

黄淮野生大豆表型性状多样性研究

李建东,景小原,燕雪飞

(沈阳农业大学 农学院,辽宁 沈阳 100866)

摘要:以黄淮地区具有代表性的4个野生大豆居群为研究试材,对百粒重、生育期、荚果长、荚果宽、株高、每荚粒数、分枝数、茸毛色、主茎、粒色、萌发时间、叶形12个重要农艺性状进行系统比较分析,运用变异系数、多重比较和巢式方差分析研究了居群间和居群内的表型变异;应用相关分析揭示了表型性状间及其与地理、气候因子间的相关性以及表型变异的地理格局;并且运用主成分分析、非加权配对算数平均分(UPGMA)聚类分析进行了居群分类。结果表明:居群间的变异远大于居群内的变异,居群分化较大,百粒重与纬度显著正相关、生育期与纬度显著负相关,粒色与经度、年降水量显著相关,其它9个性状没有特别明显的相关关系;表型性状的欧式距离与地理距离相关不显著。百粒重、荚果长、荚果宽、茸毛色、叶形5个表型性状指标是造成表型差异的主要形态性状。分枝数与百粒重呈显著负相关,荚果宽与每荚粒数、萌发时间呈显著相关水平。利用群体间欧式距离表明,在欧式距离4.67处可以将居群分为3类,在欧式距离5.12处可以将居群分为2类。

关键词:野生大豆;农艺性状;种群变异;表型多样性;巢式设计;聚类分析;相关分析

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2015.05.0741

Study on Phenotypic Diversity of Wild Soybean in Huang-Huai Populations

LI Jian-dong, JING Xiao-yuan, YAN Xue-fei

(College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract: A set of 114 *Glycine soja* covering 4 populstions of Huang-Huai were selected to study the phenotype variability and relationships. Twelve morphological characteristics such as 100-seed weight, maturity, pod length, pod width, plant height, seeds number per pod, branch number, pubescence color, main stem, seed coat color, germination time, leaf shape were discussed by comparing and analyzing with the methods of nest design, multi-comparsion, related analysis and hierarchical cluster analysis . The results indicated that there were significant differences in phenotypic variation among/within populations. In different individuals, simpson index ranged from 0.220 5 to 0.951 2, Shannon-Weaver index ranged from 0.067 7 to 3.591 6, and the F value varying from 0.53 to 18.68. In different individuals, the variation coefficient of seed colour was 68.93%, while the variation coefficient of maturity was only 5.52%. Most phenotypic traits were significiantly correlated. 100-seed weight and maturity were significantly positive correlated with latitude, the correlation coefficient were respectively 0.984 * and 0.929 *. Seed color was significantly correlated with longitude and annual precipitation (0.981 * and 0.968 *). It also showed that there was no significant correlation of *Glycine soja* between phenotypic characteristics and geographic distance. 100-seed weight, pod length, pod width, pubescence color and leaf shape were the main morphological characters of phenotypic differences. The Huang-Huai populations could be divided into three groups according to the UPGMA cluster analysis when the educlidean distance was 4.67 and two groups when the euclidean distance was 5.12. Phenitypic variation within populations was greatly smaller than that between populations. Compared to other characters, the stability of seed was higher than that of other traits.

Keywords: Wild soybean; Agronomic traits; Population variation; Phenotypic diversity; Nest design; Hierarchical cluster analysis; Correlation analysis

我国是大豆的起源地,栽培大豆种质资源和野生大豆种质资源非常丰富。相比于栽培大豆,野生大豆在盐碱、干旱、虫害等逆境环境中表现出更强的抗性和环境适应能力^[1],研究及科学评价野生大豆遗传多样性不但有利于保护和利用种质资源,而且可以培育优良栽培大豆品种。研究群体及个体间的表型多样性就是研究群体及个体的表型差异,表型多样性广泛存在,通常是基因和环境共同作用的结果^[2]。表型和基因型之间存在着复杂的中间

环节,例如:个体发育特性、外界调控、基因表达等^[3],但是当需要在短期内对变异性有所了解或在其它生化方法无法开展时,表型标记就成为一种最有价值的选择^[4]。分析天然居群的表型多样性,有利于了解群体对环境的适应能力、进化机制及其方式^[5-6]、主要影响因子等。因此,分析群体表型性状的多样性往往具有适应和进化上的意义。本文对黄淮地区的大豆表型性状进行了系统的分析,旨在为育种策略提供科学依据,为遗传改良奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

以采集于黄淮地区 4 个野生大豆天然群体的

114 份种质资源为材料,由吉林省农业科学院农业生物技术研究所提供。4 个野生大豆种群所处的经度、纬度、平均气温、海拔高度、生境类型等信息详见表 1。

表 1 材料信息表

Table 1 Tested materials information of four wild soybean population in Huang-Huai

种群	经度	纬度	海拔	样本数	面积	生境类型	年均降雨	年平均温度
Population	Longitude /°	Latitude /°	Altitude /m	Samples size	Area /hm ²	Habitat	Average annuall rainfall/mm	Temperature /℃
河北安新 Anxin	115. 57	38. 57	11	26	7	湿地 Wetland	552. 2	12. 1
河北冀州 Jizhou	115. 31	37. 33	24	17	9	湿地 Wetland	518. 9	13. 0
山东垦利 Kenli	119. 02	37. 45	7	34	22	湿地 Wetland	654. 7	12. 0
天津武清 Wuqing	117. 16	39. 25	8	37	15	湿地 Wetland	606. 0	11. 6

1.2 试验设计

试验于 2014 年 5 月于沈阳农业大学试验基地进行。试验选用高 32 cm、直径 28 cm 的聚乙烯桶 114 个,每桶装过筛土壤 15 kg,选取饱满、无病虫害的种子播种,每桶 3 穴,每穴 1 粒,每桶 3 株。播种前,浇足底墒水,用刀片打破大豆硬实休眠,观察种子萌发,适时补种。根据土壤湿度 1~2 d 浇 1 次水,30 d 后待幼苗开始缠绕生长,插上竹秆,秆高约 2 m,每穴 1 根。观察并记录生物特性,籽粒成熟时收集种子。

1.3 测定项目与方法

参照大豆种质资源描述规范和数据标准^[7],考察形态性状的相对稳定性和可测量性。本试验选择观察和记录野生大豆茸毛色、花色、叶形、主茎类型、粒色、脐色、子叶色、荚长、荚宽、株高、百粒重、每荚粒数、生育期、分枝数等形态性状。测定荚长、荚宽、百粒重及株高。

1.4 数据分析

1.4.1 数据处理及分析方法 非数值型性状数值化,即将茸毛色、主茎类型、叶形、粒色、萌发时间等质量性状进行赋值。计算各表型性状的平均值、相对极差(R')、变异系数(CV)、Simpson 遗传多样性指数和 Shannon-Weaver 遗传多样性指数^[8]。变异系数(CV)表示表型性状的离散程度,其公式为: $CV = SD/\bar{X}$ 。相对极差(R')表示极端差异程度,其公式为 $R' = R_i/R_0$,其中, R_i 为群体内极差, R_0 为性状总极差。Simpson 遗传多样性指数: $H_i = -\sum P_j \ln P_j$,Shannon-weaver 遗传多样性指数: $H_i = 1 - \sum P_j^2$ 。式中, P_j 为某性状在第 j 级别内材料数占总份数的百

分比, \ln 为自然对数。

1.4.2 方差分析和多重比较 采用巢式设计,在 SAS 9.1 系统中应用 nested 编程语句^[9],分析野生大豆在居群间和个体间的两个层次上的差异显著性^[10]。

用单因素方差分析(ANOVA)中的 Duncan's 多重比较来测定种群间的差异。

1.4.3 群体间重复力 重复力是指同一基因型的生物个体的某一数量性状在不同时间或不同空间的表型持续程度,反映表型多样性的重复稳定程度^[11]。其公式为:

$$R = (MS_1 - MS_2) / [MS_1 + (P - 1)MS_2]$$

式中 MS_1 为各性状群体间均方, MS_2 为各性状群体内均方, P 为群体数。

1.4.4 聚类分析 利用欧式平均距离,采用非加权配算法(UPGMA)聚类分析种群之间的遗传分化结果^[12],应用 Cophenetic values 对聚类结果进行检验。欧式距离公式:

$$D_{E_{ij}} = \sqrt{\sum (y_{it} - y_{jt})^2}$$

1.4.5 相关分析 利用相关分析法分析性状间的相关性及其与地理生态因子间的相关性(Pearson 系数),计算地理距离矩阵与表型性状间的 Mantel 测试,检验表型性状与地理距离的相关性。

1.4.6 主成分分析 采用主成分分析^[13](PCA)将 12 个形态学指标进行分类,找出影响种群形态分化的主要形态指标。

以上数据均采用 SPSS 19.0、SAS 9.1 及 EXCEL 2003 统计学软件的相关程序进行分析。

2 结果与分析

2.1 黄淮野生大豆表型性状变异特征

Simpon 指数反映物种的均匀性,越不均匀,物种越为丰富。从表 2 可以看出,114 份材料 12 个性状遗传多样性指数差异较大:Simpon 指数变化范围 0.067 7 ~ 0.951 2,平均值为 0.620 6; Shannon-Weaver 指数代表个体的不确定性,不确定性越大,物种变异越为丰富。Shannon-Weaver 指数变化范围 0.152 0 ~ 3.591 6,平均值为1.516 3,Simpon 指数和 Shannon-Weaver 指数从大到小排列相同,依次为株高、生育期、百粒重、荚果长、荚果宽、分枝数、主茎、叶形、萌发时间、粒色、每荚粒数、茸毛色,说明黄淮野生大豆植株在自然选择和环境影响下,株高、生

育期、百粒重、荚果长、荚果宽形成了较为丰富的变异类型,而粒色、每荚粒数、茸毛色变异较小。

变异系数表示群体的离散程度,变异系数越大,代表性状的离散程度越大。在研究的表型性状中,变异系数最大的是粒色(68. 93%),最小的是生育期(5. 52%)。居群内变异系数平均值从大到小排列依次为粒色(68. 93%)、叶形(51. 18%)、萌发时间(36. 87%)、主茎(41. 03%)、萌发时间(36. 87%)、荚果宽(19. 45%)、分枝数(19. 05%)、茸毛色(17. 85%)、百粒重(16. 58%)、每荚粒数(11. 77%)、荚果长(10. 61%)、株高(6. 28%)、生育期(5. 52%)。从变异系数数值来看,粒色在所有性状中变异最大,表明其对环境影响反应最敏感,显示其较大的遗传潜力。

表 2 黄淮野生大豆表型性状及遗传多样性指数
Table 2 Phenotype characteristic and genetic diversity index of 12 traits in Huang-Huai wild soybeans

性状	平均值	方差	最小值	最大值	变异系数	Simpson 指数	Shannon-Weaver 指数
Trait	Mean	Variance	Minimum value	Maximum value	CV/%	Simpson index	Shannon-Weaver index
百粒重 SW	1. 89	0. 098	1. 30	3. 10	16. 58	0. 8932	2. 4328
生育期 Maturity	127. 66	49. 63	112. 00	141. 00	5. 52	0. 9512	3. 1438
荚果长 Pods length	2. 44	0. 07	1. 80	3. 00	10. 61	0. 8820	2. 2917
荚果宽 Pods width	0. 48	0. 01	0. 30	0. 70	19. 45	0. 7034	1. 3390
株高 Plant height	212. 00	177. 05	175. 00	252. 00	6. 28	0. 9674	3. 5916
每荚粒数 SNP	2. 93	0. 12	2. 00	4. 00	11. 77	0. 2205	0. 4363
分枝数 BN	4. 83	0. 85	3. 00	7. 00	19. 05	0. 6859	1. 2987
茸毛色 PC	1. 04	0. 03	1. 00	2. 00	17. 85	0. 0677	0. 1520
主茎 Stem type	1. 96	0. 64	1. 00	3. 00	41. 03	0. 6647	1. 0956
粒色 SCC	1. 39	0. 89	1. 00	6. 00	68. 93	0. 3455	0. 6945
萌发时间 ET	1. 45	0. 28	1. 00	3. 00	36. 87	0. 5046	0. 7566
叶形 LS	1. 60	0. 67	1. 00	4. 00	51. 18	0. 5608	0. 9626

SW: 百粒重; SNP: 每荚粒数; BN: 分枝数; PC: 茸毛色; SCC: 粒色; ET: 萌发时间, LS: 叶形。下同。
SW: 100-seed weight; SNP: Seed number per pod; BN: Branch number; PC: Pubescence color; SCC: Seed coat color; ET: Emergence time; LS: Leaf shape. The same below.

综合比较4个居群内12形态指标的遗传多样性指数和变异系数变化规律,结果表明:同一性状的遗传多样性指数和变异系数表现不完全一致,比如在 Simpon 指数(0.951 2)和 Shannon-Weaver 指数(3.143 8)都具有最大值的生育期指标,其变异系数只用5.52%,在12个表型性状中最小;变异系数最高的粒色(68.93%),其遗传多样性指数较低,Simpon 指数和 Shannon-Weaver 指数分为为0.345 5和0.694 5。这表明遗传多样性指数和变异系数虽然都可以一定程度的代表遗传多样性,但是因其衡量标准及内涵不同往往表现也不完全一致。

2.2 黄淮野生大豆居群间表型变异特征

比较表3和4,4个居群数量性状的平均 Simp-

son 指数变化幅度0.697 1~0.750 6,Shannon-Weaver 指数变化幅度1.633 7~1.827 6。遗传多样性指数最大的均为安新,Simpson 指数最小的为武清0.697 1, Shannon-Weaver 指数最小的为冀州1.633 7。数量性状在居群水平上的遗传多样性指数表现略有不同:总体而言,安新、垦利遗传多样性指数均较大,某种程度上代表该两个居群变异丰富。而对具体形态性状而言,株高遗传多样性指数在各个居群中均表现最大,表明株高在居群变异中贡献最大,每荚粒数遗传多样性指数在各个居群中均表现最小,表明在各个居群中每荚粒数表现都较为稳定。

表 3 居群间材料的数量性状 Simpson 遗传多样性指数
Table 3 Simpson genetic diversity index of four populations

居群	百粒重	生育期	荚果长	荚果宽	株高	每荚粒数	分枝数	平均
Population	100-seed weight	Maturity	Pods length	Pods width	Plant height	Seed number per pod	Branch number	Mean
安新 Anxin	0.8905	0.9260	0.8402	0.5917	0.9438	0.4260	0.6361	0.7506
冀州 Jizhou	0.8581	0.8650	0.7751	0.6021	0.9204	0.2076	0.7059	0.7049
垦利 Kenli	0.8685	0.9031	0.8322	0.7042	0.9429	0.1125	0.5744	0.7054
武清 Wuqing	0.8342	0.9145	0.8313	0.6793	0.9569	0.1023	0.5610	0.6971

表 4 居群间数量性状 Shannon-Weaver 遗传多样性指数
Table 4 Shannon-Weaver genetic diversity index of four populations

居群	百粒重	生育期	荚果长	荚果宽	株高	每荚粒数	分枝数	平均
Population	100-seed weight	Maturity	Pods length	Pods width	Plant height	Seed number per pod	Branch number	Mean
安新 Anxin	2.3349	2.6847	1.9911	0.9840	2.9382	0.6172	1.2435	1.8276
冀州 Jizhou	2.0685	2.1501	1.6300	1.0027	2.5886	0.3622	1.2930	1.6337
垦利 Kenli	2.2221	2.4709	1.9096	1.3493	2.9755	0.26449	1.0082	1.7429
武清 Wuqing	1.8751	2.6304	1.9036	1.2876	3.2454	0.2103	0.95557	1.7297

对群体间性状变异系数统计分析(表5),结果显示:4个居群内平均变异系数最大的是安新,(13.98%),最小的变异系数为垦利(10.52%)。各居群间不同形态指标变异系数变化幅度不同:荚果宽的变化最小只有1.79个百分点,而每荚粒数的变化高达9.97个百分点。进一步分析表明,群体间不

同形态指标变异系数表现不完全一致:比如每荚粒数指标在安新和冀州两个种群中变异系数较大,而在垦利和武清居群中表现比较稳定,表明在垦利和武清两个居群中每荚粒数表现均匀,产量较稳定;安新与冀州居群中变异系数最大的指标为分枝数(21.08%、20.34%)而在垦利与武清两个居群中变

异系数最大的形态指标为荚果宽 (18. 25%、18. 04%),这表明在不同居群中影响表型多样的指标不尽相同。差异可能来自于母性遗传、发育年龄也可能来自于环境异质性。

表 5 居群材料的数量性状变异系数表

Table 5 Coefficient of variation for quantitative traits in four populations(%)								
居群	百粒重	生育期	荚果长	荚果宽	株高	每荚粒数	分枝数	平均
Population	100-seed weight	Maturity	Pods length	Pods width	Plant height	Seed number per pod	Branch number	Mean
安新 Anxin	17. 99	4. 50	10. 16	16. 25	4. 92	17. 48	21. 08	13. 98
冀州 Jizhou	16. 02	2. 48	7. 22	16. 91	4. 46	11. 52	20. 34	11. 28
垦利 Kenli	17. 69	3. 03	7. 87	18. 25	5. 70	8. 21	12. 91	10. 52
武清 Wuqing	13. 24	5. 00	7. 62	18. 04	7. 72	7. 51	14. 60	10. 53

为了消除量纲,使性状间具有可比性,常用相对极差表示各群体内的极端变异程度(表 6)。通过黄淮野生大豆表型性状间的总极差表可知,荚果长、每荚粒数总极差最小(62. 5%)。百粒重的总极差最大(76. 39%)。进一步比较相对极差值可知,各性状在群体的间极端变异程度多数表现为不一致:安新,百粒重(77. 78%) > 分枝数(75. 00%) > 生育期(72. 41%) > 荚果长(66. 67%) > 荚果宽(50. 00%)、每荚粒数(50. 00%) > 株高(48. 06%);冀州,分枝数(75. 00%) > 白粒重(55. 56%) > 荚果长(50. 00%)、荚果宽(50. 00%)、每荚粒数(50. 00%) > 株高(44. 16%) > 生育期(37. 93%);垦利中,百粒重(100. 00%)、荚果宽(100. 00%)、每

荚粒数(100. 00%) > 分枝数(75. 00%)、荚果长(75. 00%) > 生育期(62. 07%) > 株高(59. 74%);武清中,荚果宽(100. 00%)、株高(100. 00%) > 生育期(96. 55%) > 百粒重(72. 22%) > 荚果长(58. 33%) > 每荚粒数(50. 00%)、分枝数(50. 00%)。可见,居群间各性状的变化规律不一致。相对极值变化最大的为武清,(50. 00% ~ 100. 00);最小的是安新(48. 06% ~ 77. 78%)。居群间相对极差最大的为垦利(81. 69%) > 武清(75. 30%) > 安新(62. 85%) > 冀州(51. 81%)。群体间极端变异差异较大,不同居群间的变异相当丰富。

表 6 黄淮野生大豆群体表型性状的相对极差(R_i')

Table 6 Relative extreme value differences of phenotypic traits in Huang-Huai wild soybeans(%)								
居群	百粒重	生育期	荚果长	荚果宽	株高	每荚粒数	分枝数	平均
Population	100-seed weight	Maturity	Pods length	Pods width	Plant height	Seed number per pod	Branch number	Mean
安新 Anxin	77. 78	72. 41	66. 67	50. 00	48. 06	50. 00	75. 00	62. 85
冀州 Jizhou	55. 56	37. 93	50. 00	50. 00	44. 16	50. 00	75. 00	51. 81
垦利 Kenli	100. 00	62. 07	75. 00	100. 00	59. 74	100. 00	75. 00	81. 69
武清 Wuqing	72. 22	96. 55	58. 33	100. 00	100. 00	50. 00	50. 00	75. 30
平均 Mean	76. 39	67. 24	62. 50	75. 00	62. 99	62. 50	68. 75	67. 91

2.3 黄淮野生大豆巢式设计方差分析

研究黄淮野生大豆 7 个数量性状在居群间和种群个体间两个层次上的差异性,巢氏设计方差分析结果见表 7。除了百粒重,其余性状均达到了 0.05 水平上差异显著($P < 0.05$),百粒重也达到了 0.1 水平上显著($P < 0.1$)。说明各性状在居群间以及个体间均存在较大差异。F 值在一定程度上也反映了不同表型性状在种群内个体间和种群间差异程度,F 值越大,表示方差结果越可靠。生育期居群间 F 值达到了 18.68,而其在个体间仅为 0.53,说明了其在群体间变异程度较大而个体间变异较小。各种群间 F 值按从大到小排列依次为:生育期

(18.68) > 荚果长(15.96) > 分枝数(10.00) > 每荚宽(6.90) > 每荚粒数(6.36) > 株高(3.07) > 百粒重(2.11)。个体间 F 值按从大到小排列依次为:荚果宽(1.15) > 百粒重(0.97) > 株高(0.95) > 每荚粒数(0.85) > 分枝数(0.76) > 荚果长(0.61) > 生育期(0.53)。同时,比较各个性状种群间与个体间的 F 值大小,群间 F 值大于种群内个体间的 F 值,表明野生大豆表型性状差异在居群间大于个体间。但 F 值只能从整体上分析居群间的差异显著性,为了揭示具体形态性状在群体上的差异显著性,需对不同表型性状进行居群间多重比较。

表 7 黄淮野生大豆群体间群体内表型性状方差分析

Table 7 Variance analysis result of phenotypic traits among and within population in wild soybean

性状 Trait	均方(自由度)			F 值	
	Mean square			F value	
	群体间 Population	群体内 Individual	随机误差 Random error	居群间 Population	个体间 Individual
百粒重 100-seed weight	0.21	0.10	0.097	2.11	0.97
生育期 Maturity	918.92	25.92	49.19	18.68 *	0.53 *
荚果长 Pods length	1.056	0.04	0.066	15.96 *	0.61 *
荚果宽 Pods width	0.06	0.01	0.0087	6.90 *	1.15 *
株高 Plant height	539.61	167.16	175.50	3.07 *	0.95 *
每荚粒数 Seed number per plant	0.75	0.10	0.18	6.36 *	0.85 *
分枝数 Branch number	8.41	0.64	0.84	10.00 *	0.76 *

* 表示 5% 水平相关($P < 0.05$)。
* represents correlation at 0.05 probability level.

2.4 黄淮野生大豆多重比较

采用邓肯氏(Duncan)新复极差法多重比较,结果显示 7 个表型性状在 4 个种群间存在不同程度的差异显著(表 8)。不同居群的生育期差异最大,每一群体都与其他群体差异显著,其次为荚果长,只有垦利与武清两个居群差异不显著。

2.5 黄淮野生大豆性状重复力

重复力指的是同一基因型的生物个体的某一数量性状在不同时间或不同空间的表型持续程度,是遗传力的上限是表型多样性稳定性参数。本试验重复力结果显示,生育期(0.90) > 荚果长(0.86) > 分枝数(0.75) > 每荚粒数(0.62) > 荚果宽(0.56) > 株高(0.36) > 百粒重(0.23),居群间生育期、荚果性状重复力较高,而百粒重性状重复力较

差。表明百粒重对环境表现较为敏感。

2.6 黄淮野生大豆欧式距离与聚类分析

将 12 个形态数据标准化后计算种群之间的平均欧氏距离,4 个种群的欧氏距离分布在 4.360 ~ 5.459 (表 9),欧式距离反映居群间的亲疏关系,这一结果表明 4 个种群表型遗传差异很大。其中,垦利与武清之间的欧氏距离最小(4.360),安新与垦利间欧式距离最大(5.459)。根据欧氏距离矩阵所得的 UPGMA 聚类图(图 1)可以看出,在欧式距离 4.67 时垦利与武清两个种群距离最小首先聚为一分支,并在 5.13 时与冀州形成第二分支,而安新与其它 3 个居群较远,直到 5.47 时 4 个居群共同构成新的分支。

表 8 黄淮野生大豆数量性状的多重比较

Table 8 Statistics and multiple comparisons on qualitative traits in different populations

居群	百粒重	生育期	荚果长	荚果宽	株高	每荚粒数	分枝数
Population	100-seed weight	Maturity	Pods length	Pods width	Plant height	Seed number per pod	Branch number
安新 Anxin	1.94 ± 0.35 ab	125.92 ± 5.67 c	2.17 ± 0.22 c	0.42 ± 0.07 b	205 ± 10.07 b	2.69 ± 0.47 b	4.5 ± 0.95 b
冀州 Jizhou	1.70 ± 0.29 b	136.65 ± 3.39 a	2.32 ± 0.17 b	0.46 ± 0.08 b	215 ± 9.59 a	2.88 ± 0.33 ab	5.06 ± 1.03 a
垦利 Kenli	1.80 ± 0.32 ab	130.32 ± 3.95 b	2.56 ± 0.2 a	0.52 ± 0.10 a	214 ± 12.19 a	3.00 ± 0.25 a	5.47 ± 0.71 a
武清 Wuqing	1.90 ± 0.27 a	122.3 ± 6.12 d	2.56 ± 0.2 a	0.50 ± 0.09 a	213 ± 16.43 a	3.05 ± 0.23 a	4.38 ± 0.64 b

同列数值后不同字母表示差异显著。
Values in the same column followed by different letters indicate significant difference.

表 9 黄淮不同居群的地理距离(对角线上方)
及形态性状欧式距离(对角线下方)

Table 9 The geographic distances(above diagonal)
among different populations and the euclidean distances
from the morphological data(below diagonal)

种群名称	安新	冀州	垦利	武清
Population	Anxin	Jizhou	Kenli	Wuqing
安新 Anxin	—	157.270	276.280	107.090
冀州 Jizhou	5.241	—	264.430	239.760
垦利 Kenli	5.459	4.380	—	242.070
武清 Wuqing	4.716	5.129	4.360	—

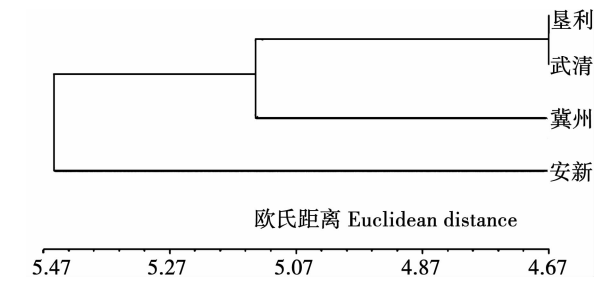


图 1 黄淮 4 个居群的表型性状树状图

Fig. 1 UPGMA cluser based on the morphological characteristics among four populations

2.7 黄淮野生大豆相关分析

为了确定表型欧式距离与地理距离之间的相关性,进行表型性状欧氏距离矩阵与地理距离矩阵之间的 mantel 检测(图 2),结果显示,两者之间相关不显著($R = -0.00271, P = 0.4975$)。表明不同居群野生大豆表型特征的分化与地理距离不存在显著相关性,即与“距离-隔离模型(isolation by distance)”不相符合^[14]。学者普遍认为,如果其它因子对物种的遗传变异没有显著影响的话,那么地理

距离一定与遗传距离之间存在显著的相关关系。因此,推测本文黄淮野生大豆材料表型性状的多样性是原生境环境因子的选择作用,多个对环境敏感的形态指标或者说遗传变异起主要作用的形态指标表现差异显著。为了进一步研究表型性状与原产地生态因子的相关性,本文将对两者进行相关分析。

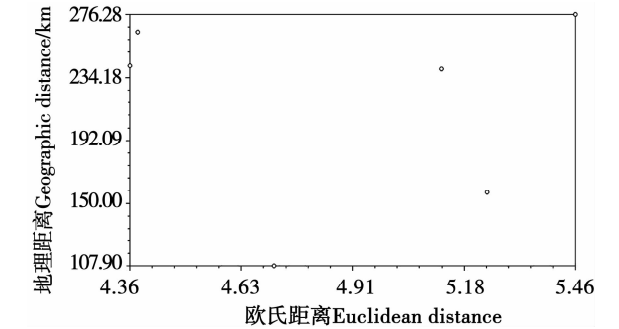


图 2 黄淮 4 个居群的地理距离矩阵与表型性状欧氏距离矩阵相关分析

Fig. 2 The matrix comparison between geographic distances and euclidean distances in four Huang-Huai populations

从黄淮 12 个性状与原生境的生态因子相关分析结果来看,从表 10 可以看出,百粒重、生育期与纬度呈显著相关,相关系数分别为 0.984* 和 -0.929*,即随着海拔的升高,种子变大,生育期缩短,说明高纬度地区,野生大豆具有种实大、生育期短的特性;粒色受到经度与年降水量的综合影响,与经度、年降水量呈显著正相关($r = 0.981^*, r = 0.968^*$),表明随着经度的升高与年降水量的增多逐渐出现黑褐、褐色甚至双色种皮,而黑色种子所占比例减小,种子萌发时间与年平均气温呈正相关显著($r = 0.988^*$)即原生境越温暖的地方,本试验中萌发所需时间越长。

表 10 表型性状与生态因子间的相关关系

Table 10 Corralation coefficient between phenotypic characteristics and ecological factors

性状	经度	纬度	海拔	年降水量	平均气温
Trait	Longitude	Latitude	Altitude	Annual precipitation	Mean temperature
百粒重 SW	-0. 018	0. 984 *	-0. 625	0. 176	-0. 810
生育期 Maturity	-0. 224	-0. 929 *	0. 793	-0. 410	0. 928
荚果长 Pods length	0. 826	0. 053	-0. 473	0. 792	-0. 487
荚果宽 Pods width	0. 855	-0. 202	0. 361	0. 766	-0. 307
株高 Plant height	0. 354	-0. 468	0. 304	0. 203	0. 286
每荚粒数 SNP	0. 681	0. 060	-0. 301	-0. 635	-0. 370
分枝数 BN	0. 509	-0. 905	0. 137	0. 341	0. 401
茸毛色 PC	-0. 522	-0. 239	0. 842	-0. 627	0. 665
主茎 Stem type	-0. 066	0. 376	-0. 511	0. 076	-0. 416
粒色 SCC	0. 981 *	-0. 136	-0. 754	0. 968 *	-0. 558
萌发时间 ET	-0. 529	-0. 794	0. 889	-0. 676	0. 988 *
叶形 LS	0. 349	-0. 924	0. 169	-0. 199	0. 473

* 表示 5% 水平相关($P<0.05$)。

* represents correlation at $P=0.05$ probability level.

对黄淮野生大豆表型性状间进行相关分析(表 11),结果表明分枝数与百粒重呈显著负相关(5%),故分枝数是可以间接反映种实重量的指标。荚果宽与每荚粒数呈 5% 正相关水平,与萌发时间呈 5% 负相关。此外,生育期与分枝数、萌发时间,

荚果长与荚果宽、每荚粒数、萌发时间,分枝数与萌发时间也存在一定相关性(0.1 水平),其他种实性状间不同程度地显著的相关,但是相关程度不明显。总之,性状间的相关关系反映了果实生长过程中各部位差异化协调发育的结果。

表 11 野生大豆表型性状相关系数

Table 11 Corrlation analysis of chracteristics in wild soybean population

性状	百粒重	生育期	荚果长	荚果宽	株高	每荚粒数	分枝数	茸毛色	主茎	粒色	萌发时间	叶形
Trait	SW	Maturity	Pods length	Pods width	Plant height	SNP	BN	PC	Stem type	SCC	ET	LS
百粒重 SW	1											
生育期 Maturity	-0. 114	1										
荚果长 Pods length	0. 027	-0. 045	1									
荚果宽 Pods width	-0. 060	-0. 035	0. 814	1								
株高 Plant height	-0. 097	0. 025	0. 111	0. 114	1							
每荚粒数 SNP	0. 101	-0. 210	0. 247	0. 234 *	0. 040	1						
分枝数 BN	-0. 204 *	-0. 245	0. 074	0. 097	0. 138	-0. 176	1					
茸毛色 PC	-0. 025	0. 070	-0. 082	-0. 116	-0. 097	-0. 100	0. 087	1				
主茎 Stem type	-0. 030	-0. 101	0. 016	0. 154	-0. 072	-0. 139	-0. 106	-0. 049	1			
粒色 SCC	0. 116	0. 080	-0. 019	-0. 073	-0. 013	-0. 001	0. 132	-0. 024	0. 057	1		

续表 11

性状	百粒重	生育期	荚果长	荚果宽	株高	每荚粒数	分枝数	茸毛色	主茎	粒色	萌发时间	叶形
Trait	SW	Maturity	Pods length	Pods width	Plant height	SNP	BN	PC	Stem type	SCC	ET	LS
萌发时间 ET	-0.172	0.415	-0.297	-0.188 *	0.015	-0.164	0.243	0.019	-0.098	-0.119	1	
叶形 LS	-0.024	0.116	-0.002	-0.005	0.041	0.087	-0.031	-0.023	-0.054	0.160	0.073	1

* 表示 5% 水平相关($P < 0.05$)。
* represents correlation at 0.05 probability level.

2.8 黄淮野生大豆主成份分析

对 12 个形态学性状进行主成分分析,由所得结果可以看出:前 3 个主成分的累积贡献率接近达到 81.267,可基本保留原始因子中所代表的全部信息(表 12)。另外还可以发现,第一主成分中,百粒重(0.913)、萌发时间(-0.785)、荚果长(-0.922)、荚果宽(0.932)负荷量较大;第二主成分中,生育期(-0.791)、株高(-0.827)、分枝数(0.805)、主茎(0.771)负荷量较大;第三主成分中,茸毛色

(0.913)、叶形(-0.956)负荷量较大。在前 3 个主成分中,百粒重、荚果长、荚果宽、茸毛色、叶形 5 个表型性状指标是造成表型差异的主要形态性状。该 5 个性状反映的是生殖器官和营养器官的特征。概括地说,主成分分析结果表明黄淮野生大豆种群表型变异基本来源于生殖性状、营养性状的贡献,这也进一步支持了表型性状方差分析结果和多重比较分析结果。

表 12 3 个主要成分累计贡献率及主要成分系数

Table 12 The cumulative contribution rate of three sinificant principal components and the coefficients for each morphological variable

性状	成分 1	成分 2	成分 3
Trait	Pricipal component 1	Pricipal component 2	Pricipal component 3
百粒重 SW	0.913	0.071	0.192
生育期 Maturity	0.025	-0.791	-0.205
荚果长 Pods length	-0.922	-0.098	0.057
荚果宽 Pods width	0.932	-0.142	0.407
株高 Plant height	0.063	-0.827	-0.518
每荚粒数 SNP	0.863	0.418	-0.070
分枝数 BN	0.033	0.805	0.346
茸毛色 PC	-0.048	0.100	0.913
主茎 Stem type	0.158	0.771	0.015
粒色 SCC	-0.390	-0.059	-0.058
萌发时间 ET	-0.785	0.635	-0.026
叶形 LS	0.030	0.119	-0.956
累计贡献率 Cumulative contrubution	34.204	67.651	81.267

3 结论与讨论

3.1 形态变异丰富

徐豹和庄炳昌^[15]曾对5 279份中国野生大豆种质资源表型性状进行遗传多样性分析,综合比较遗传多样性指数、变异系数,黄淮野生大豆在百粒重、生育期、株高3个性状存在较为丰富的变异类型。各形状在不同居群中差异较大,Simpon 指数变化范围0.220 5~0.951 2,Shannon-Weaver 指数变化范围0.067 7~3.591 6,变异系数变化范围5.52%~68.93%,F 值变化范围0.53~18.68。从综合变异系数来看,茎叶变异较大,植物的叶片是进行光合作用的主要器官,叶片性状的变异与整个植物和生态系统的结构、功能相关^[16-17],荚果性状往往是较稳定的遗传特征,在植物分类和遗传上具有重要的价值。通过巢式设计方差分析,得知黄淮在居群间变异大于个体间变异。一方面,野生大豆为自花授粉植物,导致不同居群间形成稳定的群体表型特征^[18-19]。以自交为主的物种,种群间遗传变异量占总变异量的50%以上。另一方面,环境异质性是决定种内变异的极其有力的因素,在较大的规模上看,居群间变异的量值取决于其种的地理和生态分布区^[20]。小居群的相互隔离和随之而来的遗传漂变是导致其遗传变异大幅下降,居群间遗传分化加大的主要原因^[21-22]。群体间变异的意义往往大于群体内变异,因为存在于群体间的变异反映了地理、生殖隔离上的变异^[23]。

3.2 形态变异规律

形态特征的变异往往具有适应意义,自然群体中保持大的变异贮存对群体是有利的,群体内多种基因型所对应的表型范围很多,从而使群体在整体上适应可能遇到大多数的环境条件。种群间的主成分分析,百粒重、荚果长、荚果宽、茸毛色、叶形5个表型性状指标是造成表型差异的主要形态性状。性状间相关分析表明,分枝数与百粒重呈显著负相关,荚果宽与每荚粒数显著正相关,与萌发时间呈显著负相关(0.05水平)。此外,生育期与分枝数、萌发时间,荚果长与荚果宽、每荚粒数、萌发时间,分枝数与萌发时间也存在一定相关性(0.1水平)。表型性状与生态因子相关分析表明,百粒重、生育期与纬度呈显著相关,相关系数分别为0.984*和-0.929*,即随着纬度的升高,种子变大,生育期缩短,说明高纬度地区,野生大豆具有种实大、生育期

短的特性;种子大小不仅影响母树的适应度,而且影响种群的更新过程。一般来说,种子粒重、粒大的都是高活力的种子,所以大种子相比小种子可能具有促进萌发、枝芽的生长、幼苗生物量及幼苗的生存等竞争优势。种子大小影响着种子萌发与幼苗阶段,而上述二者是对环境变化最为敏感的阶段,本实验中,萌发率表现出了较强的纬度地带性,即随着地理纬度的升高,萌发率表现为增大趋势,这与相关报道趋势一致。粒色受到经度与年降水量的综合影响,即与经度、年降水量呈显著正相关($r = 0.981^*$, $r = 0.968^*$),表明随着经度的升高与年降水量的增多逐渐出现黑褐、褐色甚至双色种皮黑色种子所占比例减小,也有相关研究报道显示这种变化趋势是随纬度变化的,与纬度呈负相关。种子萌发时间与年平均气温呈正相关显著($r = 0.988^*$)即原生境越温暖的地方,本试验中萌发所需时间越长,而两者之间是否存在着必然的相互关系还需进一步研究探讨。在其他植物研究报道中指出,荚果长、百粒重与年均温呈显著负相关,即温度高的地方,荚果偏短,种子偏轻,本研究未显示相关特性。

比较黄淮居群分布和根据欧式距离(Euclidean, distance)的UPGMA聚类图,以及表型性状与地理距离的mantel检验结果,表明种群的地理分布与表型性状多样性分布没有直接的相关性。Hamrik和Godt认为,种群的地理分布和遗传多样性分布没有直接的相关性,可能是本文所选择的研究对象在原生境长期种群所在群落的选择压力影响下,遗传分化的结果^[24]。有研究报道指出,如果物种的遗传分化是由环境的自然选择引起的,那么遗传距离将与地理距离没有相关性^[24],该结果对其他植物的研究中多次证明^[25-26]。本研究结果支持这一结论。

参考文献

- [1] 顾万春,王琪,游应天,等. 森林遗传资源学概论[J]. 北京:科学出版社,1998:16-20. (Gu W C, Wang Q, You Y T, et al. The study of forest genetic resources[J]. Beijing: Science Press, 1998: 16-20.)
- [2] 李斌,顾万春,卢宝明. 白皮松天然群体种实表型多样性研究[J]. 生物多样性,2002,10(2):181-188. (Li B, Gu W C, Lu B M. A study on phenotypic diversity of seeds and cons characteristics in *Pinus bungeana* [J]. Biodiversity Science, 2002, 10(2): 181-188.)
- [3] 李斌,顾万春. 白皮松保育遗传学—天然群体遗传多样性评价与保护策略[J]. 林业科学,2005(1):57-64. (Li B, Gu W C. Conservation genetics of *Pinus bungeana* – Evaluation and con-

- servation of natural populations genetic diversity[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005(1):57-64.)
- [4] Schaal B A, Leverich W J, Rogstad S H. Comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology[M]//Falk D A, Holsinger K E. Genetics and conservation of rare plants. New York: Oxford University Press, 1991:123-134.
- [5] 葛颂. 酶电泳资料 and 系统与进化植物学研究综述[J]. 武汉植物学研究, 1994, 12(1):71-84. (Ge S. Reviewed on enzyme electrophoresis data and systematic and evolutionary botany[J]. *Wuhan Botanical Research*, 1994, 12(1):71-84.)
- [6] 葛颂, 洪德元. 遗传多样性及其检测方法[M]//钱迎倩, 马克平. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994:123-140. (Ge S, Hong D Y. The genetic diversity and its detection methods[M]//Qian Y Q, Ma K P. The principle and methods of biodiversity research. Beijing: Science and Technology of China Press, 1994, 123-140.)
- [7] 邱丽娟, 常汝镇. 大豆种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006. (Qiu L J, Chang R Z. The description specification and standard data of *G. soja* germplasm[M]. Beijing: Agricultural Press, 2006.
- [8] 中国科学院生物多样性委员会. 生物多样性研究的原理与方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994:21-30. (Biodiversity Committee of Sciences in the Chinese Academy. The principle and methods of biodiversity research[M]. Beijing: Science and Technology of China Press, 1994:21-30.)
- [9] 刘德金, 肖承和. 农业试验设计与分析[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2005. (Liu D J, Xiao C H. The design and analysis of agricultural experiment[M]. Beijing: Agricultural Science and Technology of China Press, 2005.)
- [10] 何显静等. SAS 系统在川百合形态变异式样研究中的运用[J]. 云南大学学报, 2003, 25(S):75-77. (He J X, et al. SAS system used in the study of lily variation patterns[J]. *Journal of Yunnan University*, 2003, 25(S):75-77.)
- [11] 顾万春. 统计遗传学[M]. 北京: 科学出版社, 2004:13-18. (Gu W C. Statistical genetics[M]. Science press, 2004:13-18.)
- [12] 罗建勋, 顾万春. 云杉天然群体表型多样性研究[J]. 林业科学, 2005, 41(2):66-71. (Luo J X, Gu W C. Study on phenotypic diversity of natural populations in *Picea asperata*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(2):66-71.)
- [13] Hotelling H. Analysis of a complex of statistical variables into principal components[J]. *Journal Educational Psychology*, 1933, 24:417-441.
- [14] Wright S. Isolation by distance under diverse systems of mating[J]. *Genetics*, 1946, 31:39-59.
- [15] 徐豹, 徐航, 庄炳昌, 等. 中国野生大豆(*G. soja*)籽粒性状遗传多样性及其地理分布[J]. 作物学报, 1995, 21(6):733-739. (Xu B, Xu H, Zhuang B C, et al. Study on genetic diversity and their geographical distribution of *G. soja* in China[J]. *Acta Agonomica Sinica*, 1995, 21(6):733-739.)
- [16] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态研究进展[J]. 植物生报, 2004, 28(6):844-852. (Zhang L, Luo T X. Plant leaf life span and its related ecological research progress of leaf traits[J]. *Journal of Plant*, 2004, 28(6):844-852.)
- [17] 王英姿, 洪伟, 吴承祯, 等. 灵石山米槠林优势种群不同叶龄叶属性的研究[J]. 福建林学院学报, 2009, 9(3):284-291. (Wang Y Z, Hong W, Wu C Z, et al. Study on the dominant population attributes of different leaf age leaves in Lingshi Sammy[J]. *Journal of Fujian Forestry College*, 2009, 9(3):284-291.)
- [18] Fuchs E J, Hamrick J L. Genetic diversity in the endangered topical *Gtaizcum sanctm* (*Zygophyllaceae*) [J]. *Journal of Heredity*, 2010, 101(3):284-291.
- [19] 兰彦平, 周连第, 姚研武, 等. 中国板栗种质资源的 AFLP 分析[J]. 园艺学报, 2010, 37(9):1499-1506. (Lan Y P, Zhou L D, Yao Y W, et al. Analysis on the AFLP of Chinese chestnut germplasm resources[J]. *Journal of Horticulture*, 2010, 37(9):1499-1506.)
- [20] 杨静. 植物遗传变异及其检测方法[J]. 武汉植物学研究, 1991, 9:185-195. (Yang J. Intraspecific variation in plant and the exploring methods [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1991, 9:185-195.)
- [21] 葛颂, 王慧箐, 张春明. 巴米山遗传多样性及群体遗传多样性研究[J]. 园艺学报, 1997, 39:266-271. (Ge S, Wang H Q, Zhang C M. Genetic diversity and population differentiation of *Cathaya argyrophylla* in Bamian Mountain[J]. *Journal of Horticulture*, 1997, 39:266-271.)
- [22] 葛颂, 王明霞, 陈云文. 马尾松同工酶技术及群体结构分析[J]. 林业科学, 1988, 24:399-409. (Ge S, Wang M X, Chen Y W. An analysis of population genetic structure of masson pine by isozyme technique [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1988, 24:399-409.)
- [23] Daniel L H, Andrew G C. Principles of population genetics [M]. USA: Sinauer Associates, 1989.
- [24] Hamrick J L, Godt M J W. Allozyme diversity in plant species [J]. Sinauer, 1990, 15:23-31.
- [25] Volis S, Yakubov B, Irina S, et al. Tests for adaptive RAPD variation in population genetic structure of wild barley, *Hordeum spontaneum* Koch [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2001, 74:289-303.
- [26] Knapp E E, Rice K I. Genetic structure and gene flow in *Elymus glaucus* (blue wildrye): Implications for native grassland restoration [J]. *Restoration Ecology* 1996, 4:1-10.