

大豆种质的耐旱性鉴定及耐旱指标筛选

王伟,姜伟,张金龙,苗龙,赵团结,盖钧镒,李艳

(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/农业部大豆生物学与遗传育种重点实验室,江苏 南京 210095)

摘要:干旱是影响大豆产量的重要因素之一,建立相对稳定的耐旱鉴定方法、发掘耐旱品种是大豆耐旱育种的前提。基于前期对 87 份大豆材料耐旱性的初步鉴定结果以及对其中 30 份大豆材料耐旱等级划分重复鉴定的基础上,选取了代表性大豆材料 12 份,对分别反映萎蔫情况、叶片相对含水量、生长状况的 10 个耐旱相关指标进行测定。结果表明:与对照相比,干旱胁迫下大豆的叶片相对含水量降低,叶片相对电导率升高,大部分材料的生长受到抑制,生物量降低,根冠比增加,以上指标在不同材料间均存在显著差异($P < 0.05$)。萎蔫天数的遗传率为 93%,是简单、直观、稳定的耐旱鉴定指标。相关性分析表明:萎蔫等级、叶片相对电导率分别与萎蔫天数呈极显著负相关,叶片相对含水量、根相对干重分别与萎蔫天数呈极显著正相关,且这些指标具有较高的遗传率(73% ~ 89%),亦可作为耐旱鉴定的指标。筛选到的 PI595843、科丰 1 号、五河齐黄豆等耐旱种质可为大豆耐旱育种提供材料基础。

关键词:大豆;干旱;耐旱指标

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2015.05.0808

Selection of Drought-tolerant Soybean and Evaluation of the Drought-tolerance Indices

WANG Wei, JIANG Wei, ZHANG Jin-long, MIAO Long, ZHAO Tuan-jie, GAI Jun-yi, LI Yan

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

Abstract: Drought is one of the major factors that cause soybean yield loss. Selection of the drought-tolerant soybean varieties and establishment of a relatively stable evaluation method for drought-tolerance is important for soybean drought-tolerance breeding. In this research, the drought-tolerance of soybean germplasm and the drought-tolerance indices were evaluated in two sand-culturing experiments. Twelve soybean varieties were selected after screening 87 and rescreening 30 soybean varieties using the drought-tolerance score, and 10 drought-tolerance indices reflecting soybean leaf wilting, leaf water content, and biomass were evaluated. Compared with the normal water regime, the leaf relative water content (RWC) decreased while the relative electrical conductivity (REC) in soybean leaves increased, and the growth rate and biomass of most soybean varieties decreased while the root to shoot ratio (R/S) increased under drought stress. There was significant difference among soybean varieties using these indices ($P < 0.05$). Days-to-wilt (DTW) has a heritability of 93% and is a simple and relatively stable index. There was a significantly negative correlation of the wilting score and REC with DTW, respectively, and a significantly positive correlation of RWC and the relative root dry weight with DTW, respectively. Furthermore, these indices had a relative high heritability of 73% to 89%, which could be used as additional selection indices for soybean drought-tolerance. Three soybean varieties, including PI595843, KF-1, and Wuheqihuangdou showed strong drought tolerance in this research, which could be used in future soybean drought-tolerance breeding program.

Keywords: Soybean; Drought; Drought-tolerance indices

干旱是影响大豆产量的重要非生物胁迫之一,每年世界大豆产量损失的 40% 左右由干旱造成^[1-2]。世界上可耕土地的 1/3 为干旱、半干旱地区,而在我国,干旱、半干旱地约占全国总耕地的 1/2^[3]。我国大豆的 3 个主要产区在大豆生长期均会遭遇不同程度的干旱,北方春豆常遇春旱,黄淮海地区常遇伏旱,南方地区常遇伏旱和秋旱^[4]。此外,大豆根系不发达,生长需水量较多,是豆类中对于干旱最敏感的作物之一^[5-7]。在缺水环境下,大豆植株的形态和生理生化过程均受到较大影响。研究表明,干旱胁迫下大豆植株的根系长度、表面积、体积均降低,固氮能力也受到影响,根冠比、质膜透性增大,根系活力降低^[8-11],叶片相对含水量也较适宜水分条件下低,叶片的细胞膜透性和叶片相对电导率增大^[12-14]。此外在干旱胁迫下,地上部和根的生物量均减少,产量也大幅度降低^[15-16]。我国

收稿日期:2015-02-18
基金项目:教育部长江学者和创新团队发展计划(PCSIRT13073);农业部大豆生物学与遗传育种创新团队;中央高校基本科研业务费专项资金;江苏省双创计划。
第一作者简介:王伟(1988-),男,博士,主要从事大豆遗传育种研究。Email:wangwei2013201046@163.com。
通讯作者:李艳(1975-),女,博士,教授,主要从事大豆遗传育种及基因组学研究。Email:yanli@njau.edu.cn。

每年的大豆产量和品质都会因为干旱造成损失。因此,筛选耐旱种质资源、培育耐旱性强的优良大豆品种将为解决这一重大问题提供宝贵的材料基础。

大豆的耐旱性不仅是受多基因控制的数量性状,而且耐旱的机制也多种多样,然而有关耐旱性的鉴定没有统一的方法和衡量指标,因此大豆耐旱性的研究具有一定难度。2005 年刘莹等^[17]利用株高、根干重、主根长等综合性状对 301 份大豆材料的耐旱性进行了等级划分,并利用科丰 1 号×南农 1138-2 衍生的重组自交系群体对在干旱胁迫下控制比根干重的 QTL 进行了定位,在 4 个连锁群上共定位到 9 个比根干重 QTL,其中 6 个增效基因来自于耐旱母本科丰 1 号,3 个减效基因来自于干旱敏感父本南农 1138-2;2012 年 Hussein 等^[18]利用 PI416937×Benning 群体对控制叶片萎蔫等级的位点进行了定位,共定位到 7 个 QTL,其中 5 个增效基因来自于耐旱亲本 PI416937,另外 2 个 QTL 增效基因来自于亲本 Benning。到目前为止,大豆耐旱性的研究还处于一个瓶颈期,关于大豆耐旱性的研究成果还不很丰富。

本研究通过盆栽预试验对 87 份大豆材料耐旱等级进行了初步鉴定之后,从中选取 30 份具有代表性的材料进行了重复鉴定。为了评估不同的耐旱鉴定指标并筛选优异的耐旱大豆种质,在此基础上选取 12 份耐旱等级差异显著的大豆材料,测定多个与耐旱性相关的指标,并对这些指标进行方差分析、遗传率和相关性分析,旨在筛选稳定的耐旱材料及干旱敏感材料,为今后研究大豆耐旱的生理和分子基础提供种质资源;选取能够准确鉴定大豆耐旱性的可靠指标,为后期大规模筛选大豆耐旱资源提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验概况

本研究首先对 87 份大豆材料耐旱等级进行初步鉴定,并从中选取具有代表性的 30 份材料进行耐旱等级的重复鉴定;在重复鉴定基础上,从中选取耐旱材料及干旱敏感材料共 12 份进行再次鉴定,选出稳定的耐旱材料及干旱敏感材料,并对多个与耐旱相关的指标进行评估。3 个试验均在南京农业大学牌楼试验基地的玻璃温室内进行。

1.2 试验设计

1.2.1 预试验对 87 份大豆材料的耐旱性鉴定 预试验所用 87 份大豆种质资源由国家大豆改良中心提供,其中包括国内已经报到过耐旱等级的大豆材

料 11 份,重组自交系群体的亲本材料 66 份,以及地方材料 10 份。试验为裂区设计,3 次重复,每个重复均设置 1 个处理组和 1 个对照组。采用盆栽,花盆上口径×高=29 cm×25 cm。全沙基质(过筛细沙),每盆 8 kg。种子用 1% 的次氯酸钠浸泡 1 min,纯净水冲洗 3 次,于穴盘中萌发 3 d,挑选长势基本一致的健壮幼苗移栽到花盆里,每盆 3 株。干旱胁迫方法参考刘莹等^[17]和杨守萍等^[19]的大豆苗期耐旱研究方法。移苗当天每个花盆均浇 1 000 mL 水,之后每隔 2 d 处理组与对照组每盆浇 1 000 mL 水,直到大部分植株达到 V1 期(第一片三出复叶完全展开)时,开始进行干旱胁迫处理。胁迫时,对照组每隔 2 d 浇 1 000 mL 水,处理组不浇水,直至处理组所有材料全部萎蔫,试验结束。

耐旱鉴定指标为叶片相对含水量(relative water content, RWC):参照 Nguyen 等的测定方法^[20]。当大约 50% 植株出现萎蔫时,分别取 3 个重复中处理组植株的第三片复叶(子叶节往上),放入保鲜袋中,带回试验室测定。首先对保鲜袋中的叶片称其鲜重(FW),之后将其放入盛水的培养皿中(水量占培养皿 2/3),浸泡 24 h 后用吸水纸将其叶面水擦干,称其饱和鲜重(SFW),FW 与 SFW 均在室温下测定,温度 25℃,湿度 60%~70%,之后将所有样品放入烘箱,105℃杀青 30 min,再置于 80℃烘干 24 h(烘干至恒重),冷却至室温后称其干重(DW)。叶片相对含水量(RWC%)计算公式为: $RWC\% = (FW - DW) / (SFW - DW) \times 100$ 。

1.2.2 耐旱性重复鉴定 基于预试验的初步筛选结果,选取具有代表性的 30 份材料(1 级耐旱材料 18 份,5 级干旱敏感材料 2 份,中间类型材料 10 份)进行耐旱性的再次鉴定。试验设计、种子萌发和干旱胁迫方法同预试验,耐旱鉴定指标包括:萎蔫天数和叶片相对含水量。萎蔫天数定义为植株从干旱胁迫开始至其底部叶片出现失水皱缩时的天数;叶片相对含水量的测定同预试验。

1.2.3 大豆材料耐旱指标评价 基于重复鉴定结果,从中选取 12 份耐旱等级差异显著的材料进行耐旱性的重复鉴定并对多个耐旱指标进行评价。试验设计、种子萌发和干旱胁迫方法同预试验。耐旱材料包括兴文黑豆、科丰 1 号、PI595843、蒙 8206、五河齐黄豆、豫豆 22 和豫豆 26;干旱敏感材料包括临河大粉青、南通小圆豆、南农 1138-2、蒙 90-24 和晋豆 15。耐旱鉴定指标包括:萎蔫天数、萎蔫等级、叶片相对电导率、叶片相对含水量、相对生长速率及各生物量性状。所有指标的值均取 3 次重复测定值的平均数。

(1)萎蔫天数:测定方法同重复鉴定试验;

(2)萎蔫等级:干旱胁迫处理 34 d 后(此时约 50% 的材料出现萎蔫),通过肉眼观察将植株萎蔫等级划分为 5 级。1 级:叶片完全无萎蔫;2 级:植株有 25% 左右叶片完全萎蔫;3 级:植株 50% 左右叶片完全萎蔫;4 级:植株 75% 左右的叶片完全萎蔫;5 级:植株所有叶片完全萎蔫。

(3)叶片相对电导率:采用 DDBJ-350 型电导率仪,参照刘凤华等的方法^[21]进行电导率测定。干旱胁迫处理 34 d 后(此时约 50% 的材料出现萎蔫),处理组和对照组所有植株均取子叶节往上数第二片三出复叶的中心叶片放入保鲜袋,带回试验室待测。测量时,先将叶片用蒸馏水冲洗干净,再用滤纸吸干表面的水分。随后剪碎叶片(避开主叶脉),每个样品均快速称取 0.1 g 叶片放于 50 mL 离心管中。然后向离心管中等量加入 20 mL 蒸馏水,拧紧离心管盖,在室温下浸泡 12 h 摇匀后用电导率仪测量每个样品叶片浸提液的电导率 R_1 。然后将离心管置于沸水浴中加热 30 min,冷却至室温摇匀,再次测定浸提液电导率 R_2 。相对电导率(%) = $(R_1/R_2) \times 100$ 。

(4)叶片相对含水量:同预试验,分别测定处理组和对照组的叶片相对含水量。

(5)相对生长速率:计算从干旱胁迫开始到植株底部叶片出现失水皱缩现象期间,处理组植株高度的增长量与对照组植株高度增长量的比值。

(6)生物量:试验结束当天,植株子叶节以上部位作为地上部分取样装袋测量其鲜重,子叶节以下作为地下部分取样装袋测其鲜重。之后将所有样品放入烘箱,105℃ 杀青 30 min,再置于 80℃ 下烘干至恒重,分别测量地上和地下部(根)部分干物重,并计算其处理组与对照组的鲜重及干重的比值。

(7)根冠比:计算地下部分(根)干重与地上部分干重的比值。

1.3 数据分析

利用 Excel 2007 和 SPSS 13.0 进行数据分析。预试验和重复鉴定试验中分别以叶片相对含水量和萎蔫天数的平均隶属函数值法^[17]进行耐旱等级划分。①基于叶片相对含水量指标耐旱等级的划分方法采用模糊数学中的隶属函数值法,具体计算公式如下: $F_{ij} = (X_{ij} - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$,其中 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, F_{ij} 为第 i 个品种该性状的隶属值, F_i 为平均隶属函数值。②基于萎蔫天数的隶属函数耐旱等级划分略有修改,具体计算公式如下: $F_{ij} = (X_{ij} - X_{\min}) / (X_{\max} -$

$X_{\min})$,其中 X_{ij} 、 X_{\min} 及 X_{\max} 均取萎蔫天数的原始数据, X_{ij} 为第 i 个材料第 j 个性状的萎蔫天数, X_{\max} 、 X_{\min} 分别为所有材料间萎蔫天数的最大和最小值, F_{ij} 为第 i 个品种该性状的隶属值。

耐旱性分级标准为:1 级:平均隶属值在 0.8 以上为强耐旱型;2 级:平均隶属值在 0.6 ~ 0.8 为较强耐旱型较强耐旱型;3 级:平均隶属值在 0.4 ~ 0.6 为中间型;4 级:平均隶属值在 0.2 ~ 0.4 为干旱较敏感型;5 级:平均隶属值在 0.2 以下为干旱敏感型。

各指标遗传率(H_B^2)的计算方法参照文献^[22]。

2 结果与分析

2.1 大豆材料耐旱性的初步鉴定

干旱对植物最直接的危害是引起脱水,植物叶片相对含水量是反映植物组织水分状况的重要指标。预试验结果表明,在干旱胁迫后,耐旱材料与敏感材料间叶片的萎蔫程度不同,材料间叶片相对含水量存在极显著差异(方差分析 $F = 3.35, P < 0.01$)。基于叶片相对含水量的隶属函数值将 87 份大豆材料进行耐旱等级的划分,初步鉴定到 1 级耐旱材料 43 份,5 级敏感材料 2 份,其余大部分材料属于中间类型(2,3 和 4 级)。

2.2 大豆材料耐旱等级的划分

基于预试验的初步鉴定结果,从中选取具有代表性的 30 份材料(1 级耐旱材料 18 份,5 级干旱敏感材料 2 份,中间类型材料 10 份)进行耐旱等级的再次鉴定。为了提高耐旱鉴定的准确性,除了测定干旱处理下的叶片相对含水量外,还对该 30 份大豆材料的萎蔫天数进行了记录,并利用萎蔫天数和叶片相对含水量的平均隶属函数值对每份材料的耐旱等级进行了划分(表 1)。结果显示,耐旱材料在干旱胁迫下能够存活更长时间且能保持较高的叶片相对含水量。基于萎蔫天数和叶片相对含水量的两个隶属函数 $F_{\text{萎蔫天数}}$ 和 $F_{\text{叶片相对含水量}}$ 的平均值 $F_{\text{平均}}$,筛选到了强耐旱型材料(1 级)2 份和干旱敏感型材料(5 级)3 份。

2.3 干旱对 12 份大豆材料的影响及耐旱指标的评估

2.3.1 干旱胁迫下不同大豆材料的萎蔫情况

(1)萎蔫天数:图 1 所示,干旱胁迫下,不同大豆种质的萎蔫天数不同,LSD 多重比较分析结果显示材料间的萎蔫天数存在极显著差异($P < 0.01$)。12 份材料中,临河大粉青最早开始萎蔫,说明其对干旱胁迫最敏感,耐旱性最弱;科丰 1 号、PI595843 和五河齐黄豆的萎蔫表型在 12 份材料中出现的最晚,说明它们的耐旱性强于其它材料。

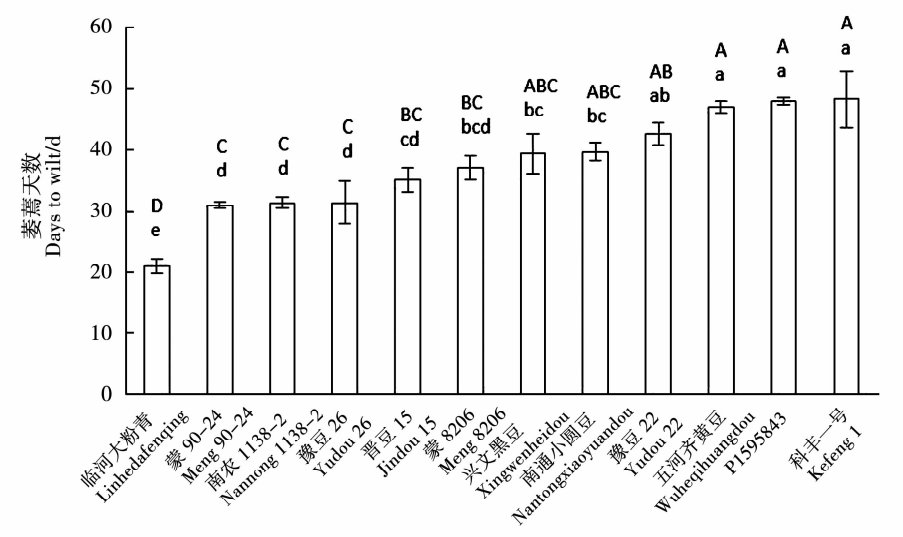
表 1 30 份大豆材料的耐旱等级划分

Table 1 The drought-tolerance score of 30 soybean varieties

材料名称	萎蔫天数	F _{萎蔫天数}	叶片相对含水量	F _{叶片相对含水量}	F _{平均}	耐旱等级
Soybean varieties	Days-to-wilt/d	F _{days-to-wilt}	Leaf RWC/%	F _{RWC/%}	F _{Average}	Drought-tolerance score
临河大粉青 Linhedafenqing	11	0. 10	86. 03	0. 00	0. 05	5
南农 493-1 Nannong 493-1	10	0. 03	87. 10	0. 06	0. 05	5
南农 86-4 Nannong 86-4	11	0. 07	87. 35	0. 07	0. 07	5
蒙 90-24 Meng 90-24	10	0. 00	94. 88	0. 47	0. 24	4
蒙 8108 Meng 8108	14	0. 37	93. 23	0. 38	0. 38	4
汨罗半斤豆 Miluobanjindou	12	0. 17	97. 43	0. 61	0. 39	4
南通小圆豆 Nantongxiaoyuandou	12	0. 17	96. 96	0. 58	0. 37	4
晋豆 15 Jindou 15	12	0. 20	91. 40	0. 29	0. 24	4
通山薄皮黄豆 Tongshanbopihuangdou	14	0. 40	92. 22	0. 33	0. 36	4
佩拉 Pella	13	0. 33	96. 58	0. 56	0. 45	3
南农 1138-2 Nannong 1138-2	12	0. 20	97. 88	0. 63	0. 42	3
淮豆 6 号 Huaidou 6	12	0. 20	103. 13	0. 91	0. 56	3
南农 88-31 Nannong 88-31	13	0. 27	100. 22	0. 76	0. 51	3
中豆 19 Zhongdou 19	13	0. 30	100. 51	0. 77	0. 54	3
7605 PI7605	12	0. 20	99. 71	0. 73	0. 46	3
南农 87-23 Nannong 87-23	11	0. 07	96. 64	0. 56	0. 32	3
黑农 37 Heinong 37	12	0. 20	98. 77	0. 68	0. 44	3
黑农 44 Heinong 44	12	0. 20	99. 27	0. 71	0. 45	3
皖 82-178 Wan 82-178	17	0. 70	95. 08	0. 48	0. 59	3

续表 1

材料名称	萎蔫天数	F _{萎蔫天数}	叶片相对含水量	F _{叶片相对含水量}	F _{平均}	耐旱等级
Soybean varieties	Days-to-wilt/d	F _{days-to-wilt}	Leaf RWC/%	F _{RWC/%}	F _{Average}	Drought-tolerance score
苏 88-M21	14	0.40	97.9	0.63	0.52	3
Su 88-M21						
蒙 8206	17	0.67	102.13	0.86	0.76	2
Meng 8206						
五河齐黄豆	19	0.87	99.48	0.72	0.79	2
Wuheqihuangdou						
新六青	17	0.67	101.39	0.82	0.74	2
Xinliuqing						
科丰 1 号	16	0.63	101.38	0.82	0.73	2
Kefeng 1						
Williams 82	14	0.37	102.43	0.87	0.62	2
Williams 82						
中豆 24	14	0.40	106.81	1.00	0.70	2
Zhongdou 24						
陆丰矮脚乌豆	18	0.83	97.36	0.60	0.72	2
Lufengaijiaowudou						
乐玉白毛六月黄	18	0.80	99.13	0.70	0.75	2
Leyubaimaoliuyuehuang						
PI595843	18	0.80	102.33	0.87	0.83	1
兴文黑豆	20	1.00	101.52	0.82	0.91	1
Xingwenheidou						



不同字母表示 LSD 多重比较分析结果差异显著,大、小写字母分别表示在 1% 和 5% 水平差异显著;误差线为 3 次重复的标准误。下同。

Different letters denote least significant difference (LSD) between corresponding bars, and the capital and lowercase letters indicate significant difference at 1% and 5% level, respectively. Error bars are standard errors of the mean (n = 3). The same below.

图 1 干旱胁迫下不同大豆种质的萎蔫天数

Fig. 1 Days-to-wilt of different soybean varieties under drought stress

(2)萎蔫等级:由图 2 可以看出,12 份大豆材料的萎蔫等级存在极显著差异($P<0.01$)。临河大粉青的萎蔫等级在 12 份材料中最高,说明临河大粉青对干旱胁迫最敏感,耐旱性最低。PI595843、科丰 1 号和五河齐黄豆的萎蔫等级较其它材料的低,表明它们的耐旱能力较其它材料强。萎蔫等级的测定结果和上述萎蔫天数的测定结果基本一致,相互验证。

2.3.2 干旱胁迫对大豆叶片相对电导率的影响
由图 3 可以看出,处理组(干旱)的叶片相对电导率一般比对照组(正常浇水)的大,说明干旱胁迫条件下大豆叶片由于脱水而造成组织受损,膜透性增

加,叶片的相对电导率升高。但科丰 1 号、豫豆 22 和五河齐黄豆在干旱胁迫下与对照组的叶片相对电导率差别不大,说明这 3 份材料可能未受到因脱水而造成的组织受损,叶片相对电导率受干旱的影响不大。此外从图 3 还可以看出,正常浇水(对照)情况下,不同材料的叶片相对电导率虽然略有不同,但是差异不明显,而在干旱胁迫条件下,耐旱性弱的材料其叶片相对电导率明显比耐旱性强的材料的高,这可能是因为干旱胁迫条件下耐旱性强的材料(如科丰 1 号、PI595843、豫豆 22 和五河齐黄豆)叶组织受损程度小,组织液外渗较少,电解质浓度较低。

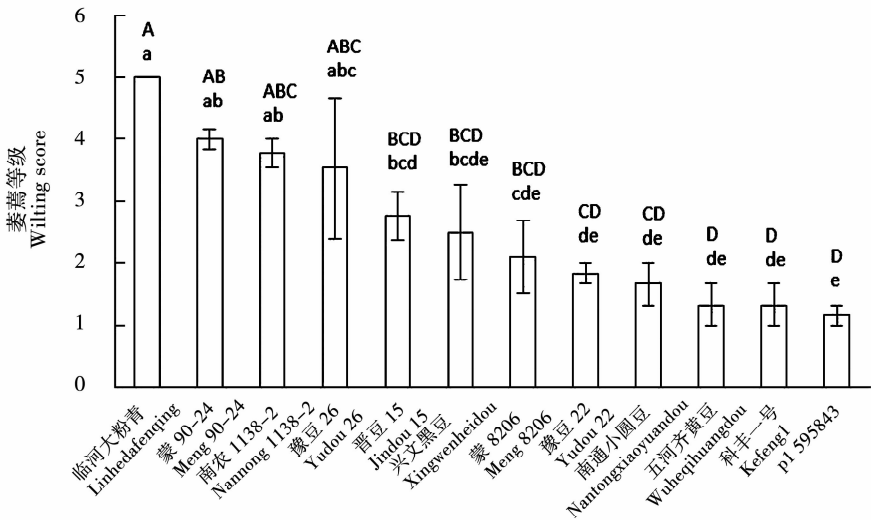


图 2 干旱胁迫条件下不同大豆种质的萎蔫等级
Fig. 2 Wilting score of different soybean varieties under drought stress

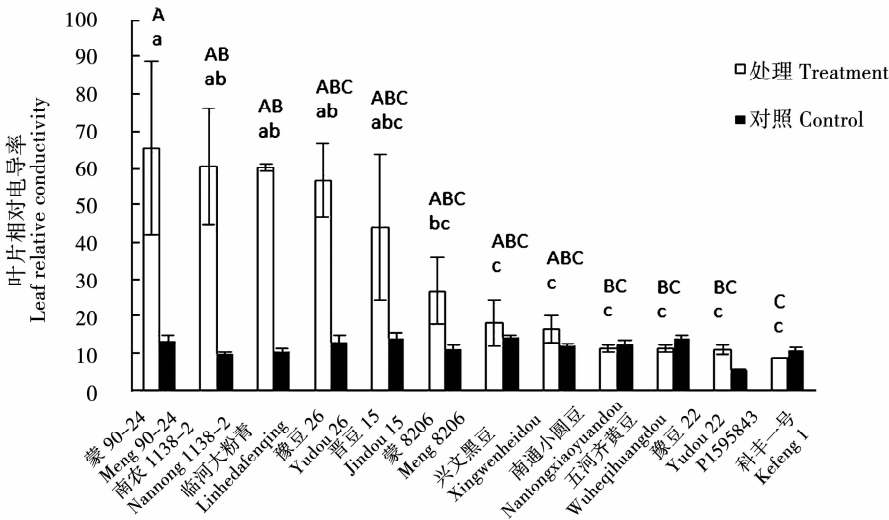


图 3 干旱胁迫对不同大豆种质叶片相对电导率的影响

Fig. 3 Effect of drought stress on the relative electrical conductivity of soybean leaves

2.3.3 干旱胁迫对大豆叶片相对含水量的影响
如图 4 所示,所有材料处理组(干旱)的叶片相对含水量均低于对照组(正常浇水),表明干旱胁迫条件

下,大豆植株的叶片相对含水量降低。对照组中不同材料的叶片相对含水量基本一致,差异不明显,但是在处理组中,材料间的叶片相对含水量存在极

显著差异(LSD 多重比较分析 $P < 0.01$)。由图 4 可以看出耐旱性越强的材料,其在干旱处理下叶片相对含水量越高,说明在干旱胁迫下,耐旱性越强的材料叶片失水越慢,持有的水分越多。

2.3.4 干旱胁迫对大豆植株生长和生物量的影响

(1)相对生长速率:由图 5 所示,临河大粉青、南通小圆豆、兴文黑豆、南农 1138-2、豫豆 26、蒙 90-

24、晋豆 15 的相对生长速率小于 100%,它们在干旱胁迫处下,植株的生长虽然受到了不同程度的抑制,但是它们之间的差异并不显著;但蒙 8206、五河齐黄豆、科丰 1 号、豫豆 22、PI595843 的相对生长速率大于 100%,表明它们在干旱胁迫开始至出现萎蔫前,存在干旱胁迫促进植株生长的阶段,而且像 PI595843 等表现越耐旱的材料,促进作用越明显。

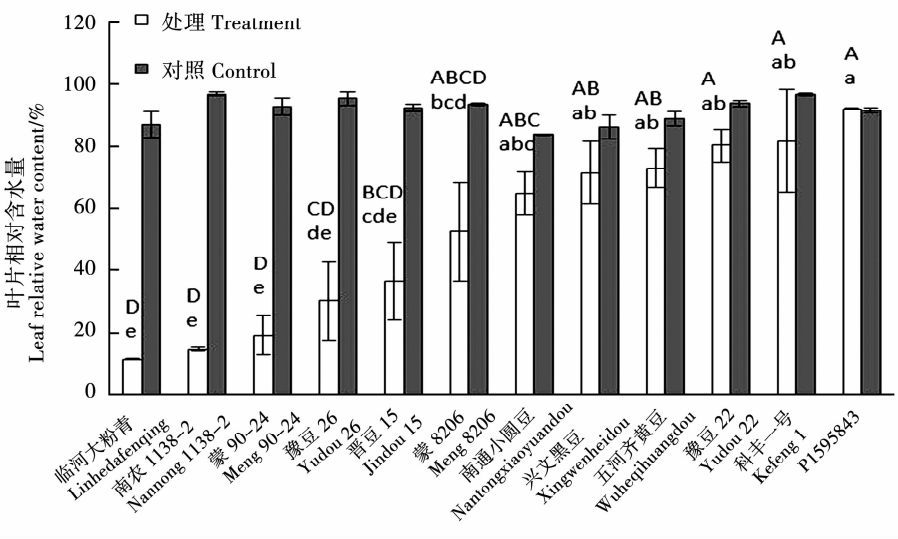


图 4 干旱胁迫对不同大豆种质叶片相对含水量的影响

Fig. 4 Effect of drought stress on the leaf relative water content of different soybean varieties

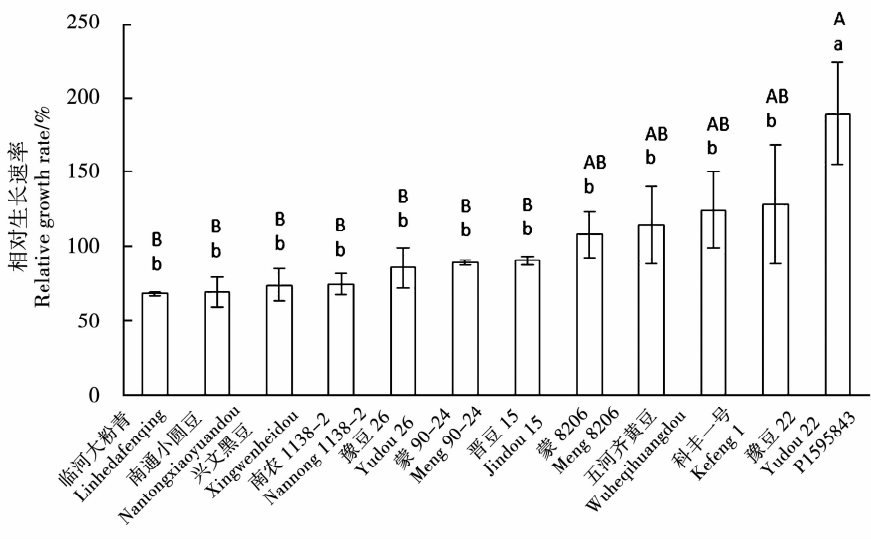


图 5 干旱胁迫对不同大豆种质相对生长速率的影响

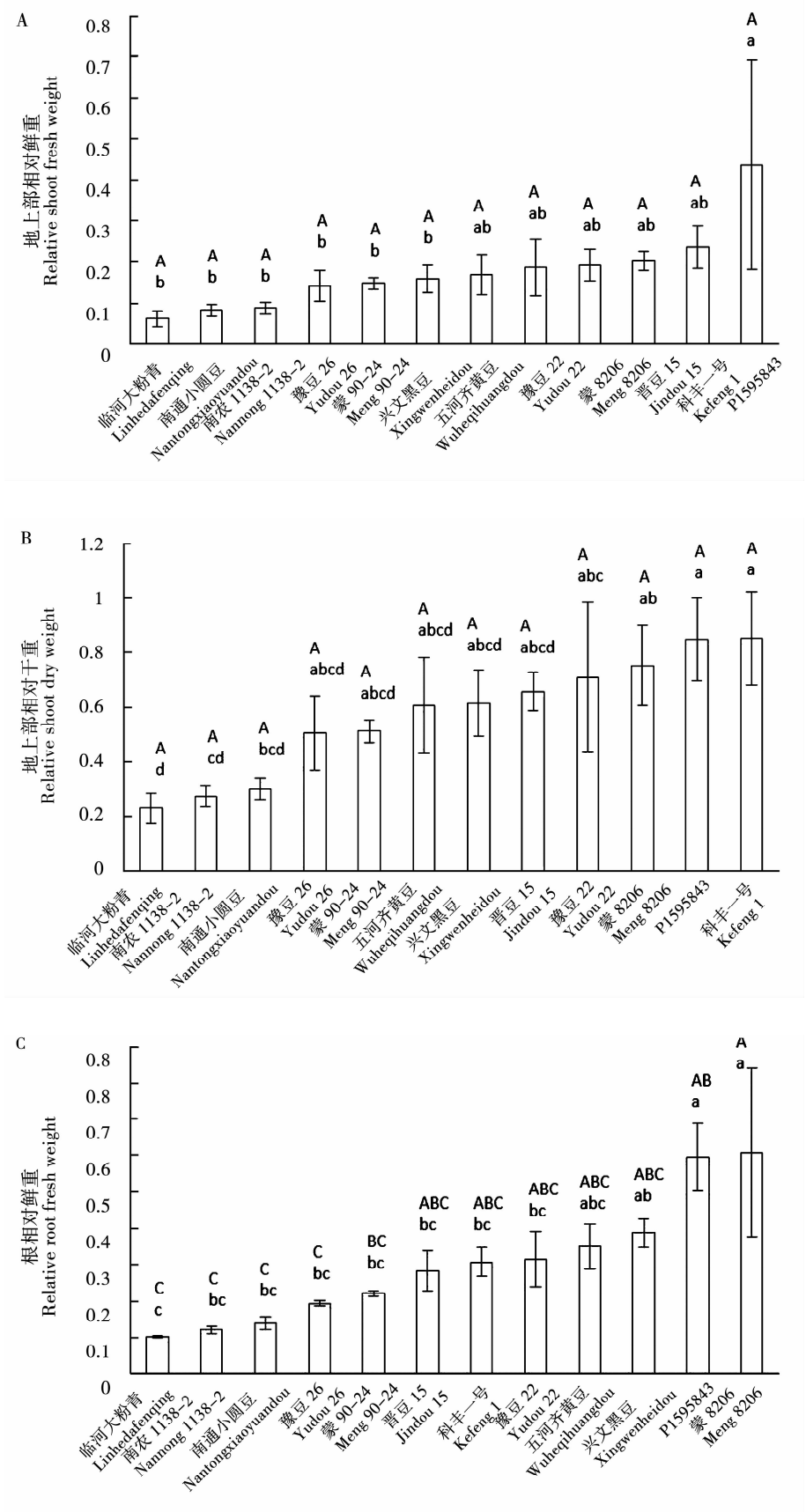
Fig. 5 Effect of drought stress on the relative growth rate of different soybean varieties

(2)生物量:由图 6 A、B、C 可知,所有大豆材料的地上部相对鲜重、地上部相对干重以及根相对鲜重的值均小于 1,表明干旱胁迫条件下大豆植株生物量的积累受到抑制,干旱处理后地上部鲜重、地上部干重和根鲜重均比对照组(正常浇水)降低。

LSD 多重比较分析说明地上部相对干重(图 6B)和根相对鲜重(图 6C)在材料间存在显著差异($P < 0.05$),较耐旱的材料生物量积累受抑制的程度较小,如 PI595843。图 6D 中,部分材料的根相对干重小于 1,另外一部分材料的根相对干重大于 1,说明

干旱胁迫抑制一些大豆品种的根干物质积累,但却促进另一些大豆品种的根干物质积累,而且越是表现出较强耐旱性的材料这种促进作用越大,致使部分材料在干旱胁迫条件下的根干重大于正常浇水

条件下的根干重。这种现象可能是因为苗期轻度的干旱胁迫能促进大豆植株根部的干物质的积累以增加根部吸水量来适应干旱环境^[16]。



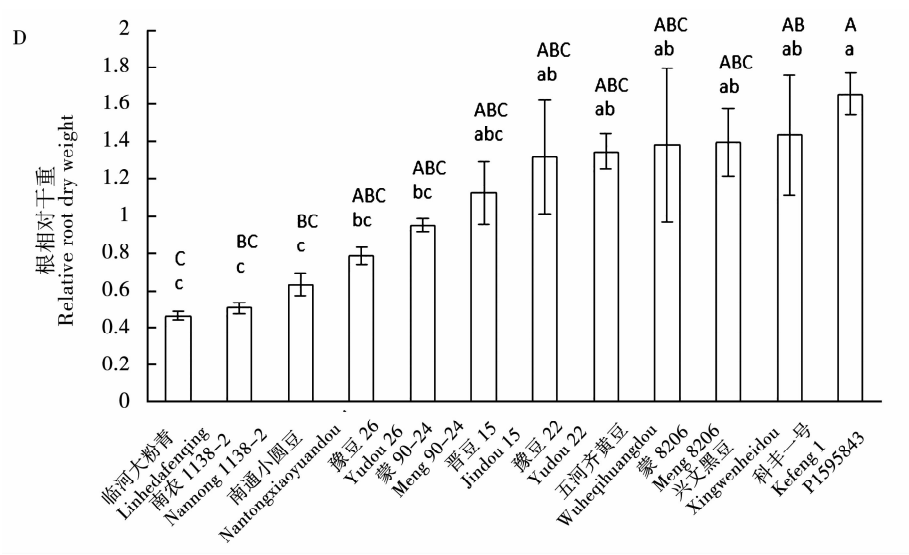


图 6 干旱胁迫对不同大豆种质生物量的影响
Fig. 6 Effect of drought stress on the biomass of different soybean varieties

(3)根冠比:由图 7 可以看出,所有大豆材料处理组的根冠比均比对照组的大,说明干旱胁迫条件下,大豆植株的根冠比增加。对照组不同材料间的根冠比差异并不是很明显,但处理组材料间的 LSD 多重比较分析存在显著差异($P < 0.05$)。其中较耐

旱的材料如 PI595843 的根冠比较大,但另外一份耐旱材料科丰 1 号的根冠比却较小,对照图 6B 可知,科丰 1 号的地上部相对干重较大,因而根冠比(地上部干重/地下部干重)较小,因此 PI595843 和科丰 1 号可能存在不同的耐旱机制。

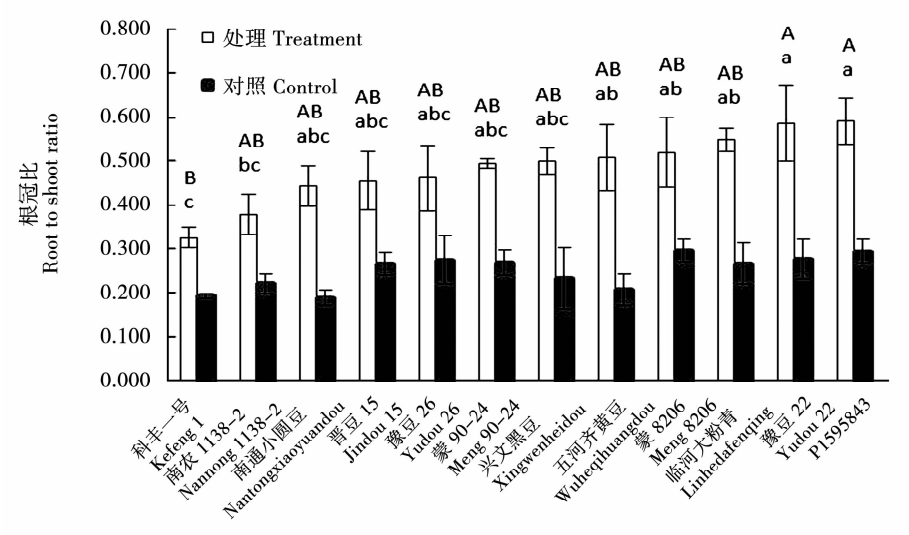


图 7 干旱胁迫对不同大豆种质根冠比的影响
Fig. 7 Effect of drought stress on the root to shoot ratio of different soybean varieties

2.3.5 耐旱鉴定指标的遗传率和相关性分析 萎蔫天数是反映大豆耐旱性最直观的指标且遗传率较高(约 93%),因此与萎蔫天数显著相关的指标可作为耐旱性鉴定的参考指标。如表 2 所示,萎蔫天数与萎蔫等级、叶片相对电导率(干旱处理组)呈极显著($P < 0.01$)负相关,与叶片相对含水量(干旱处理组)、地上部相对干重、根相对干重呈极显著($P <$

0.01)正相关,与相对生长速率、地上部相对鲜重、根相对鲜重呈显著($P < 0.05$)正相关,说明这些指标能够反映大豆的耐旱性强弱。其中萎蔫等级、叶片相对电导率(干旱处理组)、叶片相对含水量(干旱处理组)和根相对干重的遗传率较高($> 73%$)且与萎蔫天数的相关性极显著($P < 0.01$),适宜作为大豆耐旱性鉴定的指标。

表 2 大豆 10 个耐旱指标间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of 10 drought – tolerance indices in soybean

	萎蔫天数	萎蔫等级	叶片相对电导率	叶片相对含水量	相对生长速率	地上部相对鲜重	地上部相对干重	根相对鲜重	根相对干重	根冠比	遗传率
	DTW	WS	LRC	LRWC	RGR	RSFW	RSDW	RRFW	RRDW	R/S	H ² /%
萎蔫天数 DTW											92.66
萎蔫等级 WS	-0.965 **										85.53
叶片相对电导率 LRC	-0.900 **	0.936 **									76.21
叶片相对含水量 LRWC	0.933 **	-0.934 **	-0.973 **								89.42
相对生长速率 RGR	0.706 *	-0.646 *	-0.567	0.686 *							69.05
地上部相对鲜重 RSFW	0.665 *	-0.610 *	-0.512	0.652 *	0.935 **						33.33
地上部相对干重 RSDW	0.731 **	-0.679 *	-0.606 *	0.697 *	0.782 **	0.824 **					57.14
根相对鲜重 RRFW	0.592 *	-0.621 *	-0.575	0.629 *	0.722 **	0.779 **	0.816 **				75.00
根相对干重 RRDW	0.801 **	-0.754 **	-0.733 **	0.806 **	0.766 **	0.808 **	0.947 **	0.874 **			73.47
根冠比 R/S	-0.027	-0.019	-0.136	0.19	0.368	0.299	0.132	0.419	0.275		50.00

* 和 ** 分别代表 0.05 和 0.01 水平显著相关。
* and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 level respectively.
DTW = days-to-wilt; WS = wilting score; LRC = leaf relative conductivity; LRWC = leaf relative water content; RGR = relative growth rate; RSFW = relative shoot fresh weight; RSDW = relative shoot dry weight; RRFW = relative root fresh weight; RRDW = relative root dry weight; R/S = the ratio of root dry weight/shoot dry weight; H² = heritability.

3 结论与讨论

目前关于大豆耐旱性鉴定的指标有多种,根系作为吸收土壤水分的器官,与大豆的耐旱性具有密切关系,刘莹等^[17]研究表明,耐旱评价隶属函数值与根干重、根总长和根体积的相对值均呈极显著相关。王敏等^[23]认为在干旱胁迫下,大豆根系及地上部分生长发育均受抑制,表现在根鲜重、根干重、株高等指标在干旱情况下明显下降。郭数进等^[24]在研究大豆抗旱性与生理指标的关系的中发现,干旱胁迫下耐旱性强的材料叶片相对含水量较高而叶片相对电导率较低。本文通过两次试验对不同大豆材料进行了耐旱性鉴定并对多个与耐旱相关的指标进行了评估。结果表明,与对照相比,干旱胁迫下大豆的叶片相对含水量降低,叶片相对电导率升高,大部分材料的生长受到抑制,生物量降低,根冠比增加;以上指标在不同材料间均存在显著差异($P<0.05$),与前人研究结果较一致。萎蔫天数的遗传率为 93%,是简单、直观、稳定的耐旱鉴定指标。相关性分析表明,萎蔫等级和叶片相对电导率分别与萎蔫天数呈极显著负相关,叶片相对含水量、根相对干重分别与萎蔫天数呈极显著正相关,且这些指标具有较高的遗传率(73% ~ 89%),亦可作为耐旱鉴定的指标。

本研究表明基于隶属函数值对耐旱等级进行划分受到试验群体中耐旱性分布的影响,因此不同

试验批次间的耐旱等级不太容易相互比较,可选用统一的对照品种进行不同试批次间的相互比较。此外,多个耐旱性状综合评估大豆材料的耐旱性比利用单个性状进行评估的鉴定结果更为可靠,且能为解析耐旱机制提供参考。例如,耐旱材料 PI595843 的根冠比和根相对干重较大,但另一份耐旱材料科丰 1 号的根冠比却较小但地上部相对干重较大,因此 PI595843 和科丰 1 号可能存在不同的耐旱机制。由于耐旱机制的多样性及耐旱性环境的互作,导致利用单一指标不能全面衡量耐旱性,因此建议耐旱材料的筛选与鉴定应利用多个指标进行综合评定,才能为今后大豆耐旱优质资源的筛选提供较准确的参考。

本研究筛选到 PI595843、科丰 1 号、五河齐黄豆 3 份耐旱种质,这些材料在干旱条件下萎蔫较慢,其中 PI595843 和科丰 1 号具有在干旱胁迫下叶片相对含水量较高、叶片相对电导率较低、地上部生物量受干旱影响较小等耐旱特点,其中 PI595843 还具有在干旱胁迫下根冠比增加从而能增加吸水量的特点,因此这 3 份大豆种质可为今后大豆的耐旱育种提供材料基础。

参考文献

[1] Manavalan L P, Guttikonda S K, Tran L S P, et al. Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean [J]. Plant Cell Physiology, 2009, 50: 1260-1276.
[2] Tran L S P, Mochida K. Functional genomics of soybean for im-

provement of productivity in adverse conditions[J]. *Funct Integr Genomics*, 2010, 10 :447-462.

[3] 张永芳,王润梅,张东旭,等. 我国大豆耐旱性研究进展[J]. *山西农业科学*,2011,39(1):88-90. (Zhang Y F, Wang R M, Zhang D X, et al. Research progress in drought resistance of soybean (*Glycine max*) in China[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2011,39(1):88-90.)

[4] 梁建秋,张明荣,吴海英. 大豆耐旱性研究进展[J]. *大豆科学*,2010,29(2):341-346. (Liang J Q, Zhang M R, Wu H Y. Advances in drought tolerance of soybean[J]. *Soybean Science*, 2010,29(2):341-346.)

[5] 卢琼琼,宋新山,严登华. 干旱胁迫对大豆苗期光合生理特性的影响[J]. *中国农学通报*,2012,28(9):42-47. (Lu Q Q, Song X S, Yan D H. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics in soybean seedling[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012,28(9):42-47.)

[6] 梁鹏,邢兴华,周琴,等. α -萘乙酸对干旱和复水处理下大豆幼苗生长和光合作用的影响[J]. *大豆科学*,2011,30(1):50-55. (Liang P, Xing X H, Zhou Q, et al. Effect of NAA on growth and photosynthetic characteristic of soybean seedling under drought and re-watering[J]. *Soybean Sciences*, 2011,30(1):50-55.)

[7] 王磊,王鹏程,张彤,等. 结荚期短期干旱和复水对大豆(*Glycine max*)叶片光合和产量的影响[J]. *生态学报*,2009,29(6):3328-3334. (Wang L, Wang P C, Zhang T, et al. Effect of short-term drought and rewatering during the pod-setting stage on leaf photosynthesis and yield of the soybean[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009,29(6):3328-3334.)

[8] 闫春娟,王文斌,孙旭刚,等. 干旱胁迫对大豆根系发育影响初报[J]. *大豆科学*,2012,31(6):924-926,931. (Yan C J, Wang W B, Sun X G, et al. Effect of drought stress at different growth stages on root development of soybean[J]. *Soybean Sciences*, 2012,31(6):924-926,931.)

[9] 赵坤,董守坤,刘丽君,等. 干旱胁迫对春大豆开花期根系生理特性的影响[J]. *大豆科学*,2010,29(3):437-439,443. (Zhao Kun, Dong S K, Liu L J, et al. Effects of drought stress on physiological characteristics of root system of spring soybean in flowering period[J]. *Soybean Sciences*, 2010,29(3):437-439,443.)

[10] Gil-Quintana E, Larraínzar E, Seminario A, et al. Local inhibition of nitrogen fixation and nodule metabolism in drought-stressed soybean[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 (8):2171-2182.

[11] 马光,郭继平,魏淑珍,等. 干旱胁迫下野生大豆和栽培大豆生理特性比较[J]. *大豆科学*,2011,30(6):1057-1059. (Ma G, Guo J P, Wei S Z, et al. Comparison on physiological characteristics of *Glycine soja* and *Glycine max* under drought stress[J]. *Soybean Science*, 2011,30(6):1057-1059.)

[12] 蒲伟凤,李桂兰,张敏,等. 干旱胁迫对野生和栽培大豆根系特征及生理指标的影响[J]. *大豆科学*,2010,29(4):615-622. (Pu W F, Li G L, Zhang M, et al. Effects of drought stress on root characteristics and physiological indexes of *Glycine soja* and *Glycine max*[J]. *Soybean Science*, 2010,29(4):615-622.)

[13] 马原松,王启明,吴诗光,等. 干旱胁迫下大豆苗期生理生化指标的研究[J]. *安徽农业科学*,2005,33(6):974-976. (Ma Y S, Wang Q M, Wu S G, et al. Research on the physiological-biochemical indexes of different soybean varieties during seedling period under the drought stress[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*,2005,33(6):974-976.)

[14] Raymond N M, Silvas J K P, Naeem H S, et al. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*,2015,86:109-120.

[15] 刘峰,宁海龙,刘剑利,等. 干旱胁迫对亚有限大豆植株鲜重建成与分配的影响[J]. *大豆科学*,2011,30(4):609-612,620. (Liu F, Ning H L, Liu J L, et al. Effects of drought stress on establishment and distribution of plant fresh weight in semi-determinate soybean (*Glycine max* L Merrill) varieties[J]. *Soybean Science*, 2011,30(4):609-612,620.)

[16] Weber R, Wiebke-Strohm B, Bredemeier C, et al. Expression of an osmotin-like protein from *Solanum nigrum* confers drought tolerance in transgenic soybean[J]. *BMC Plant Biology*,2014,14(1):343.

[17] Liu Y. Identification of drought tolerance germplasm and Inheritance and QTL mapping of related root traits in soybean (*Glycine Max* (L.) Merr.) [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2005,32(8):855-863.

[18] Hussein Abdel-Haleem. Mapping of quantitative trait loci for canopy-wilting trait in soybean (*Glycine max* L. Merr.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2012, 125:837-846.

[19] 杨守萍,陈加敏,刘莹,等. 大豆苗期耐旱性与根系性状的鉴定和分析[J]. *大豆科学*,2005,24(3):176-182. (Yang S P, Chen J M, Liu Y, et al. Identification and analysis of drought tolerance and root traits of seedlings in soybeans[J]. *Soybean Science*, 2005,24(3):176-182.)

[20] Nguyen Binh Anh Thu, Quang Thien Nguyen, Xuan Lan Thi Hoang, et al. Evaluation of drought tolerance of the vietnamese soybean cultivars provides potential resources for soybean production and genetic engineering[J]. *BioMed Research International*, 2014. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/809736>.

[21] 刘凤华,郭岩,谷冬梅,等. 转甜菜碱醛脱氢酶基因植物的耐盐性研究[J]. *遗传学报*,1997,24:54-58. (Liu F H, Guo Y, Gu D M, et al. Salt tolerance of transgenic plants with BADH cDNA[J]. *Acta Genetica Sinica*, 1997,24:54-58.)

[22] Jin L, Lu Y, Xiao P et al. Genetic diversity and population structure of a diverse set of rice germplasm for association mapping[J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2010, 121:475-487.

[23] 王敏,杨万明,杜维俊,等. 苗期大豆根系及地上部性状与耐旱性的关系[J]. *大豆科学*,2012,31(3):399-405. (Wang M, Yang W M, Du W J, et al. Root and aboveground characteristics at seeding and their relationship with drought tolerance in soybean[J]. *Soybean Science*,2012,31(3):399-405.)

[24] 郭树进,李贵全. 大豆生理指标与抗旱性关系的研究[J]. *河南农业科学*,2009(6):38-41. (Guo S J, Li G Q. Research on relationship between physiological indexes and drought resistance of soybeans[J]. *Henan Agricultural Sciences*,2009(6):38-41.)