different letters are significantly different between varietal eco-regions at $p=0.05$ by Duncan's new multiple-range test.

茸毛末端形态与生态区间极显著相关, χ^2 值为 15.8,I、II 和 III 生态区的尖型茸毛末端品种数低于

期望值,而生态区 IV、V 和 VI 正好相反,即随着纬度的增大尖型茸毛末端品种有减少的趋势(表3)。

表 3 不同品种生态区中叶片茸毛末端形态的分布

Table 3 Frequency distribution of pubescence tip shape on leaf blade among varietal eco-regions

茸毛末端形态 Pubescence tip shape	品种生态区 Varietal eco-region						总和 Sum
	I	II	III	IV	V	VI	
尖型 Sharp	14(17.5)	22(30.1)	20(25.2)	37(29.7)	19(11.6)	15(12.9)	127
钝型 Blunt	40(36.6)	71(62.9)	58(52.8)	55(62.3)	17(24.4)	25(27.1)	266
总和 Sum	54	93	78	92	36	40	393

括号内数值为相应形态的期望值。

Values in parentheses is the corresponding expected value.

2.3 茸毛性状间的相关分析

通过性状间的相关分析发现叶片茸毛密度与长度呈极显著负相关($r=-0.60$),即茸毛密度大的品种茸毛较短,而叶片茸毛角度和叶柄茸毛角度与茸毛长度呈极显著正相关,相关系数分别为 0.30 和 0.13(表4),即叶片茸毛角度或叶柄茸毛角度大有较长的茸毛,这可能是因为茸毛密度高,茸毛间相互挤压影响茸毛的伸长,而叶片茸毛角度或叶柄

茸毛角度大,茸毛向空中生长减少挤压,从而茸毛较长。叶片茸毛角度和叶柄茸毛角度间呈极显著正相关,相关系数为 0.47(表4)。通过方差分析发现叶片茸毛密度和长度在茸毛末端形态间有显著差异,尖型茸毛末端的品种茸毛较多,较短(表5),而叶片茸毛角度和叶柄茸毛角度在茸毛末端形态间无显著差异,即叶片茸毛角度和叶柄茸毛角度与茸毛末端形态无关。

表 4 大豆地方品种叶茸毛性状间及其与抗虫指标的相关性

Table 4 Correlation among pubescence traits and their correlation with resistance indicators in soybean landraces					
性状 Trait	叶片茸毛密度 DPLB/hairs·mm ⁻²	叶片茸毛长度 LPLB/mm	叶片茸毛角度 PALB/°	叶柄茸毛角度 PAP/°	虫包数 RLN
叶片茸毛长度 LPLB/mm	-0.60 **				
叶片茸毛角度 PALB/°	-0.11 *	0.30 **			
叶柄茸毛角度 PAP/°	0.00	0.13 **	0.47 **		
虫包数 RLN	-0.11 *	0.23 **	0.59 **	0.37 **	
卷叶率 RLP/%	-0.13 **	0.31 **	0.63 **	0.36 **	0.87 **

*, ** 分别代表了 0.05 和 0.01 水平上的显著性。
*, ** represent significance at 0.05 and 0.01 probability level, respectively. RLN = Rolled leaflet number, RLP = Rolled leaflet percentage.

表 5 叶片茸毛密度、长度、角度、叶柄茸毛角度、虫包数和卷叶率在茸毛末端形态间的差异

Table 5 The differences of DPLB, LPLB, PALB, PAP, RLN and RLP between pubescence tip shape							
末端形态 Tip shape	品种数 Number of landraces	叶片茸毛密度 DPLB /hairs·mm ⁻²	叶片茸毛长度 LPLB /mm	叶片茸毛角度 PALB/°	叶柄茸毛角度 PAP/°	虫包数 RLN	卷叶率 RLP/%
尖型 Sharp	127(125)	37.6a	0.43b	17.3a	73.3a	12.2a	13.9a
钝型 Blunt	266(260)	28.8b	0.48a	17.0a	71.1a	12.9a	16.1a

“品种数”栏中括号前数字为分析茸毛性状所用的品种数,括号内数字为分析抗虫指标所用的品种数,同一列数字后的不同小写字母说明茸毛末端形态间在 $P=0.05$ 水平的差异显著性。

The numbers before parentheses in the columns of “Number of landraces” are the number of landraces used to analyze pubescence traits, while the numbers in parentheses are the numbers of landraces used to analyze resistance indicators. Values within a column followed by different letters are significantly different between pubescence tip shape at $p=0.05$ by Duncan’s new multiple-range test.

2.4 茸毛性状与大豆对豆卷叶螟抗性的关系

抗性指标(虫包数和卷叶率)与叶片茸毛角度、长度及叶柄茸毛角度极显著正相关,而与叶片茸毛密度显著负相关(表 4)。相关性最强的是叶片茸毛角度,其次是叶柄茸毛角度,然后是叶片茸毛长度,与叶片茸毛密度的相关性最弱(表 4)。即大豆对豆卷叶螟的抗性与叶片茸毛角度、长度、密度及叶柄茸毛角度都有关,但影响最大的是叶片茸毛角度。通过方差分析发现虫包数和卷叶率在茸毛末端形态间无显著差异(表 5),即尖型末端并没有提供大豆对豆卷叶螟的抗性。

3 讨 论

叶片茸毛在 50 倍镜下观察较合适,若倍数太大则茸毛数太少且照片上的茸毛不完整,不具代表性;若倍数太低,则茸毛过多,会增加工作量降低效率,且 50 倍下还能判断茸毛末端形态。本实验中用摄像头拍照,减少了样本存放时间,增加了分析的样本数,且可降低人为误差,为测量茸毛长度奠定了基础。因为在解剖镜下直接观察易疲劳且速度慢,而拍照后可把照片保存,等实验结束后再计数茸毛根数及通过软件测量长度。通过随机选取 6 个大豆品种各 3 次重复共 18 张照片量取所有茸毛的长度,这 6 个品种用全部茸毛量出的平均数与分

长短(各测量 3 根)后加权法算出的平均数呈极显著正相关,决定系数达 0.82,但加权法的工作量仅为全部测量的 29%,说明了加权法的实用性。另外,茸毛性状与取样时期和叶位紧密相关。如茸毛密度受叶位的影响明显,越靠近新生叶茸毛越密,叶位间密度差异最多可达 23 倍,即新生叶具有明显更多的茸毛,而茸毛长度没有明显变化^[2]。

本研究发现的茸毛长度变幅与 Ren 等^[12]的结果相似,叶柄茸毛角度变幅与文献[9]一致,而茸毛密度变幅小于 Ren 等^[12]测量的 Clark 近等基因系间的差异,可能是因为在测试的地方品种群体中还没有聚合了 *Pd1* 和 *Pd2* 的材料。叶片茸毛角度与文献[9]相比角度偏大,主要是由于不同观察人员对角度的估计不同,但趋势一致。Ren 等^[12]的结果显示茸毛密度与茸毛长度呈极显著的负相关,与本研究结果一致。本研究结果发现叶片茸毛角度和叶柄茸毛角度间呈极显著的正相关,进一步验证了文献[9]的结果。

全面评价叶茸毛的各个性状,增加了形态性状个数,有利于对大豆资源的全面评价。前期的研究往往只对茸毛的个别性状进行单独研究,而茸毛性状间是相互影响的,如茸毛密度与长度呈明显的负相关,因而在大豆地方品种资源中没有发现茸毛又密又长的品种。

全面评价叶茸毛的各个性状也有利于客观评价叶茸毛性状在大豆抗豆卷叶螟中的作用,找出最关键的因子。大豆茸毛性状对不同虫种的关键抗性因子可能相同也可能存在差异,如徐冉等^[8]发现大豆叶片茸毛角度小抗烟粉虱与本研究叶片茸毛角度小抗豆卷叶螟相同。而 Hulburt 等^[5]发现尖型茸毛末端抗玉米穗螟、黎豆夜蛾和甜菜夜蛾,但本研究茸毛末端形态与大豆对豆卷叶螟的抗性无关。因此选育出尖型茸毛末端且叶片茸毛角度小的品种可能兼抗豆卷叶螟、烟粉虱、玉米穗螟、黎豆夜蛾和甜菜夜蛾。

掌握叶茸毛性状在大豆资源中的变异,可指导以后的茸毛性状遗传、发育、QTL 定位和基因克隆等研究,也可根据其抗虫性关系指导亲本组配和后代选择,从而培育出高抗或兼抗的大豆新种质。

参考文献

- [1] 林凤敏,吴敌,陆宴辉,等. 棉花叶片茸毛性状与绿盲蝽抗性的关系[J]. 植物保护学报,2010,37(2):165-171. (Lin F M, Wu D, Lu Y H, et al. The relationship between the trichome characteristics of cotton leaves and the resistance to *Apolygus lucorum* (Meyer-Dur) [J]. Acta Phytophylacica Sinica, 2010, 37(2): 165-171.)
- [2] Khan Z R, Ward J T, Norris D M. Role of trichomes in soybean resistance to cabbage looper, *Trichoplusia ni* [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1986, 42: 109-117.
- [3] Oki N, Komatsu K, Sayama T, et al. Genetic analysis of antixenosis resistance to the common cutworm (*Spodoptera litura* Fabricius) and its relationship with pubescence characteristics in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] [J]. Breeding Science, 2012, 61: 608-617.
- [4] Bhattacharyya P K, Ram H H. Pubescence as a plant resistance character against *Spilosoma obliqua* Walker in the interspecific crosses of soybean [J]. Tropical Agricultural Research and Extension, 2001, 4(1): 20-23.
- [5] Hulburt D J, Boerma H R, All J N. Effect of pubescence tip on soybean resistance to lepidopteran insects [J]. Journal of Economic Entomology, 2004, 97(2): 621-627.
- [6] 刘学义,李淑香. 大豆对红蜘蛛抗性研究[J]. 山西农业大学学报, 1994, 14(4): 391-393. (Liu X Y, Li S X. Study on insect-resistance of soybean to red spider [J]. Journal of Shanxi Agricultural University, 1994, 14(4): 391-393.)
- [7] Turnipseed S G. Influence of trichome variations on populations of small phytophagous insects on soybean [J]. Environmental Entomology, 1977, 6(6): 815-817.
- [8] 徐冉,张礼凤,王彩洁,等. 抗烟粉虱大豆种质资源筛选和抗性机制初探[J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6(1): 56-58. (Xu R, Zhang L F, Wang C J, et al. Screening of soybean germplasm resistant to whitefly and the resistant mechanism [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2005, 6(1): 56-58.)
- [9] 邢光南,赵团结,王柬人,等. 大豆叶茸毛着生状态的变异及其与豆卷叶螟抗性的相关性[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 768-773. (Xing G N, Zhao T J, Wang J R, et al. Variation of leaf pubescence status and its association with resistance to bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius) in soybean [J]. Soybean Science, 2009, 28(5): 768-773.)
- [10] Bernard R L. The inheritance of appressed pubescence [J]. Soybean Genetics Newsletters, 1975, 2: 34-36.
- [11] Lee J M, Bush A L, Specht J E, et al. Mapping of duplicate genes in soybean [J]. Genome, 1999, 42: 829-836.
- [12] Ren Q, Pfeiffer T W, Ghabrial S A. Relationship between soybean pubescence density and soybean mosaic virus field spread [J]. Euphytica, 2000, 111: 191-198.
- [13] Komatsu K, Okuda S, Takahashi M, et al. Quantitative trait loci mapping of pubescence density and flowering time of insect-resistant soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. Genetics and Molecular Biology, 2007, 30(3): 635-639.
- [14] 崔章林,盖钧镒,吉东风,等. 大豆种质资源对食叶性害虫抗性的鉴定[J]. 大豆科学, 1997, 16(2): 93-102. (Cui Z L, Gai J Y, Ji D F, et al. Evaluation of soybean germplasm for resistance to leaf-feeding insects [J]. Soybean Science, 1997, 16(2): 93-102.)
- [15] 孙祖东,杨守臻,陈怀珠,等. 大豆对豆卷叶螟的抗性鉴定[J]. 中国油料作物学报, 2005, 27(4): 69-71. (Sun Z D, Yang S Z, Chen H Z, et al. Identification of soybean resistance to bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius) and oviposition preference of bean pyralid on soybean varieties [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2005, 27(4): 69-71.)
- [16] 龙丽萍,杨守臻,陈怀珠,等. 不同基因型大豆品种对豆卷叶螟实验种群的影响[J]. 中国油料作物学报, 2004, 26(3): 67-70. (Long L P, Yang S Z, Chen H Z, et al. Effects of different genotypes of soybean varieties on the experimental population of bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius) [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2004, 26(3): 67-70.)
- [17] 邢光南,赵团结,盖钧镒. 大豆对豆卷叶螟 *Lamprosema indicata* (Fabricius) 抗性的遗传分析[J]. 作物学报, 2008, 34(1): 8-16. (Xing G N, Zhao T J, Gai J Y. Inheritance of resistance to *Lamprosema indicata* (Fabricius) in soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(1): 8-16.)
- [18] Xing G N, Zhou B, Wang Y F, et al. Genetic components and major QTL confer resistance to bean pyralid (*Lamprosema indicata* Fabricius) under multiple environments in four RIL populations of soybean [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125: 859-875.
- [19] 盖钧镒,汪越胜. 中国大豆品种生态区域划分的研究[J]. 中国农业科学, 2001, 34(2): 139-145. (Gai J Y, Wang Y S. A study on the varietal eco-regions of soybeans in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2001, 34(2): 139-145.)